

Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.	79	S. 99-131	12 Abb.		Freiburg 1991
-----------------------------------	----	-----------	---------	--	---------------

# Biophysikalische Methoden in der Paläobotanik: Möglichkeiten – Problematik<sup>1)</sup>

von

Thomas Speck, Freiburg i. Br.

## Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	100
Summary	100
1. Einleitung	100
2. Bedeutung der verschiedenen Fachrichtungen der Botanik für die Paläobotanik	101
3. Biophysikalische Methoden in der Paläobotanik	105
3.1 Sonderstellung der Biophysik	105
3.2 Biomechanische Untersuchungen an fossilen Pflanzen	106
Abschätzung des Elastizitätsmoduls der verschiedenen Gewebe	
Vergleichsuntersuchungen an rezenten Pflanzen	
Untersuchungen an Modellen und Computersimulationen	
Lianen und selbsttragende Bäume	
(Neu)-Interpretation anatomischer Daten unter Berücksichtigung biomechanischer Ergebnisse	
4. Diskussion	123
Danksagung	125
Angeführte Schriften	125

<sup>1)</sup> Erweiterte Fassung eines auf der 19. Jahrestagung des Arbeitskreises für Paläobotanik und Palynologie in Krefeld (9. 5. 89–12. 5. 89) gehaltenen Vortrags.

Anschrift des Verfassers:

Dr. THOMAS SPECK, Botanischer Garten der Universität Freiburg,  
Schänzlestraße 1, D-7800 Freiburg i. Br.

## Zusammenfassung

Nach einer Übersicht über die Bedeutung der verschiedenen Fachrichtungen der Botanik und der sogenannten „modernen“ Fachrichtungen der Biologie (Biochemie, Genetik, Molekularbiologie und Biophysik) für die Paläobotanik werden biophysikalische Methoden (insbesondere die Gebiete der Biomechanik, der Hydrodynamik und der Aerodynamik) angesprochen, die bezüglich ihrer Anwendbarkeit auf fossiles Pflanzenmaterial eine Sonderstellung innerhalb der „modernen“ Bereiche der Biologie einnehmen. Am Beispiel von Untersuchungen zur Biomechanik früher „Gefäß“-Landpflanzen, von Berechnungen zum Beitrag der verschiedenen Gewebe zur Biegestabilität fossiler Pflanzenachsen und am Beispiel einer Methodik, die es erlaubt, bei fossilen Pflanzen zwischen Lianen und selbsttragenden Bäumen zu unterscheiden, werden die Möglichkeiten, aber auch die Probleme biophysikalischer Untersuchungen an fossilen Pflanzen diskutiert. Biophysikalische Ansätze ermöglichen mit Hilfe von Modellen, Computersimulationen und durch die Untersuchung rezenter Taxa bis zu einem gewissen Grad einen experimentellen Zugang zu bestimmten paläobotanischen Fragestellungen und erlauben somit bis zu einem gewissen Maß funktionale Zusammenhänge auch bei fossilem Pflanzenmaterial kausalanalytisch zu erfassen.

## Summary

### *Biophysical methods in palaeobotany: Potentialities – Problems*

The importance of the various fields of work of botany and of the so called ‘modern’ fields of work of biology (biochemistry, genetics, molecular biology and biophysics) for palaeobotany is discussed. Biophysics (especially biomechanics, hydrodynamics and aerodynamics) have a special state in the ‘modern’ fields of work of biology as far as their applicability to palaeobotany is concerned. On the example of investigations concerning the biomechanics of early ‘vascular’-land plants, of calculations concerning the contribution of the various tissues to the bending stability of fossil plant stems and on the example of a method, that allows to distinguish whether a fossil plant is a liana or a self-supporting plant, the potentialities and the problems of biophysical examinations in fossil plants are discussed. Biophysical methods using the test of models, computer simulations and making (controlling) experiments with living plants allow to some degree an experimental approach to some palaeobotanical questions, and allow therefore to some degree causal-analytical investigations of functional relations also in fossil plant material.

## 1. Einleitung

Es wird häufig – gerade von biologischer Seite – gefordert, „moderne“ Methoden in der Paläobotanik anzuwenden, um so methodischen Zugang zu Fragestellungen zu finden, die der sogenannten „klassischen Paläobotanik“ verschlossen bleiben. Im folgenden sollen die Möglichkeiten, aber auch die Schwierigkeiten diskutiert werden, die bei der Anwendung „moderner“ Methoden aus

der Rezentbiologie auf paläobotanische Fragestellungen auftreten. Besonderes Gewicht wird hierbei auf die Anwendbarkeit von Methoden aus den Bereichen der Biomechanik, der Aerodynamik und der Hydrodynamik gelegt, da diese Teilbereiche der Biophysik nach unserer Auffassung eine Sonderstellung innerhalb der sogenannten „modernen“ Gebiete der Biologie einnehmen.

## 2. Bedeutung der verschiedenen Fachrichtungen der Botanik für die Paläobotanik

In Tabelle 1 sind Anwendbarkeit und Bedeutung der verschiedenen Fachrichtungen der Botanik für die Paläobotanik zusammengestellt. Traditionell wird die Botanik in die vier großen Fachrichtungen Morphologie, Pflanzenphysiologie, Geobotanik und Systematik untergliedert. Jedes dieser Großgebiete untergliedert sich seinerseits wieder in mehrere kleinere Fachgebiete.

Die größte Bedeutung für die Paläobotanik besitzen die verschiedenen Teilbereiche der Morphologie. Morphologische Untersuchungen i.e.S., d.h. Untersuchungen des äußeren Baus einer Pflanze sind bei fast allen Erhaltungszuständen möglich. Anatomische und histologische Untersuchungen hingegen können vor allem bei echten Versteinerungen und bei einigen anderen seltenen Erhaltungsarten (z.B. bei wenig veränderten Pflanzenteilen, die in manchen ölgesättigten Sedimenten gefunden werden) durchgeführt werden. Bei außergewöhnlich guter und demnach auch sehr seltener Erhaltung können echte Versteinerungen und wenig verformte Compressions (Abdrücken mit erhaltener organischer Substanz) in Ausnahmefällen auch cytologisch untersucht werden (vgl. z.B.: DARRAH 1938, BRACK-HANES & VAUGHN 1978, NIKLAS & BROWN 1981). Embryologie und Ontogenieforschung, die teilweise auch zur Entwicklungsphysiologie gestellt werden, sind an fossilem Material ebenfalls möglich. Auch diese Untersuchungen sind jedoch auf Taxa mit sehr guter und reichhaltiger Fossildokumentation beschränkt. Ergebnisse vor allem der letzten drei Jahrzehnte konnten zur Aufklärung der Ontogenie einiger fossiler Pflanzengruppen beitragen (vgl. z.B.: EGGERT 1961, 1962, DELEVORYAS 1964, NIKLAS 1976a, BRACK-HANES 1978, REMY 1980a, 1982, SCHWEITZER 1981, 1983, REMY & HASS 1986, 1988).

Plantenphysiologische Untersuchungen hingegen können aufgrund des experimentellen Ansatzes bei fossilem Pflanzenmaterial prinzipiell nicht durchgeführt werden.

Die zur Fachrichtung der Geobotanik zusammengefaßten Bereiche sind auf fossil überlieferte Floren mit verschiedenen Einschränkungen anwendbar. Pflanzensoziologische Untersuchungen sind (im strengen Sinne) nur bei autochthon erhaltenen Floren möglich. Sie liefern jedoch auch bei solchen Floren meist nur relativ grobe Zonierungen und erreichen nicht annähernd das Auflösungsvermögen von pflanzensoziologischen Untersuchungen an rezenten

Die Bedeutung der Teilgebiete der Botanik für die Paläobotanik<sup>1)</sup>Morphologie

- 1.1 Morphologie i.e.S. (Organographie)  
 1.2 Anatomie  
 1.3 Histologie  
 1.4 Cytologie (+)  
 1.5 Ontogenieforschung und Embryologie +/(+)

Pflanzenphysiologie

- 2.1 Stoffwechselphysiologie  
 2.2 Reizphysiologie  
 2.3 Entwicklungsphysiologie

Geobotanik

- 3.1 Pflanzensoziologie (Vegetationskunde, Phytozönologie) +/(+)  
 3.2 Chorologie (Arealkunde)  
 3.3 Ökologie (Autökologie und Synökologie) +/(+)  
 3.4 Historische Geobotanik (Floren- und Vegetationsgeschichte)

Systematik

- 4.1 Taxonomie  
 4.2 Phylogenieforschung ++/\*\*\*  
 4.3 Evolutionsforschung  
     (Historischer) Ablauf der Evolution ++/\*\*\*  
     Kausalanalytische Evolutionsforschung -/(+)

Eigenständige Fachbereiche der Biologie mit großer Bedeutung für die Botanik

- Biochemie (+)/+  
 Genetik  
 Molekularbiologie  
 Biophysik (insbesondere Biomechanik,  
     Aero- und Hydrodynamik)

für die Paläobotanik von großer Bedeutung

für die Paläobotanik von Bedeutung

(+) bei fossilem Pflanzenmaterial nur in Ausnahmefällen bzw. in eingeschränktem Maße möglich

bei fossilem Pflanzenmaterial nicht möglich

Teilbereich der Paläobotanik

Gliederung der Botanik zusammengestellt nach von DENFFER (1983)  
 und Lexikon der Biologie (1983-1987)

Floren. Die Ursachen hierfür sind unter anderem die unterschiedliche Wahrscheinlichkeit der Überlieferung der verschiedenen Pflanzenarten und das Problem der Zusammengehörigkeit der verschiedenen Organarten<sup>2)</sup>. Während Aussagen über Sukzessionen (vertikale Gliederung in der Zeit) von Pflanzen („gesellschaften“) in einem Ablagerungsraum häufig gemacht werden können, ist eine horizontale (d.h. zeitgleiche) Gliederung in verschiedene Gesellschaften selten bzw. nur in relativ groben Einheiten möglich. Allochthon erhaltenes Pflanzenmaterial hingegen erlaubt lediglich Aussagen über die im Einzugsgebiet der Fundstelle vorhandenen Pflanzentaxa (vgl. z.B.: POTONIE 1951, 1952, 1953, DRÄGERT 1964, PHILLIPS, PEPPERS, AWCIN & LAUGHNAN 1974, VOGELLEHNER 1979, PFEFFERKORN & THOMSON 1982, SCHWEITZER 1983, GASTALDO 1987, KOVAR-EDER 1987, 1988, MOSBRUGGER 1989). Untersuchungen zur Verbreitung von Pflanzensippen können auch an fossilem Material durchgeführt werden. Einschränkungen ergeben sich durch Ungenauigkeiten in der Datierung fossiler Floren, durch die bereits angesprochenen Probleme, aus fossilen Pflanzenresten „biologische Arten“ zu rekonstruieren, und aus der Tatsache, daß von den Floren einer bestimmten Erdzeit nur wenige Bereiche, die fast ausschließlich aus Ablagerungsgebieten stammen, fossil überliefert und zugänglich sind (vgl. z.B.: DILCHER & TAYLOR (eds.) 1980, BRIGGS 1987). Ergebnisse, die für Aussagen zur Ökologie eines Taxons herangezogen werden, stammen aus fast allen Teilbereichen der Botanik. Auch in der Paläobotanik lassen sich ökologische Aussagen machen, allerdings nur mit den Einschränkungen, die für die jeweiligen Fachgebiete gelten, die die verwendeten Daten liefern. Die bedeutendste Einschränkung ist wohl die, daß keine experimentellen Untersuchungen möglich sind. Für ökologische Aussagen zu fossilen Pflanzen sind außerdem geologische Untersuchungen der einbettenden Sedimente von größter Bedeutung. In den letzten Jahren gewannen Vergleichsuntersuchungen an heutigen Biotopen und ihre Extrapolation auf fossile Biotope mit vergleichbaren abiotischen Gegebenheiten mehr und mehr an Bedeutung (vgl. z.B.: GREGOR 1982, SCOTT 1979, EDWARDS 1980, REMY 1980b, SCHWEITZER 1983, SCHEIHING & PFEFFERKORN 1984, FERGUSON 1985, MOSBRUGGER 1986, 1990, THOMAS & SPICER 1987, VAN DER BURGH 1987, 1988, PFEFFERKORN et al. 1988, SPECK & VOGELLEHNER 1988a, b, 1991).

Die vierte große Fachrichtung, die Systematik, basiert als Verwandtschaftsforschung auf den Ergebnissen aller Disziplinen der Botanik. Für die Systematik sind neben vergleichenden Untersuchungen an rezenten Pflanzentaxa vor allem die Ergebnisse der Paläobotanik von grundlegender Bedeutung. Diese Fachrichtung stellt demnach eine Ausnahme dar, da es sich hier nicht um einen Forschungsansatz aus der Rezentbotanik handelt, der mit mehr oder weniger

<sup>2)</sup> Fossile Taxa sind in der Regel Organtaxa, d.h. beziehen sich nur auf Teile einer fossilen Pflanze – teilweise sogar nur auf einen bestimmten Erhaltungszustand dieser Teile –, entsprechen also nicht den in der Rezentbotanik angestrebten natürlich umgrenzten Taxa.

großen Einschränkungen auch in der Paläobotanik angewendet werden kann, sondern um einen Bereich, zu dem die Paläobotanik Beiträge liefert, die nur anhand von fossilem Material und seiner zeitlichen Abfolge gemacht werden können. Zu nennen sind hier vor allem die Erweiterung des Spektrums der Pflanzentaxa durch die Einbeziehung fossiler Formen, die Aufklärung der Phylogenie durch die Einbeziehung des Faktors Zeit und damit das Erkennen der Evolution als dynamischen Prozeß. Zur Untersuchung der Gesetzmäßigkeiten und der Ursachen der Sippenbildung, d.h. zur kausalanalytischen Evolutionsforschung, kann die Paläobotanik allerdings nur in beschränktem Maße beitragen (vgl. auch ZIMMERMANN 1959, TAYLOR 1981, STEWART 1983, SPECK 1988a, b, c).

Neben diesen vier großen „klassischen“ Fachrichtungen der Botanik sind vor allem vier der sogenannten „modernen“ Fachrichtungen der Biologie für die Botanik von Interesse, die Biochemie, die Genetik, die Molekularbiologie und die Biophysik. Die Abgrenzung dieser Fachrichtungen vor allem von der Cytologie und der Pflanzenphysiologie ist allerdings oft nicht eindeutig möglich.

Biochemische Untersuchungen, die für die Systematik in den letzten Jahrzehnten mehr und mehr an Bedeutung gewannen, sind bei fossilem Material mit erhaltener organischer Substanz in einigen Fällen möglich. Während der Nachweis von Zellulose, Lignin, Kutin und Sporopollenin wegen der hohen chemischen Resistenz dieser Stoffe auch bei Fossilien aus dem Devon bzw. Karbon gelang, lassen sich hinfälligere Stoffe wie Flavonoide, Chlorophyll, aromatische Säuren usw. in der Regel nur in außergewöhnlich gut erhaltenen Fossilien viel jüngerer Schichten nachweisen, z.B. in tertiären Blättern. Diese Ergebnisse sind vor allem für die Interpretation phylogenetischer Zusammenhänge systematischer Großgruppen von Bedeutung (z.B. das Vorhandensein von Zellulose oder Lignin). Aufgrund des Abbaus von für systematische Interpretationen wichtigen organischen Verbindungen, und da es prinzipiell unmöglich ist, Biosynthesewege bei fossilem Pflanzenmaterial vergleichend zu untersuchen (Problem der konvergenten Bildung von Stoffen auf verschiedenen Biosynthesewegen), werden biochemische Untersuchungen in der Paläobotanik wohl nie eine vergleichbare Bedeutung für die Systematik (vor allem niedrigerer taxonomischer Gruppen) erlangen wie in der Rezentbotanik<sup>3)</sup> (vgl. z.B.: NIKLAS 1976b, c, 1979, 1981a, NIKLAS & GIANNASI 1977, NIKLAS & PRATT 1980, GOTH, DE LEEUW, PÜTTMANN & TEGELAAR 1988).

Genetische und molekularbiologische Untersuchungen sind ebenso wie physiologische aufgrund des rein experimentellen Ansatzes bei fossilem Pflanzenmaterial nur sehr selten möglich. So gelang es beispielsweise in jüngster Zeit bei außergewöhnlich gut erhaltenen miozänen *Magnolia*-Blättern ein Fragment der Chloroplasten DNA zu sequenzieren (GOLENBERG et al. 1990).

<sup>3)</sup> Große Bedeutung für die Frage nach der Entstehung der ersten Organismen haben chemische Untersuchungen präkambrischer Sedimente. Diese Untersuchungen gehören jedoch (methodisch) eher in den Bereich der Geochemie.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß von den Fachrichtungen der Botanik fast ausschließlich die beschreibenden und vergleichenden Bereiche für die Paläobotanik von Bedeutung sind. Die in der Rezentbotanik immer mehr an Bedeutung gewinnende dynamische Betrachtungsweise, die mit Hilfe experimenteller Ansätze eine kausalanalytische Erforschung funktionaler Zusammenhänge erlaubt, bleibt der Paläobotanik weitgehend verschlossen, da experimentelle Untersuchungen an fossilem Pflanzenmaterial nicht durchführbar sind.

### 3. Biophysikalische Methoden in der Paläobotanik

#### 3.1 Sonderstellung der Biophysik

Eine gewisse Ausnahme hiervon stellen biophysikalische Ansätze dar, besonders die Gebiete der Hydrodynamik, der Aerodynamik und der Biomechanik, die sich beispielsweise mit der Wasserleitung, der Bestäubung anemogamer Taxa und der mechanischen Stabilität von Pflanzen beschäftigen.

Bei allen anderen experimentellen Ansätzen, wie in der Pflanzenphysiologie, der Genetik und der Molekularbiologie, stehen die biosynthetischen Leistungen der Pflanzen auf bestimmte, auch experimentell variierbare Umwelteinflüsse im Mittelpunkt der Untersuchungen. Die untersuchten Eigenschaften und Reaktionen sind Produkte der während des Experimentes ablaufenden Lebensprozesse der untersuchten Pflanzen. Die charakteristischerweise kurzlebigen biochemischen und physiologischen Veränderungen und der dynamische Verlauf der zugrunde liegenden Prozesse lassen sich bei fossilem Pflanzenmaterial nicht untersuchen, da sie im Regelfall nicht mit morphologisch/anatomischen Veränderungen korreliert sind und keine andauernden Änderungen der chemischen Zusammensetzung der Pflanzen bewirken.

Biophysikalische Vorgänge unterliegen rein physikalischen Gesetzmäßigkeiten, denen Pflanzen wie alle belebten oder unbelebten Gegenstände ausgesetzt sind. Auf diese Einflüsse reagieren Pflanzen im Regelfall nicht oder nicht nur mit kurzfristigen biochemischen bzw. physiologischen Reaktionen, sondern durch langfristige evolutive Veränderungen (z.B. „Optimierung“ der Tracheidenstruktur für die Funktionen Wasserleitung und Festigung) oder durch modifikatorische Reaktionen, wie z.B. die Ausbildung von Zug- oder Druckholz. All diese Veränderungen lassen sich morphologisch bzw. anatomisch nachweisen oder führen zu dauerhaften chemischen Veränderungen und können somit auch an fossilem Pflanzenmaterial untersucht werden.

Der zweite wichtige Punkt für die Sonderstellung des biophysikalischen Ansatzes ist die Tatsache, daß die physikalischen Größen (zumindest sofern sie die Bereiche der Biomechanik, der Aerodynamik und der Hydrodynamik betreffen) während des für die Pflanzenevolution interessanten Zeitraumes konstant geblieben sind. Beispiele sind die Erdbeschleunigung sowie die Viskosität

und die Dichte der Luft und des Wassers (die Zunahme des Sauerstoffgehaltes, dessen heutiger Wert vor ca.  $350 \times 10^6$  Jahren erreicht war, beeinflusst die Viskosität und die Dichte der Luft nur in vernachlässigbar geringem Maße). Temperatur und Luftfeuchte, die die Dichte und die Viskosität stark beeinflussen, schwankten während des betrachteten Zeitraumes der Evolution der „Gefäß“-Landpflanzen (Obersilur bis heute) nur in einem physikalisch gesehen engen Bereich, der den Schwankungen in heutigen Biotopen entspricht. Eine für Überlegungen zur Biomechanik wichtige Größe, die Windgeschwindigkeit, wird durch eine phytogene Ursache, die Höhe und die Dichte des Bewuchses stark beeinflusst. Jedoch auch bezüglich der Windprofile existieren heute Biotope, die in guter Näherung den verschiedenen fossilen Biotopen entsprechen. Seit der Entstehung der ersten Wälder im Oberdevon kann von vergleichbaren Windprofilen wie in heutigen Wäldern ausgegangen werden; auch für die Zeit der Erstbesiedlung des Landes (Obersilur – Mitteldevon), als noch keine Wälder existierten, lassen sich bezüglich der Windprofile ähnliche heutige Biotope finden, z.B. unbewaldete Küstenniederungen oder Grassteppen.

Die Gesetzmäßigkeiten, die den biophysikalischen Untersuchungen zugrunde liegen, sind universeller Natur und unbeschränkt gültig. Diese Tatsachen, d.h. die Konstanz der relevanten physikalischen Größen und die Gültigkeit der physikalischen Gesetzmäßigkeiten während des interessierenden Zeitraumes sowie die Möglichkeit, die durch diese Einflüsse hervorgerufenen Veränderungen auch bei fossilem Pflanzenmaterial nachzuweisen und zu untersuchen, erlauben es, biophysikalische Untersuchungen auch auf fossile Pflanzen auszuweiten.

### 3.2 Biomechanische Untersuchungen an fossilen Pflanzen

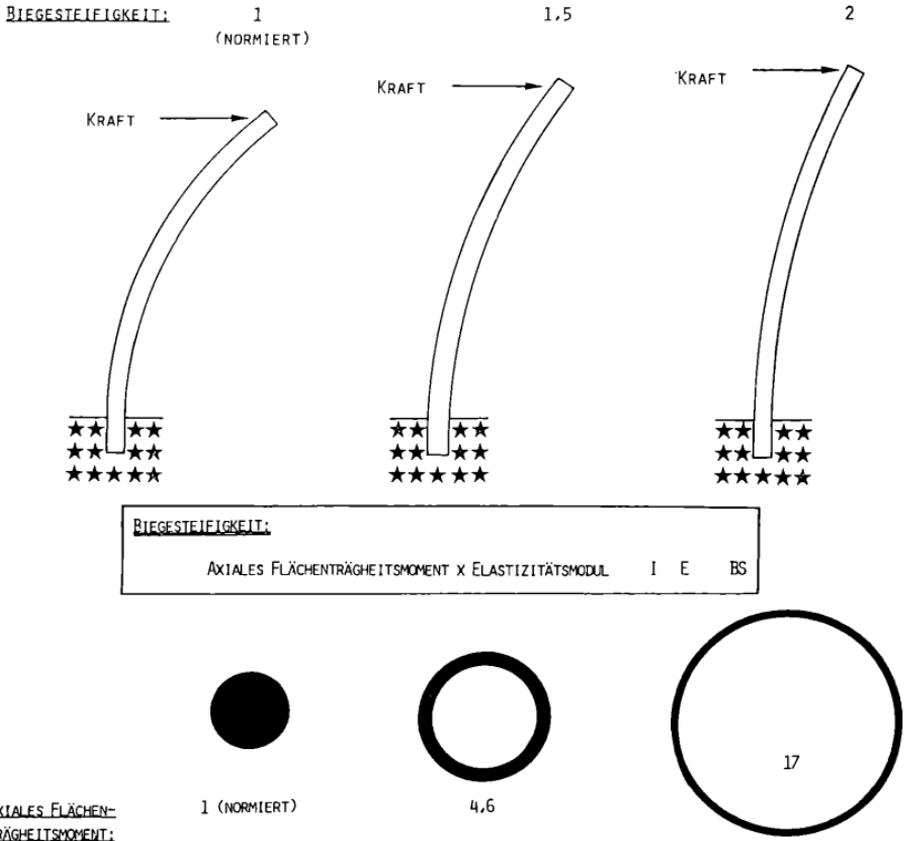
Bevor am Beispiel einiger von uns durchgeführten Untersuchungen zur Biomechanik fossiler Pflanzen die Möglichkeiten, aber auch die Schwierigkeiten solcher Untersuchungen erläutert werden, ist es notwendig, einige hierfür wichtige Begriffe und Definitionen kurz zu klären (Abb. 1; vgl. SPECK & VOGELLEHNER 1988b, c, SPECK, SPATZ & VOGELLEHNER 1990).

Die Biegesteifigkeit (BS) bestimmt maßgeblich das Verhalten einer Achse bei Biegebeanspruchung. Bei gleichbleibender Länge eines Stabes und konstanter abbiegender Kraft führt eine Vergrößerung der Biegesteifigkeit zu einer deutlichen Verringerung der Krümmung des Stabes. Die Biegesteifigkeit läßt sich als Produkt aus axialem Flächenträgheitsmoment (I) und Biegeelastizitätsmodul (E) darstellen.

Das axiale Flächenträgheitsmoment (I) ist eine geometrische Größe, die nicht nur von der Querschnittsfläche des festigenden Gewebes, sondern in besonderem Maße von seiner Anordnung im Achsenquerschnitt abhängt. Pauschalisiert gilt bei gleicher Querschnittsfläche: je peripherer die Anordnung des

festigenden Gewebes, desto höher ist das axiale Flächenträgheitsmoment und damit auch die Biegesteifigkeit der Achse. Ein Hohlzylinder ist also bei gleicher Querschnittsfläche biegesteifer als ein massiver zylindrischer Stab.

Die zweite Größe, die die Biegesteifigkeit bestimmt, ist das Biegeelastizitätsmodul ( $E$ ). Es handelt sich hierbei um eine Materialkonstante. Je höher das Biegeelastizitätsmodul eines Materials ist, desto größer ist der Widerstand, den dieses Material einer abbiegenden Kraft entgegensetzt.



- Abb. 1: a) Abnahme der Krümmung eines Stabes konstanter Länge unter der Wirkung einer (konstanten) abbiegenden Kraft bei Zunahme der Biegesteifigkeit um den Faktor 1,5 bzw. 2.  
b) Zunahme des axialen Flächenträgheitsmomentes bei Stäben gleicher Querschnittsfläche aber unterschiedlicher Querschnittsform. Je peripherer das Material angeordnet ist, desto höher ist das axiale Flächenträgheitsmoment. Grenzen sind einer Verlagerung des Materials in die Peripherie jedoch beispielsweise durch die Gefahr des Knickens gesetzt.

Pflanzliche Achsen bestehen nicht nur aus einem Material, sondern sind aus verschiedenen Geweben mit unterschiedlichen Elastizitätsmoduln aufgebaut. Aus diesem Grund ist es sinnvoll, pflanzliche Achsen als Verbundmaterialien (RASDORSKY 1928, WAINWRIGHT et al. 1976) aufzufassen. Dieser Ansatz erlaubt es, den Beitrag der verschiedenen Gewebe einer Pflanzenachse zur Biegesteifigkeit ( $BS_{i\%}$ ) zu berechnen und so die Bedeutung der verschiedenen Gewebe für die mechanische Stabilität quantitativ abzuschätzen.

$$\begin{aligned}
 I_i \text{ [mm}^4\text{]}: & \text{ axiales Flächenträgheitsmoment des } i\text{-ten Gewebes} \\
 E_i \text{ [Nmm}^{-2}\text{]}: & \text{ Biegeelastizitätsmodul des } i\text{-ten Gewebes} \\
 BS_i \text{ [Nmm}^2\text{]}: & \text{ Biegesteifigkeit des } i\text{-ten Gewebes} \\
 BS_{i\%} \text{ [\%]}: & \text{ \% -Anteil des } i\text{-ten Gewebes an der Biegesteifigkeit}
 \end{aligned}
 \quad BS_{i\%} = \frac{I_i E_i}{\sum_{i=1}^n I_i E_i} \cdot 100 \quad [3]$$

Schon bei der Betrachtung dieser Definitionen sind zwei der Einschränkungen bzw. Probleme zu erkennen, die bei biomechanischen Untersuchungen an fossilem Pflanzenmaterial auftreten. Zur Berechnung der axialen Flächenträgheitsmomente der verschiedenen Gewebe müssen die fossilen Pflanzenachsen anatomisch/histologisch untersucht werden können, d.h. solche Untersuchungen sind im strengen Sinne nur bei gut erhaltenen, echten Versteinerungen möglich. Außerdem sollten, um die Ergebnisse statistisch absichern zu können, Fossilien des untersuchten Taxons in größerer Anzahl vorhanden sein. Diese Forderungen sind beispielsweise bei den fossilen Pflanzen des Rhynie-Cherts erfüllt. Für die von Rhynie strukturbietend überlieferten Arten *Rhynia gwynne-vaughanii*, *Aglaophyton (Rhynia) major*, *Horneophyton lignieri* und *Asteroxylon mackiei* ergeben diese Berechnungen, daß das Parenchym in vollturgeszentem Zustand zwischen 95 % und 99 % zur Biegesteifigkeit beitrug (Abb. 2). Der Anteil der zentralen Leitgewebe lag zwischen 0,1 % und 5 %. Es handelte sich demnach bei diesen Pflanzen höchstwahrscheinlich um Turgorsysteme, die zu welken begannen, wenn sich der Turgordruck der Parenchymzellen verminderte.

Viele andere für die Frühevolution der „Gefäß“-Landespflanzen interessante Taxa sind (fast) ausschließlich als Abdruckfossilien oder Teilintuskrustate bekannt, so daß die hier vorgestellte Untersuchungsmethode nicht angewendet werden kann. Bei Taxa, die über einfach strukturierte Achsen mit einem zentralen Leitgewebe umgeben von parenchymatischem Gewebe verfügen, lassen sich auch aus Abdruckfossilien die Anteile von Parenchym und zentralem Leitgewebe an der Biegesteifigkeit quantitativ abschätzen. Hierzu muß man die theoretisch möglichen Fälle der Gewebeerformung bei der Entstehung von Abdruckfossilien betrachten (Abb. 3). Die Annahme einer gleichmäßigen Verformung aller Gewebe ergibt den unteren Grenzwert für den Anteil des Leitgewebes am axialen Flächenträgheitsmoment; die Annahme einer völligen Verbreiterung des Parenchyms, während das Leitgewebe unverformt bleibt, bildet den oberen Grenzwert. Die Verformung des Leitgewebes dürfte in der Realität meist etwas geringer gewesen sein als die des umgebenden Parenchyms, so daß der Mittelwert von oberem und unterem Grenzwert eine recht gute Abschät-

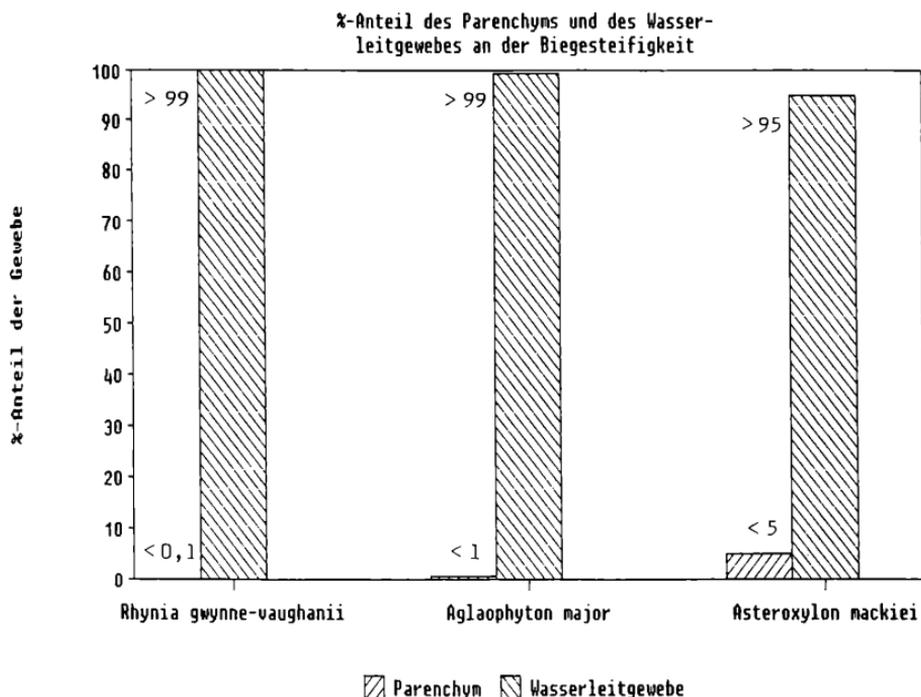


Abb. 2: %-Anteil des Parenchyms (in vollturgeszentem Zustand) und des Wasserleitgewebes (Primärxylem bei *Rhynia gwynne-vaughanii* und *Asteroxylon mackiei*; Hydroidengewebe bei *Aglaophyton major*) an der Biegesteifigkeit der untersuchten Taxa aus den Rhynie-Cherts (verändert nach SPECK & VOGELLEHNER 1988c).

zung darstellt (SPECK & VOGELLEHNER 1988c). Bei Formen von *Cooksonia* sp. ohne hypodermales Sterom, d.h. ohne festigendes Rindengewebe, liegt der Anteil des Parenchyms an der Biegesteifigkeit zwischen 94 % und 99 % (Abb. 4). Für *Zosterophyllum*-Arten ohne hypodermales Sterom ergibt sich ein Beitrag zwischen 88 % und 97 % (Abb. 4). Auch bei diesen Taxa dürfte demnach das Parenchym in vollturgeszentem Zustand den überwiegenden Teil zur Biegesteifigkeit der aufrechten Achsen beigetragen haben. Bei frühen „Gefäß“-Landpflanzen mit hypodermalem Sterom dominiert der Beitrag dieses Gewebes zur Biegesteifigkeit bei weitem (vgl. RAVEN 1977, 1984, 1985, 1986). Auch bei diesen Taxa ist der Anteil des zentralen Leitgewebes an der Biegesteifigkeit gering.

Diese Ergebnisse lassen Rückschlüsse auf die Ökologie der frühen „Gefäß“-Landpflanzen und auf die Frühevolution des Leit- und Festigungssystems zu. Die Tatsache, daß die aufrechten Achsen dieser Pflanzen überwiegend durch den Turgordruck der Parenchymzellen stabilisiert wurden, macht es wahrscheinlich,

Fall 1: Alle Gewebe werden in der Diagenese in gleicher Weise verformt.

Fall 2: Die verschiedenen Gewebe werden in unterschiedlicher Weise verformt.

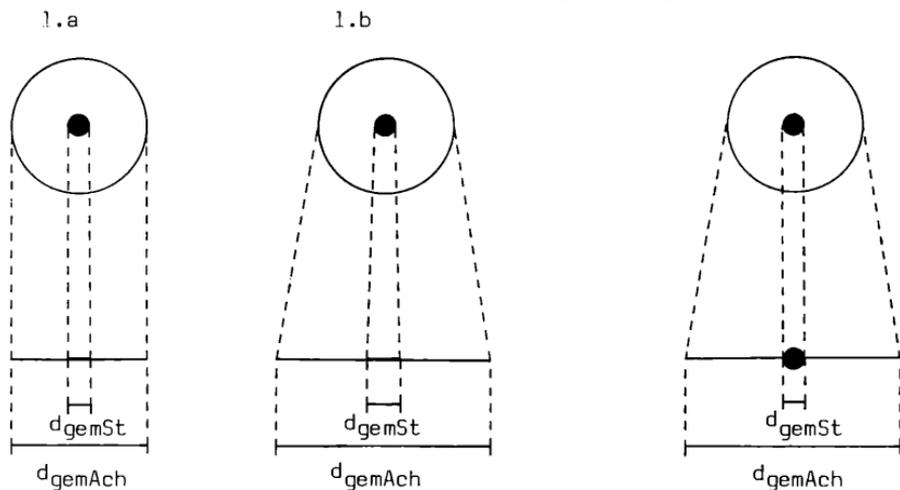


Abb. 3: Verschiedene Arten der Gewebeverformung bei der Entstehung von Abdruckfossilien (bei einfach strukturierten Taxa, die über ein von parenchymatischem Gewebe umgebenes zentrales Leitgewebe verfügen) (aus SPECK & VOGELLEHNER 1988c).

daß diese Pflanzen konstant feuchte Biotope in Gewässernähe besiedelten. Die Stelen der ursprünglichsten Tracheophyten dienten demnach fast ausschließlich der Wasserleitung, ihr Beitrag zur Festigkeit der aufrechten Achsen war vernachlässigbar gering. Hierauf deutet auch die Wandstruktur der bei den ursprünglichsten Tracheophyten ausschließlich vorhandenen Proto- und Metaxylemtracheiden hin. Ihre ringförmigen oder schraubigen Wandverstärkungen erhöhten die Biegefestigkeit dieser Tracheiden nicht wesentlich über die einer Parenchymzelle, sondern dienten vor allem dazu, ein Kollabieren der Tracheiden aufgrund des negativen Innendruckes zu vermeiden (NIKLAS 1985, SPECK & VOGELLEHNER 1988a, b).

Berechnet man die „biegemechanische Effektivität“, d.h. die „Güte“ unterschiedlicher Querschnittsformen gleicher Fläche, einer abbiegenden Kraft zu widerstehen, so zeigt sich, daß die sternförmigen Aktinostelen hinsichtlich ihrer „biegemechanischen Effektivität“ mit den kreisförmigen Protostelen gleichzusetzen sind. Für den großen „evolutionären Erfolg“ von Aktinostelen in der Frühevolution der Tracheophyten sind demnach nicht mechanische Gründe verantwortlich, sondern eine Vergrößerung des wasserleitenden Gewebes und eine Erhöhung der Kontaktfläche mit dem umliegenden Gewebe und damit eine

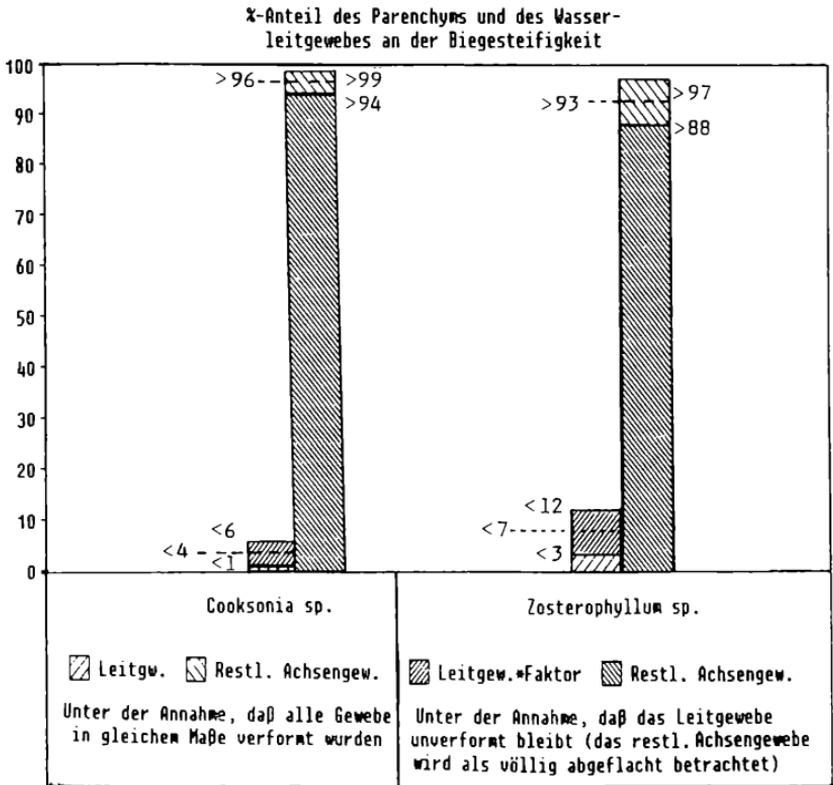


Abb. 4: %-Anteil des Parenchyms (in vollturgeszentem Zustand) und des zentralen Wasserleitgewebes an der Biegesteifigkeit bei Formen von *Cooksonia* sp. ohne hypodermales Sterom und bei *Zosterophyllum*-Arten ohne hypodermales Sterom. Für diese Abschätzung wurden die beiden Grenzfälle der Gewebeerformung bei der Entstehung von Abdruckfossilien berücksichtigt (verändert nach SPECK & VOGELLEHNER 1988c).

Verbesserung der Wasserversorgung des Parenchyms (NIKLAS 1984, SPECK & VOGELLEHNER 1988a, c).

Die Berechnungen des Beitrags der verschiedenen Gewebe zur Biegesteifigkeit der aufrechten Achsen früher „Gefäß“-Landpflanzen zeigen eine weitere Schwierigkeit biomechanischer Untersuchungen an fossilen Pflanzen.

#### *Abschätzung des Elastizitätsmoduls der verschiedenen Gewebe*

Die Achsen fossiler Pflanzen können keiner Materialprüfung unterzogen werden. Deshalb ist es unmöglich, die Elastizitätsmoduln dieser Achsen und der sie aufbauenden Gewebe experimentell zu bestimmen. Die Elastizitätsmoduln

müssen durch die Werte rezenter Pflanzen abgeschätzt werden, die einen Zellwandaufbau besitzen, der dem der fossilen Taxa gleicht. Diese Anwendung des Aktualitätsprinzips ist umso problematischer, je älter die untersuchten fossilen Taxa sind, d.h. je weniger verwandt sie mit den zum Vergleich herangezogenen rezenten Taxa sind. Eine Übertragung von Werten rezenter Taxa auch auf fossile Taxa hohen erdgeschichtlichen Alters (z.B. auf Pflanzen aus dem Devon oder Karbon), die eine vergleichbare Anordnung der festigenden Anteile der Zellwände besitzen wie die rezenten Taxa, ist in guter Näherung dennoch möglich, da davon ausgegangen werden kann, daß sich die chemischen Substanzen, die die Zellwände aufbauen (im wesentlichen Lignin, Zellulose, Hemizellulose), und damit deren Materialkonstanten im Verlauf der Evolution der Landpflanzen kaum verändert haben. Auch kann davon ausgegangen werden, daß der Wassergehalt der Gewebe, der deren Materialkonstanten beeinflusst, sich im gleichen Bereich bewegte wie der rezenter Pflanzen. Dies zeigt wiederum, wie wichtig die genaue Kenntnis des anatomischen/histologischen Aufbaus des fossilen Pflanzenmaterials ist, das biophysikalisch untersucht werden soll und belegt darüberhinaus einen zweiten genau so essentiellen Punkt, die Notwendigkeit der Einbeziehung rezenter Pflanzen in diese Untersuchungen.

### *Vergleichsuntersuchungen an rezenten Pflanzen*

Rezente Pflanzen ermöglichen einen experimentellen Zugang, was zur kritischen Kontrolle und als Zusatzinformation zur Untersuchung fossiler Pflanzen von größter Bedeutung ist. Außer für eine Abschätzung der Elastizitätsmoduln der verschiedenen Gewebe wurden solche Untersuchungen von uns z.B. durchgeführt, um zu bestimmen, bis zu welchem Anteil an (totem) Festigungsgewebe Pflanzenachsen sich bei Verminderung des Turgordruckes der Parenchymzellen abbiegen, d.h. welken. Hierzu wurden Pflanzen mit verschiedenem Anteil an (totem) Festigungsgewebe unter kontrollierten Bedingungen zum Welken gebracht. Eine vorläufige Auswertung ergab, daß es bis zu einem Anteil von 30–40 % an (totem) Festigungsgewebe zu einem Abbiegen der Achsen bei Verlust der Turgeszenz der Parenchymzellen kommt. Dies liegt weit über dem Anteil des (toten) Leit- und Festigungsgewebes (0,1 % bis maximal 18 %) der von uns untersuchten frühen „Gefäß“-Landpflanzen ohne hypodermales Sterom, was deren Interpretation als Turgorsysteme stützt.

### *Untersuchungen an Modellen und Computersimulationen*

Anhand der Wandverstärkungen von Tracheidenzellen und deren Veränderung im Verlauf der Phylogenie sollen noch kurz zwei weitere wichtige methodische Ansätze für biophysikalische Untersuchungen an fossilem Pflan-

zenmaterial angesprochen werden, der Bau und die Untersuchung von Modellen sowie die Simulation am Computer.

Anhand von Modellen der verschiedenen Tracheidentypen mit unterschiedlicher Anordnung der festigenden Wandbereiche lassen sich die durch theoretische Betrachtungen und Experimente an rezenten Pflanzen gewonnenen Daten überprüfen. So kann beispielsweise der Einfluß von ring-, spiral-, netz- und treppenförmiger Wandverstärkungen bzw. von verschiedenartiger Hof-tüpfelung auf die mechanischen und hydrodynamischen Eigenschaften von Tracheiden anhand von Modellen sehr gut überprüft werden. Von besonderem Interesse sind Modelle für Aussagen über Strukturen fossiler Pflanzen, die sich bei rezenten Taxa nicht mehr finden, wie z.B. die Tracheiden der *Lepidodendrales* mit ihren Längsbalkchen. Untersuchungen an Modellen wurden auf dem Gebiet der Bestäubungsbiologie anemogamer fossiler Taxa von NIKLAS (1981b, c) an Modellen von Samenanlagen und Cupulen von Pteridospermen durchgeführt (vgl. auch ROTHWELL & TAYLOR 1982).

Bei Computersimulationen wird durch Eingabe der entsprechenden Kenngrößen der Modellbau sozusagen auf elektronischer Basis durchgeführt. Auch hier ist wiederum die Möglichkeit, Strukturen zu testen, die bei rezenten Pflanzen nicht vorkommen oder experimentell nur schwer handhabbar sind, von besonderem Interesse. Computersimulationen wurden beispielsweise zur Rekonstruktion der Ontogenese und zur Klärung von Gesetzmäßigkeiten des Wachstums fossiler Pflanzen angewandt (NIKLAS 1976a, NIKLAS & PHILLIPS 1976), für Untersuchungen zur „Optimierung“ von Verzweigungsmodi (fossiler) Pflanzen unter den Gesichtspunkten der Mechanostabilität und der Photosyntheseleistung (NIKLAS 1982b, NIKLAS & O'ROURKE 1982, NIKLAS & KERCHNER 1984) und für Berechnungen zum Einfluß von Nodalverstärkungen auf die Stabilität von (fossilen) Pflanzen mit hohlen Stengeln (SPATZ, SPECK & VOGELLEHNER 1990).

### *Lianen und selbsttragende Bäume*

Anhand eines zweiten Untersuchungsschwerpunktes, der biomechanischen Untersuchung verschiedener Ontogeniestadien fossiler und rezenter Lianen und selbsttragender Bäume, sollen einige weitere Möglichkeiten und Probleme biophysikalischer Untersuchungen an fossilen Pflanzen angesprochen werden. Bei Betrachtung pflanzlicher Achsen als Verbundstrukturen ist es nicht nur möglich, den Beitrag der verschiedenen Gewebe und Organe zur Biegesteifigkeit pflanzlicher Achsen zu berechnen, sondern auch die Veränderungen dieses Beitrages bei verschiedenen Ontogeniestadien eines Taxons quantitativ zu bestimmen. Hierdurch kann überprüft werden, ob die Einteilung in verschiedene Stammtypen, die überwiegend qualitativ anhand der Stammquerschnitte rezenter und fossiler Taxa erfolgte, auch unter dem Gesichtspunkt der Mechanostabi-

lität sinnvoll ist. Darüberhinaus wird es möglich festzustellen, ob eine „Methode“ der Festigung während des Wachstums einer Pflanze beibehalten wird, oder ob es im Verlauf der Ontogenie zu Veränderungen in der Bedeutung der verschiedenen Gewebe und Organe hinsichtlich der Biegesteifigkeit kommt. Ausgehend von diesen Untersuchungen können Rückschlüsse gezogen werden, ob es während der Ontogenie einer Pflanze zu einem „Strategiewechsel“ bezüglich der Mechanostabilität und möglicherweise auch in ökologischer Hinsicht kommt (SPECK & VOGELLEHNER 1991).

Für *Lepidodendron* sp./*Lepidophloios* sp. zeigt sich, daß in jedem Ontogeniestadium das Rindengewebe zu mehr als 98 % zur Biegesteifigkeit beiträgt. Es kommt lediglich – wie zu erwarten – mit zunehmender Sekundärgewebebildung zu einer Verschiebung der Hauptfestigungsfunktion von der primären auf die sekundäre Rinde (Abb. 5). Die aufgrund anatomischer Untersuchungen vorgenommene Bezeichnung der Lepidodendraceae als Rindenbäume trifft demnach auch bezüglich der Mechanostabilität für alle Ontogeniestadien zu.

Bei *Lyginopteris oldhamia* trägt in jedem Ontogeniestadium die sklerenchymatische äußere Rinde den bei weitem überwiegenden Anteil zur Biegesteifigkeit bei. Dieser Anteil sinkt jedoch von mehr als 88 % bei jungen Achsen auf ca. 70 %

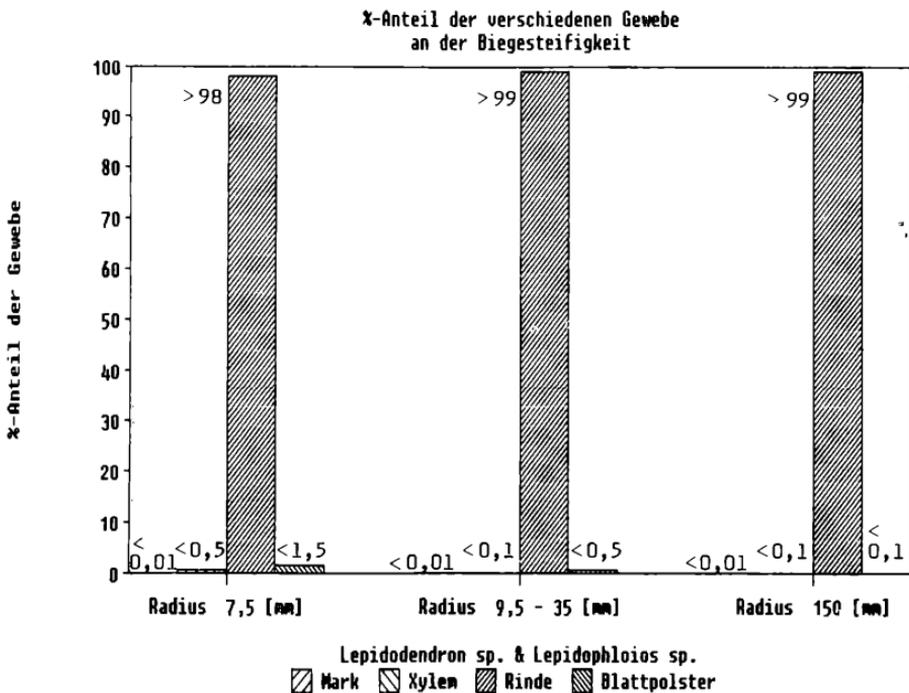


Abb. 5: %-Anteil der verschiedenen Gewebe an der Biegesteifigkeit unterschiedlicher Ontogeniestadien von *Lepidodendron* sp./*Lepidophloios* sp..

bei den ältesten untersuchten Achsen, während parallel dazu der Anteil des Sekundärxylems an der Biegesteifigkeit von ca. 9 % auf über 27 % ansteigt (Abb. 6). Es handelt sich demnach bei *Lyginopteris oldhamia* in allen Ontogeniestadien um einen Rinden-Holz-Stamm.

Anhand dieser beiden Beispiele kann eine weitere Möglichkeit, die biomechanische Untersuchungen an fossilem Pflanzenmaterial bieten, erläutert werden, nämlich zu entscheiden, ob es sich bei einer fossilen Pflanze um eine Liane bzw. einen Spreizklimmer oder um eine selbsttragende Struktur handelt. Selbsttragende Achsen werden mit zunehmender Größe, vor allem durch die stark ansteigende Windbiegebelastung, immer höheren Beanspruchungen ausgesetzt. Für selbsttragende Pflanzenachsen ist es demnach von großem Selektionsvorteil, mit zunehmender Höhe, d.h. in älteren Ontogeniestadien, nicht nur das Volumen der stabilisierenden Gewebe in den unteren Stammbereichen zu vermehren, sondern auch ihre Anordnung im Stammquerschnitt zu optimieren. Bei Lianen sollte dies vollkommen anders sein. Solche Taxa sollten in frühen Ontogeniestadien solange biegesteif sein, bis sie eine als Stütze geeignete Struktur erreicht haben, an der sie sich verankern können. In späteren Ontogeniestadien, d.h. bei

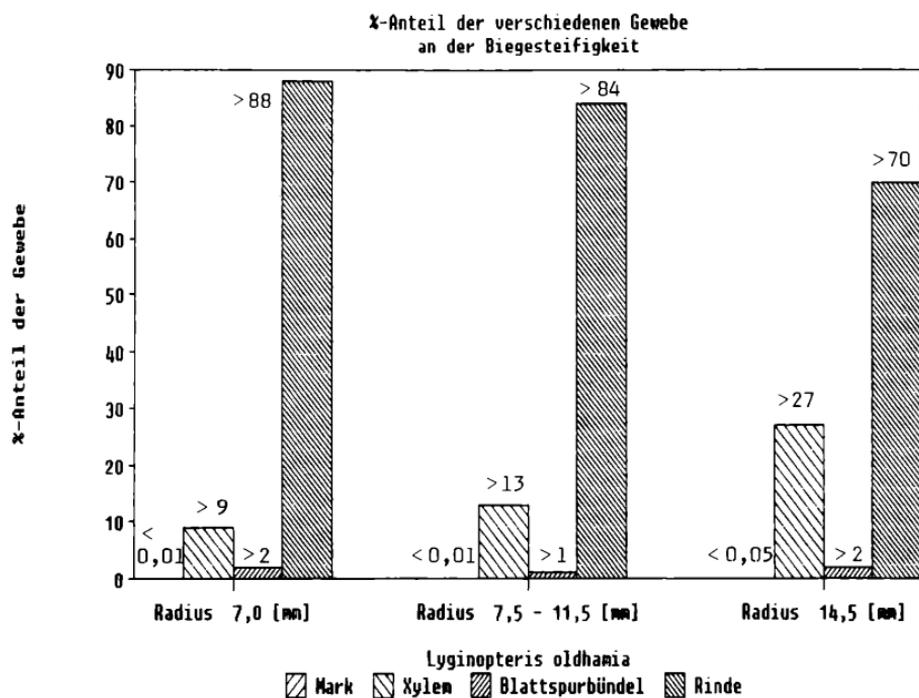


Abb. 6: %-Anteil der verschiedenen Gewebe an der Biegesteifigkeit unterschiedlicher Ontogeniestadien von *Lyginopteris oldhamia*.

bereits kletternder Lebensweise, ist es von Selektionsvorteil, eine beschränkte Biegeflexibilität zu erreichen, wodurch den angreifenden Biegekräften bis zu einem gewissen Grad flexibel ausgewichen werden kann. Trägt man die Biegesteifigkeit in Abhängigkeit vom axialen Flächenträgheitsmoment auf, ist für selbsttragende Strukturen eine gänzlich andere Lage der Punkte zu erwarten als für Lianen. Wählt man die jüngsten Ontogeniestadien, d.h. die untersuchten Achsen mit dem geringsten Radius und folglich dem geringsten axialen Flächenträgheitsmoment als Basiswerte, dann nähme die Biegesteifigkeit linear mit dem axialen Flächenträgheitsmoment zu, wenn mit zunehmendem Alter der Ontogeniestadien die Querschnittsvergrößerung durch eine gleichmäßige Zunahme aller Gewebe stattfände. Die Werte lägen in diesem Fall auf einer „neutralen“ Geraden und die Anordnung und Verteilung der Gewebe wäre in allen Ontogeniestadien hinsichtlich abbiegender Kräfte gleich effektiv, d.h. das Biegeelastizitätsmodul der Gesamtaxe bliebe konstant. Ein Auftrag dieser Werte für *Lepidodendron* sp./*Lepidophloios* sp. und *Lyginopteris oldhamia* ergibt eine deutlich unterschiedliche Lage der Punkte. Bei *Lepidodendron* sp./*Lepidophloios* sp. liegen die Werte für ältere Ontogeniestadien deutlich oberhalb der „neutralen“ Geraden (Abb. 7), d.h. wie es für selbsttragende Strukturen zu erwarten ist, kommt es neben einer Vermehrung der festigenden Gewebe in älteren Ontogeniestadien auch zu einer Optimierung in deren Anordnung. Bei *Lyginopteris oldhamia* hingegen liegen die Werte für ältere Ontogeniestadien deutlich unterhalb der „neutralen“ Geraden (Abb. 8), d.h., wie für nicht selbsttragende Pflanzen zu erwarten, werden die Achsen in älteren Ontogeniestadien immer biegeflexibler. Die Elastizitätsmoduln von *Lyginopteris oldhamia* sind deutlich höher als die der untersuchten rezenten Lianen und auch die Abnahme der Biegesteifigkeit ist weniger ausgeprägt (siehe unten). Aus diesem Grund handelt es sich bei *Lyginopteris oldhamia* wahrscheinlich nicht um eine reine Liane, sondern eher um einen Spreizklimmer. Auch ein Vorkommen als „soziale Pflanze“ in Reinbeständen erscheint möglich, wobei sich die Pflanzen sozusagen „gegenseitig stützen“, in dem für Einzelpflanzen kritische Kräfte durch eine starke Vernetzung mittels Weideblätter und Verzweigungen auf den gesamten Pflanzenverband umgelenkt werden.

Auch für diese Überlegungen und Berechnungen ist ein kritischer Vergleich mit rezenten Formen, die eine experimentelle Überprüfung dieser Berechnungen zulassen, unbedingt notwendig. Biegeexperimente an den rezenten mehrjährigen Lianen *Aristolochia macrophylla* (Abb. 9) und *Clematis vitalba* (Abb. 10) ergeben eine analoge Lage der Meßpunkte wie die Berechnungen für *Lyginopteris oldhamia*. Aus diesem Grund darf angenommen werden, daß eine solche Lage der Meßpunkte für nicht selbsttragende Taxa im allgemeinen charakteristisch ist. Trägt man die Meßwerte von Biegeexperimenten bei *Syringa vulgaris*, einer rezenten selbsttragenden Pflanze, in Abhängigkeit vom axialen Flächenträgheitsmoment auf (Abb. 11), ergibt sich eine analoge Anordnung der Meßwerte (für ältere Ontogeniestadien liegen sie deutlich über der „neutralen“ Geraden) wie für

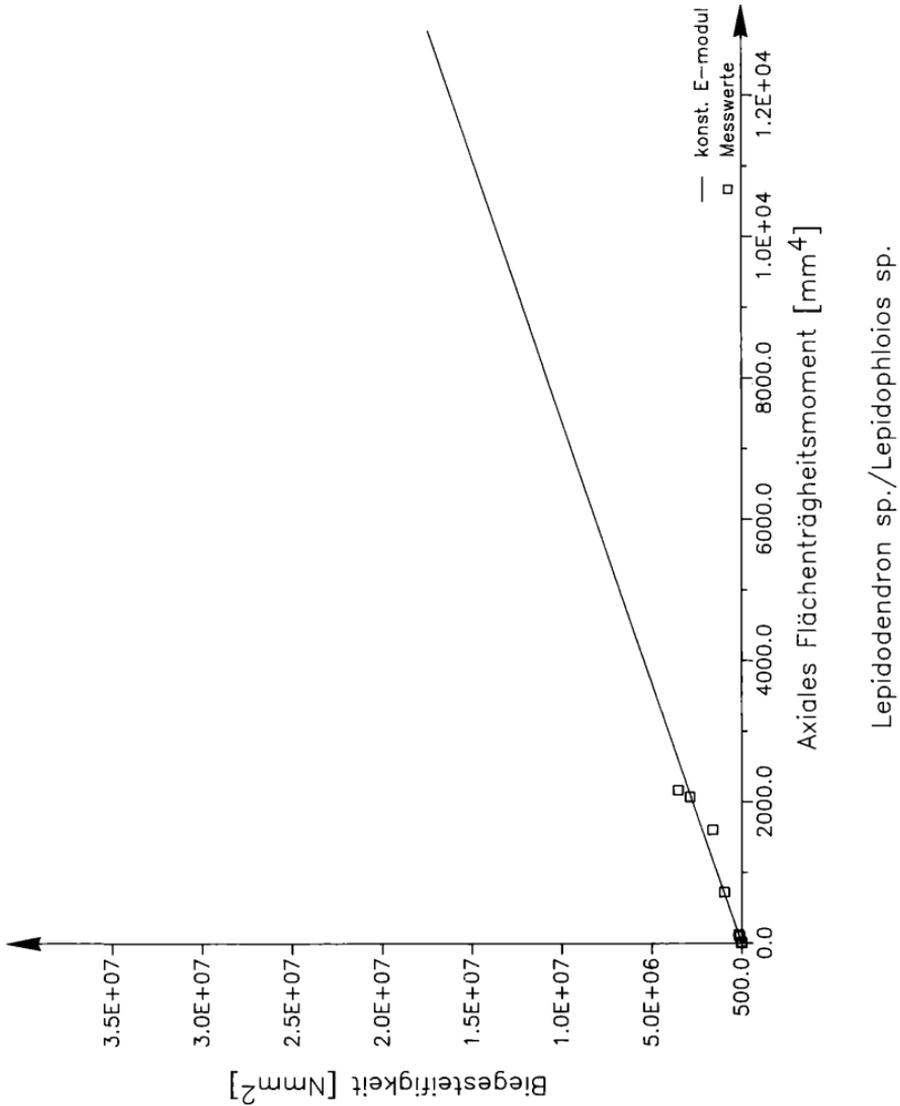


Abb. 7: *Lepidodendron sp./Lepidophloios sp.*: Auftrag der Biegesteifigkeit in Abhängigkeit vom axialen Flächenträgheitsmoment (doppelt linear). Die berechneten Werte liegen für ältere Ontogeniestadien deutlich oberhalb der „neutralen“ Geraden (= Kurve für konstantes Elastizitätsmodul).

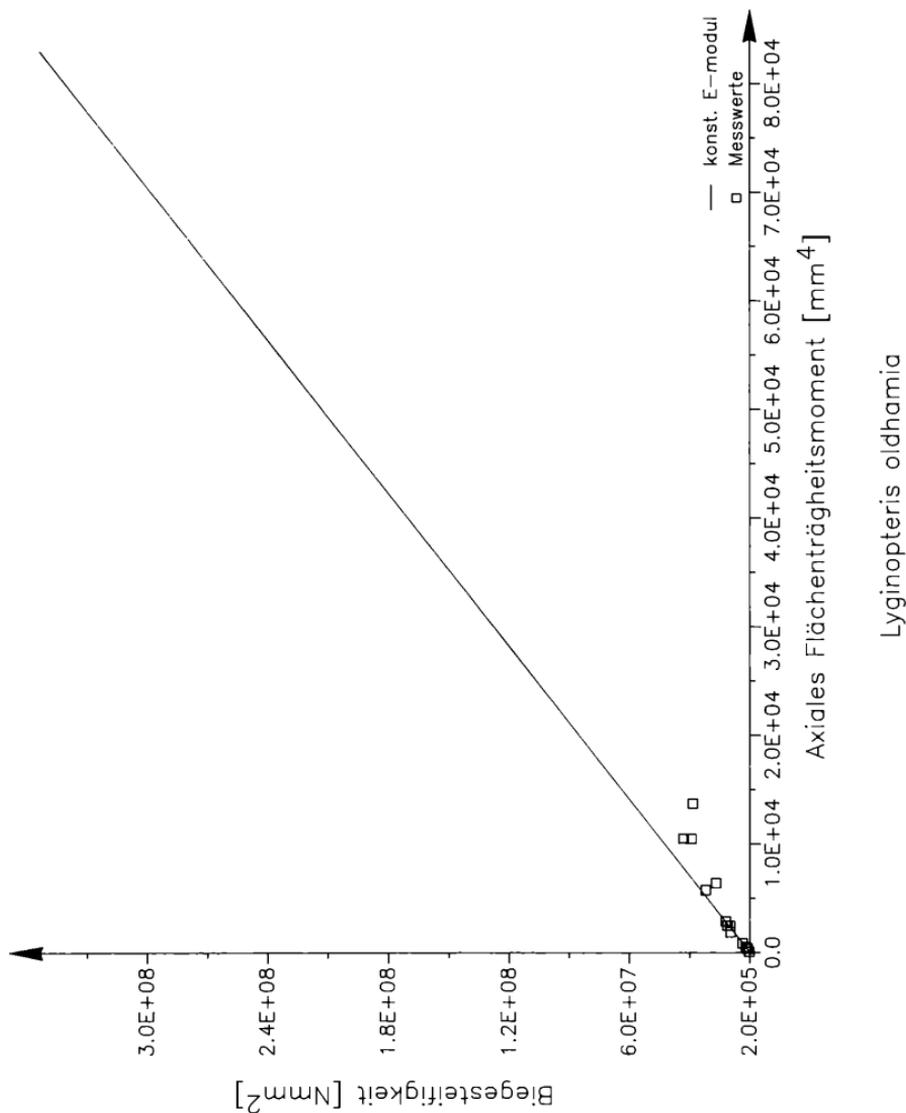


Abb. 8: *Lyginopteris oldhamia*: Auftrag der Biegesteifigkeit in Abhängigkeit vom axialen Flächenträgheitsmoment (doppelt linear). Die berechneten Werte liegen für ältere Ontogeniestadien deutlich unterhalb der „neutralen“ Geraden (= Kurve für konstantes Elastizitätsmodul).

die fossilen selbsttragenden Taxa *Lepidodendron* sp./*Lepidophloios* sp.. Diese Methodik eröffnet die Möglichkeit, anhand fossiler Achsen unterschiedlicher Querschnittsgröße (= verschiedener Ontogeniestadien)<sup>4)</sup> relativ abgesicherte Aussagen darüber machen zu können, ob es sich bei dem jeweiligen Taxon um eine selbsttragende Pflanze oder um eine Liane bzw. einen Spreizklimmer handelt. Diese Möglichkeit ist nicht nur für die oft strittigen Fragen der Rekonstruktion (des Gesamthabitus) fossiler Pflanzen von Interesse, sondern auch für Fragen nach der Aut- und Synökologie dieser Taxa.

*(Neu)-Interpretation anatomischer Daten  
unter Berücksichtigung biomechanischer Ergebnisse*

Bei Kenntnis der mechanischen Gegebenheiten lassen sich anatomische Daten bezüglich des Aufbaus der verschiedenen Gewebe und Zellen pflanzlicher Achsen neu diskutieren und teilweise auch neu interpretieren. So läßt sich, wie bereits erwähnt, der „evolutionäre Erfolg“ aktinostelischer Taxa in der Frühevolution der Tracheophyten durch eine Vermehrung der wasserleitenden Gewebe und eine Vergrößerung der Kontaktfläche zum umgebenden Gewebe erklären, während sich die „biegemechanische Effektivität“ gegenüber protostelischen Formen nicht (oder nur unwesentlich) erhöht. Das Wissen um die geringe Bedeutung der Leitgewebe früher Tracheophyten für deren mechanische Stabilität erlaubt es, auch den Aufbau ihrer Tracheiden neu zu interpretieren. Die Ring- oder Spiralverstärkungen mußten lediglich ein Kollabieren der Tracheiden wegen des negativen Innendruckes vermeiden. Die großen für Wasserdurchtritt freien Wandflächen erlaubten eine gute Wasserversorgung des umliegenden Parenchymgewebes. Dies war für die Aufrechterhaltung der Turgeszenz dieses Gewebes von großer Bedeutung (SPECK & VOGELLEHNER 1988a, b).

Auch bei den Lepidodendraceen kann bei Kenntnis der mechanischen Gegebenheiten – die Rinde trägt in jedem Ontogeniestadium zu mehr als 98 % zur Biegesteifigkeit bei – der Aufbau der Tracheiden besser verstanden werden. Da sie für die Stabilität von untergeordneter Wichtigkeit sind, sind sie für die Funktion der Wasserleitung optimiert. Die Tracheiden sind großlumig und dünnwandig und besitzen große, für den Wasserdurchtritt freie Wandbereiche. Analog wie bei den dikotylen Laubbäumen sind – im Gegensatz z.B. zu den

<sup>4)</sup> Zur Problematik der Zuordnung von Achsen unterschiedlicher Querschnittsgröße zu verschiedenen Ontogeniestadien sowie zur Unterscheidung von Endverzweigungen und Hauptachsen junger Pflanzen sei verwiesen auf DELEVORYAS (1955, 1964), EGGERT (1961, 1962), LEMOIGNE (1966), BASINGER, ROTHWELL & STEWART (1974), SCHECKLER (1976, 1978) und SPECK & VOGELLEHNER (1991).

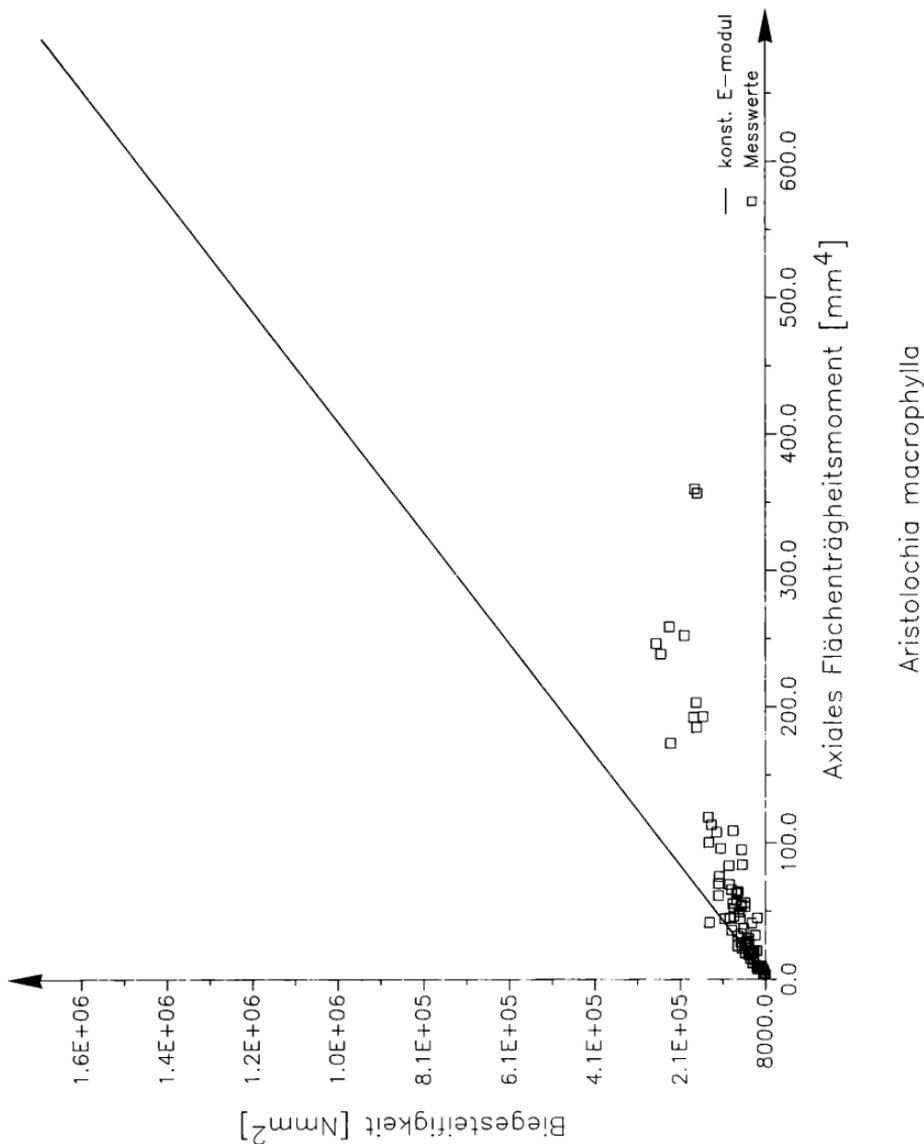


Abb. 9: *Aristolochia macrophylla*: Auftrag der Biegesteifigkeit in Abhängigkeit vom axialen Flächenträgheitsmoment (doppelt linear). Die gemessenen Werte liegen für ältere Ontogeniestadien deutlich unterhalb der „neutralen“ Geraden (= Kurve für konstantes Elastizitätsmodul).

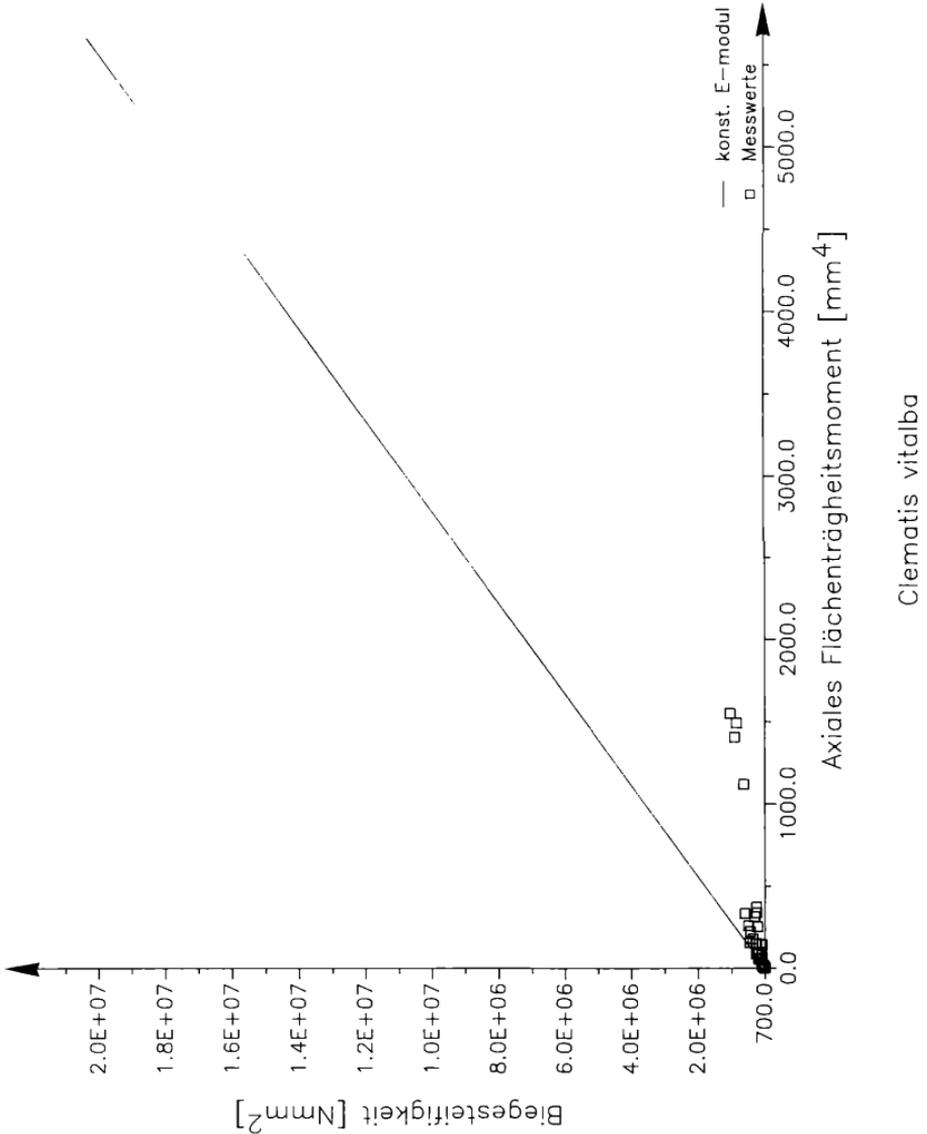


Abb. 10: *Clematis vitalba*: Auftrag der Biegesteifigkeit in Abhängigkeit vom axialen Flächenträgheitsmoment (doppelt linear). Die gemessenen Werte liegen für ältere Ontogeniestadien deutlich unterhalb der „neutralen“ Geraden (= Kurve für konstantes Elastizitätsmodul).

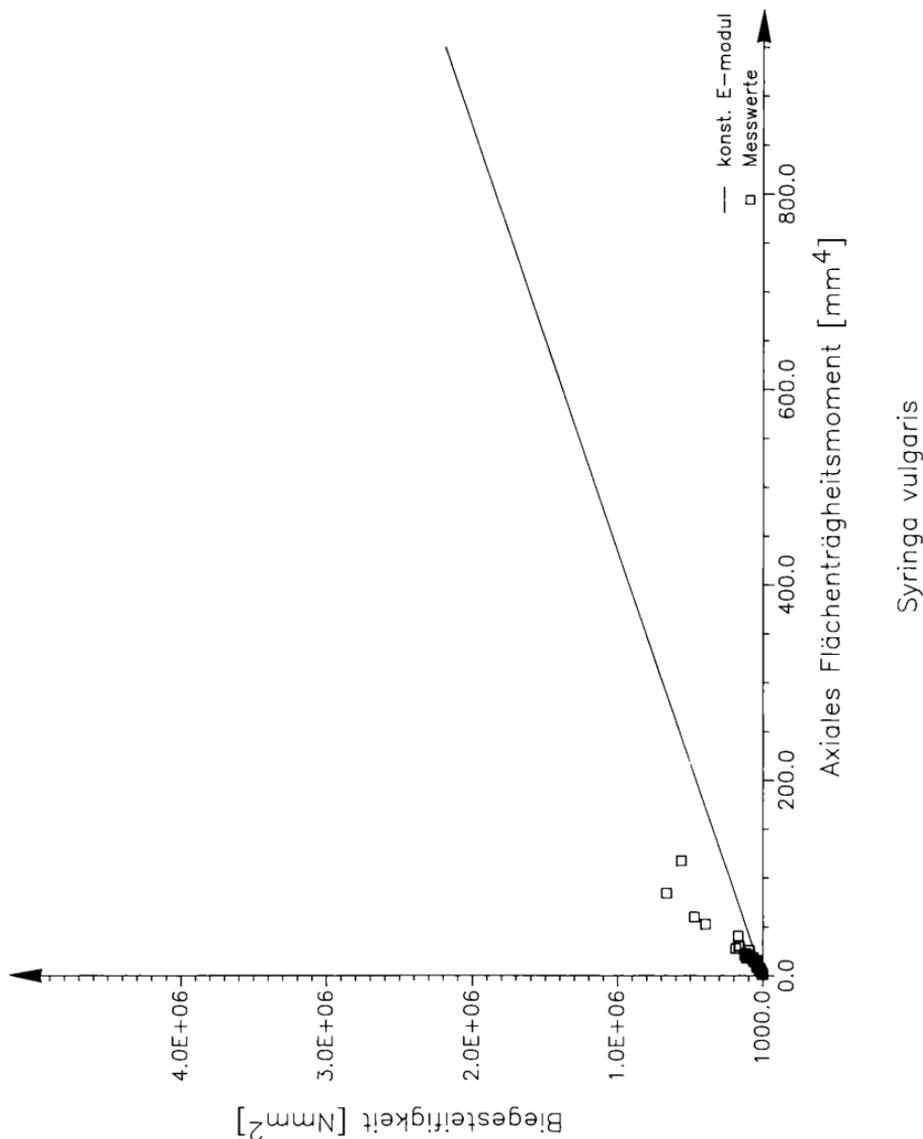


Abb. 11: *Syringa vulgaris*: Auftrag der Biegesteifigkeit in Abhängigkeit vom axialen Flächenträgheitsmoment (doppelt linear). Die gemessenen Werte liegen für ältere Ontogeniestadien deutlich oberhalb der „neutralen“ Geraden (= Kurve für konstantes Elastizitätsmodul).

Gymnospermen – auch bei den Lepidodendraceen die Funktionen Wasserleitung und Festigung weitgehend voneinander getrennt. Bei den dikotylen Laubbäumen übernehmen Elemente (Tracheen, Holzfasern) eines Gewebes, des sekundären Xylems, die verschiedenen Funktionen, während bei den Lepidodendraceen die beiden Funktionen von verschiedenen Geweben übernommen werden (Xylem: Wasserleitung, Rinde: Festigung).

Nur kurz angedeutet werden soll eine weitere Möglichkeit biophysikalischer Untersuchungen. Es können Rekonstruktionen von Achsenquerschnitten verschiedener Ontogeniestadien gezeichnet werden (Abb. 12), bei denen die Anordnung der verschiedenen Gewebe den Daten aus statistisch ausgewerteten Vermessungen realer Querschnitte in anatomischer und auch in mechanischer Hinsicht quantitativ entspricht (SPECK, SPATZ & VOGELLEHNER 1990).

#### 4. Diskussion

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß biophysikalische Ansätze mit Hilfe von Modellen, Computersimulationen und durch Untersuchung rezenter Taxa bis zu einem gewissen Grad einen experimentellen Zugang zu bestimmten paläobotanischen Fragestellungen ermöglichen. Der Grund hierfür ist die Tatsache, daß die physikalischen Größen und Gesetzmäßigkeiten während des für die Phylogenie der Pflanzen interessanten Zeitraumes der Erdgeschichte konstant geblieben sind und die durch ihren Einfluß hervorgerufenen Veränderungen sich morphologisch/anatomisch niederschlagen und somit auch bei fossil erhaltenem Pflanzenmaterial untersucht werden können. Der biophysikalische Ansatz ermöglicht es daher, bis zu einem gewissen Maß funktionale Zusammenhänge auch bei fossilem Pflanzenmaterial kausalanalytisch zu erforschen.

Wichtig ist zu betonen, daß biophysikalische Untersuchungen die klassischen morphologisch/anatomischen Ansätze keinesfalls ersetzen können oder sollen. Im Gegenteil sind für fundierte biophysikalische Aussagen über fossile Pflanzen genaueste Kenntnisse der Morphologie und Anatomie dieser Pflanzen unabdingbar notwendig. Biophysikalische Ansätze können diese Untersuchungen ergänzen und können zu einer funktionalen Betrachtungsweise der morphologisch/anatomischen Daten beitragen. Essentiell notwendig ist es, Vergleichsuntersuchungen an rezenten Pflanzen durchzuführen, um so die durch theoretische Überlegungen und Berechnungen für fossiles Pflanzenmaterial gewonnenen Ergebnisse einer kritischen Kontrolle durch experimentelle Überprüfung zu unterwerfen. Trotz der angesprochenen vielfältigen Probleme, die bei biophysikalischen Untersuchungen an fossilen Pflanzen gegeben sind, stellt dieser Ansatz

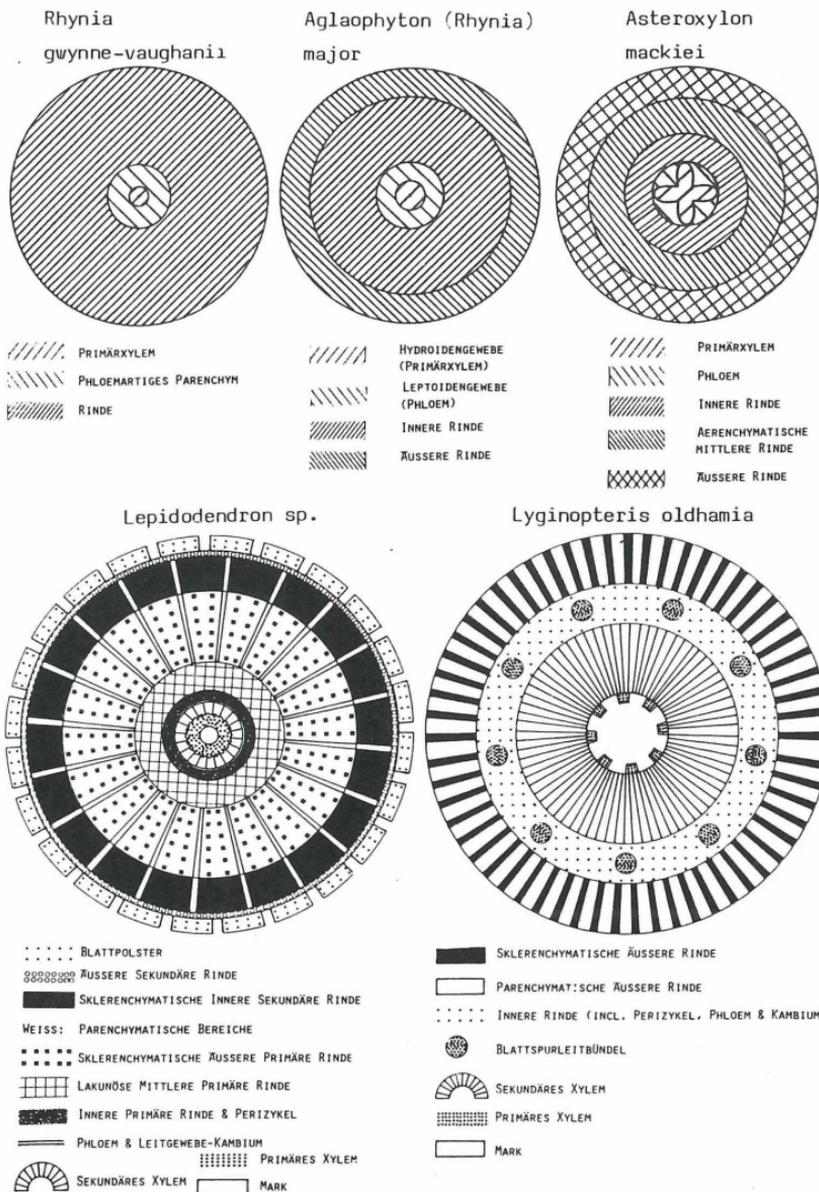


Abb. 12: Rekonstruktionen von Achsenquerschnitten mittels statistisch ausgewerteter Meßreihen realer Querschnitte. Die Anordnung der Gewebe entspricht den realen Achsen in anatomischer und in mechanischer Hinsicht. Bei *Lepidodendron* sp. und *Lyginopteris oldhamia* handelt es sich um die mittlere Größenklasse (= mittlere Ontogeniestadien) der vermessenen Querschnitte.

bei vorsichtiger Interpretation der Ergebnisse und Einbeziehung aller anatomisch/morphologischen Kenntnisse über das untersuchte Taxon eine Möglichkeit dar, Aussagen über die Ontogenie, die Phylogenie sowie über die Aut- und Synökologie fossiler Pflanzen zu gewinnen, die anderen Untersuchungsmethoden verschlossen bleiben.

## Danksagung

Mein Dank gilt in besonderer Weise meinem Lehrer Prof. Dr. D. VOGEL-LEHNER. Sein Anliegen, die fast ausschließlich qualitativen Kenntnisse zur Biomechanik fossiler Pflanzen und die daraus abgeleiteten Schlußfolgerungen für die Phylogenie einer quantitativen Überprüfung zu unterziehen, führte zur Idee der Anwendung biophysikalischer Methoden auf Fragestellungen der Paläobotanik. Ihm und Herrn CHRISTOPH FELDER danke ich außerdem für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Bei Herrn Prof. Dr. H.-C. SPATZ möchte ich mich dafür bedanken, daß er stets Zeit für kritische Diskussionen über biophysikalische Fragestellungen fand. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für die gewährte Unterstützung bestens gedankt.

## Angeführte Schriften

- BASINGER, J.F., ROTHWELL, G.W. & STEWART, W.N. (1974): Cauline vasculature and leaf trace production in Medullosan Pteridosperms.- Am. J. Bot., **61**, 1002-1015, BALTIMORE.
- BRACK-HANES, S.D. (1978): On the megagametophytes of two Lepidodendracean cones. - Bot. Gaz., **139**, 140-146, Chicago.
- & VAUGHN, J.C. (1978): Evidence of paleozoic chromosomes from Lycopod microgametophytes. - Science, **200**, 1383-1385, Washington D.C.
- BRIGGS, J.C. (1987): Biogeography and plate tectonics. - 184 S., Amsterdam, Tokyo (Elsevier).
- CICHAN, M.A. (1985): Vascular cambium and wood development in Carboniferous plants. I. Lepidodendrales. - Am. J. Bot., **72**, 1163-1176, Baltimore.
- (1986): Vascular cambium and wood development in Carboniferous plants. IV. Seed plants. - Bot. Gaz., **147**, 227-235, Chicago.
- DARRAH, W.C. (1938): A remarkable fossile *Selaginella* with preserved female gametophyte. - Bot. Mus. Leaflets, Harvard Univ., **6**, 113-136, Cambridge (Mass.).

- DELEVORYAS, T. (1955): The Medullosae — structure and relationships. — *Palaeontographica B*, **97**, 114–167, Stuttgart.
- (1964): Ontogenetic studies of fossil plants. — *Phytomorphology*, **14**, 299–314, Dehli.
- DENFFER, D. v. (1983): Einteilung der Botanik. — In: STRASBURGER, E., *Lehrbuch der Botanik*, S. 5–6. — 32. Aufl., Stuttgart, New York (Fischer).
- DILCHER, D.L. & TAYLOR, T.N. (eds.) (1980): *Biostratigraphy of fossil plants*. — 259 S., Stroudsburg (Dowden, Hutchinson & Ross).
- DRÄGERT, K. (1964): Pflanzensoziologische Untersuchungen in den Mittleren Essener Schichten des nördlichen Ruhrgebietes. — *Forschber. Nordrh.-Westf.*, **1363**. — 296 S., Köln und Opladen.
- EDWARDS, D. (1980): Early land floras. — In: PANCHEN, A. L. (ed.), *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates*, S. 55–85. — Systematics association, special volume **15**, London, San Fransisco (Academic Press).
- & FANNING, U. (1985): Evolution and environment in the Late Silurian — Early Devonian: the rise of the Pteridophytes. — In: CHALONER, W. G. & LAWSON, J. D. (eds.), *Evolution and environment in the Late Silurian and Early Devonian*. — *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **309**, S. 147–165, London (The Royal Society).
- EGGERT, D. A. (1961): The ontogeny of Carboniferous arborescent Lycopsidea. — *Palaeontographica B*, **108**, 43–92, Stuttgart.
- (1962): The ontogeny of Carboniferous arborescent Sphenopsida. — *Palaeontographica B*, **110**, 99–127, Stuttgart.
- FERGUSON, D. K. (1985): The origin of leaf-assemblages — new light on an old problem. — *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **46**, 117–188, Amsterdam.
- FERNANDEZ, S. R. (1987): Auswirkungen der Kletterstrategie der Lianen auf deren Verbreitung. — *Tuexenia*, **7**, 447–458, Göttingen.
- GASTALDO, R. A. (1987): Confirmation of Carboniferous clastic swamp communities. — *Nature*, **326**, 869–871, London.
- GOLENBERG, E. M., GIANNASI, D. E., CLEGG, M. T., SMILEY, C. J., DURBIN, M., HENDERSON, D. & ZURAWSKI, G. (1990): Chloroplast DNA sequence from a Miocene *Magnolia* species. *Nature*, **344**, 656–658, London.
- GOTH, K., DE LEEUW, J. W., PÜTTMANN, W. & TEGELAAR, E. W. (1988): Origin of Messel oil shale kerogen. — *Nature*, **336**, 759–761, London.
- GREGOR, H.-J. (1982): Die Jungtertiären Floren Süddeutschlands. — 278 S., Stuttgart (Enke).
- KOVAR-EDER, J. (1987): Pannonian (Upper Miocene) vegetational character and climatic inferences in the Central Paratethys Area. — *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, **88 A**, 117–129, Wien.
- (1988): Obermiozäne (Pannone) Floren aus der Molassezone Österreichs. — *Beitr. Paläont. Österr.*, **14**, 19–121, Wien.

- LAPORTE, L. F. (1981): Fossile Lebensräume. — 195. S., Stuttgart (Enke).
- LEXIKON DER BIOLOGIE (1983–1987) — Freiburg, Basel, Wien (Herder).
- LEMOIGNE, Y. (1966): Les tissus vasculaires et leur histogenèse chez les Lépidophytales arborescentes du paléozoïque. — Ann. Sc. nat. Bot. et Biol. vég., Paris, 12e serie, 7, 445–474.
- MINNIGERODE, C. (1985): Initiale Floren und deren Ökologie an der Basis der Rheinischen Braunkohlenflöze aufgrund geologischer und paläobotanischer Untersuchungen. — Documenta naturae, 24, 1–235, München.
- MOSBRUGGER, V. (1986): Zur Autökologie der Psaroniaceae — eine funktionelle Betrachtung ihrer Wuchsform. — Documenta naturae, 33, 29–34, München.
- (1989): Zur Gliederung und Benennung von Taphozöosen. — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 109, 17–28, Frankfurt/M.
- (1990): The tree habit in land plants: a functional comparison of trunk constructions with a brief introduction into the biomechanics of trees. — 161 S., Heidelberg (Springer).
- NIKLAS, K. J. (1976a): Morphological and ontogenetic reconstructions of *Parka decipiens* Fleming and *Pachytheca* Hooker from the Lower Old Red Sandstone, Scotland. — Trans. R.S.E., 69, 21, 483–499.
- (1976b): Morphological and chemical examinations of *Courvoisiella ctenomorpha* gen. and sp. nov., a siphonous alga from the Upper Devonian, West Virginia, U.S.A. — Rev. Palaeobot. Palynol., 21, 187–203, Amsterdam.
- (1976c): Chemical examinations of some non-vascular paleozoic plants. — Brittonia, 28, 113–137, Baltimore.
- (1976d): Chemotaxonomy of *Prototaxites* and evidence for possible terrestrial adaptation. — Rev. Palaeobot. Palynol., 22, 1–17, Amsterdam.
- (1977): Applications of finite element analyses to problems in plant morphology. — Ann. Bot., 41, 133–153, London.
- (1978): Morphometric relationships and rates of evolution among paleozoic vascular plants. — Evolutionary Biology, 11, 509–543, London.
- (1979): An assessment of chemical features for the classification of plant fossils. — Taxon, 28, 505–516, Utrecht.
- (1981a): The chemistry of fossil plants. — BioScience, 31, 820–825, Arlington.
- (1981b): Airflow patterns around some early seed plant ovules and cupules: implications concerning efficiency in wind pollination. — Am. J. Bot., 68, 635–650, Baltimore.
- (1981c): Simulated wind pollination and airflow around ovules of some early seed plants. — Science, 211, 275–277, Washington D.C.
- (1982a): Differential preservation of protoplasm in fossil angiosperm leaf tissues. — Am. J. Bot., 69, 325–334, Baltimore.

- (1982b): Computer simulations of early land plant branching morphologies: canalization of patterns during evolution? – *Paleobiology*, **8**, 196–210, Chicago.
  - (1984): Size-related changes in the primary xylem anatomy of some early tracheophytes. – *Paleobiology*, **10**, 487–506, Chicago.
  - (1985): The evolution of tracheid diameter in early vascular plants and its implications on the hydraulic conductance of the primary xylem strand. – *Evolution*, **39**, 1110–1122, Lawrence.
  - & BANKS, H. P. (1985): Evidence for xylem constrictions in the primary vasculature of *Psilophyton dawsonii*, an Emsian Trimerophyte. – *Am. J. Bot.*, **72**, 674–685, Baltimore.
  - & BROWN, R. M. (1981): Ultrastructural and paleobiochemical correlations among fossil leaf tissues from the St. Maries River (Clarkia) area, Northern Idaho, USA. – *Am. J. Bot.*, **68**, 332–341, Baltimore.
  - & GIANNASI, D. E. (1977): Flavonoids and other chemical constituents of fossil Miocene *Zelkova* (Ulmaceae). – *Science*, **196**, 877–878, Washington D.C.
  - & KERCHNER, V. (1984): Mechanical and photosynthetic constraints on the evolution of plant shape. – *Paleobiology*, **10**, 79–101, Chicago.
  - & O'ROURKE, T. D. (1982): Growth patterns of plants that maximize vertical growth and minimize internal stresses. – *Am. J. Bot.*, **69**, 1367–1374, Baltimore.
  - & PHILLIPS, T. L. (1976): Morphology of *Protosalvinia* from the Upper Devonian of Ohio and Kentucky. – *Am. J. Bot.*, **63**, 9–29, Baltimore.
  - & PRATT, L. M. (1980): Evidence for lignin-like constituents in Early Silurian (Llandoveryan) plant fossils. – *Science*, **209**, 396–397, Washington D.C.
  - & TIFFNEY, B. H., KNOLL, A.H. (1983): Patterns in vascular land plant diversification. – *Nature*, **303**, 614–616, London.
- PEFFERKORN, H. W., MUSTAFA, H. & HASS, H. (1975): Quantitative Charakterisierung ober-karboner Abdruckfloren. – *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **150**, 253–269, Stuttgart.
- & THOMSON, M. C. (1982): Changes in dominance patterns in upper Carboniferous plant-fossil assemblages. – *Geology*, **10**, 641–644, Boulder, Colorado.
  - & FUCHS, K., HECHT, C., HOFMANN, C., RABOLD, J. M., WAGNER, T. (1988): Recent geology and taphonomy of the Orinoco Delta – overview and field observations. – *Heidelberger Geowiss. Abh.*, **20**, 21–56, Heidelberg.
- PHILLIPS, T. L., PEPPERS, R. A., AVCIN, M. J. & LAUGHNAN, P. (1974): Fossil plants and coal: Patterns of change in Pennsylvanian coal swamps of the Illinois Basin. – *Science*, **184**, 1367–1369, Washington D.C.
- POTONIE, R. (1951): Die Moorpflanzengesellschaft des Karbons und die Rhythmen ihrer Wandlungen. – *Paläont. Z.*, **24**, 166–183, Berlin.
- (1952): Gesichtspunkte zu einer paläobotanischen Gesellschaftsgeschichte (Soziogenese). – *Beih. Geol. Jb.*, **5**, Hannover.

- (1953): Zur Paläobiologie der karbonischen Pflanzenwelt. Ökologische Zeugnisse der Karbonflora zur Kohlenbiogenie. – Naturwissensch., **40**, 119–128, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- RASDORSKY, W. (1928): Über das baumechanische Modell der Pflanzen. – Ber. Deutsch. Bot. Ges., **46**, 48–104, Stuttgart.
- RAVEN, J. A. (1977): The evolution of vascular land plants in relation to supracellular transport processes. – In: WOOLHOUSE, H. W. (ed.), *Advances in Botanical Research*, **5**, 153–219. – London, New York, San Francisco (Academic Press).
- (1984): Physiological correlates of the morphology of early vascular plants. – Bot. J. Linn. Soc., **88**, 105–126, London.
- (1985): Comparative physiology of plant and Arthropod land adaptation. – In: CHALONER, W. G. & LAWSON, J. D. (eds.), *Evolution and environment in the Late Silurian and Early Devonian*, Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, **309**, 273–288, London (The Royal Society).
- (1986): Evolution of plant life forms. – In: GIVNISH, T. J. (ed.), *On the economy of plant form and function*, 421–492. – Proceedings of the sixth Maria Moors Cabot Symposium, „evolutionary constraints on primary productivity: adaptive patterns of energy capture in plants“, Harvard Forest, August 1983, Cambridge, New York, Melbourne (Cambridge University Press).
- REMY, W. (1980a). Der Generationswechsel der archegoniaten Pflanzen im Übergangsfeld von aquatischer zu terrestrischer Lebensweise. – *Argumenta Palaeobotanica*, **6**, 139–155, Münster.
- (1980b): Wechselwirkung von Vegetation und Boden im Paläophytikum. – In: Festschr. für Gerhard Keller zum 22. 6. 1978, 43–79, Osnabrück (Werner).
- (1982): Lower Devonian gametophytes: relation to the phylogeny of land plants. – *Science*, **215**, 1625–1627, Washington D.C.
- & HASS, H. (1986): Das Ur-Landpflanzen-Konzept – unter besonderer Berücksichtigung der Organisation altdevonischer Gametophyten. – *Argumenta Palaeobotanica*, **7**, 173–214, Münster.
- & – (1988): Neue Befunde zur Gestalt der Ur-Landpflanzen. – *BIUZ*, **18**, 77–80, Weinheim.
- & REMY, R. (1980a): Devonian gametophytes with anatomically preserved gametangia. – *Science*, **208**, 295–296, Washington D.C.
- & – (1980b): *Lyonophyton rhyniensis* nov. gen. et nov. spec., ein Gametophyt aus dem Chert von Rhynie (Unterdevon, Schottland). – *Argumenta Palaeobotanica*, **6**, 37–72, Münster.
- ROTHWELL, G. W. & TAYLOR, T. N. (1982): Early seed plant wind pollination studies: commentary. – *Taxon*, **3**, 308–309, Utrecht.
- SHECKLER, S. E. (1976): Ontogeny of Progymnosperms I. Shoots of Upper Devonian Aneurophytales. – *Can. J. Bot.*, **54**, 202–219, Ottawa.

- (1978): Ontogeny of Progymnosperms II. Shoots of Upper Devonian Archaeopteridales. – *Can. J. Bot.*, **56**, 3136–3170, Ottawa.
- SCHEIHING, M. H. & PFEFFERKORN, H. W. (1984): The taphonomy of land plants in the Orinoco Delta: a model for the incorporation of plant parts on clastic sediments of Late Carboniferous age of Euramerica. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **41**, 205–240, Amsterdam.
- SCHWARZBACH, M. (1974): *Das Klima der Vorzeit*. – 3. Aufl., 380 S., Stuttgart (Enke).
- SCHWEITZER, H.-J. (1981): Der Generationswechsel rheinischer Psilophyten. – *Bonner Paläobotanische Mitteilungen*, **8**, 1–19, Bonn.
- (1983): Die Unterdevonflora des Rheinlandes, 1. Teil. – *Palaeontographica B*, **189**, 1–138, Stuttgart.
- SCOTT, A. C. (1979): The ecology of Coal Measure floras from Northern Britain. – *Proc. Geol. Assoc.*, **79**, 97–116.
- SPATZ, H.-C., SPECK, T. & VOGELLEHNER, D. (1990): Contribution to the biomechanics of plants. II. Stabilities against local buckling in hollow plant stems. – *Bot. Acta*, **103**, 123–130, Stuttgart, New York.
- SPECK, T. (1988a): *Geschichte der Pflanzen 1. Teil*. – Evolution der Pflanzen- und Tierwelt 5/1, 80 S., Deutsches Institut für Fernstudien an der Universität Tübingen.
- (1988b): *Geschichte der Pflanzen 2. Teil*. – Evolution der Pflanzen- und Tierwelt 5/2, 136 S., Deutsches Institut für Fernstudien an der Universität Tübingen.
- (1988c): *Geschichte der Pflanzen 3. Teil*. – Evolution der Pflanzen- und Tierwelt 5/3, 176 S., Deutsches Institut für Fernstudien an der Universität Tübingen.
- & SPATZ, H.-C., VOGELLEHNER, D. (1990): Contribution to the biomechanics of plants. I. Stabilities of plant stems with strengthening elements of different cross-sections against weight and wind forces. – *Bot. Acta*, **103**, 111–122, Stuttgart, New York.
- & VOGELLEHNER, D. (1988a): Biophysical examinations of the bending stability of various stele types and the upright axes of early „vascular“-land plants. – *Bot. Acta*, **101**, 262–268, Stuttgart, New York.
- & – (1988b): Biophysikalische Untersuchungen zur Mechanostabilität verschiedener Stelentypen und zur Art des Festigungssystems früher „Gefäß“-Landpflanzen. – *Palaeontographica B*, **210**, 91–126, Stuttgart.
- & – (1988c): Das Leit- und Festigungssystem früher „Gefäß“-Landpflanzen, Biomechanik und Evolution. – Beiträge zum I. Internationalen Symposium des SFB 230, Natürliche Konstruktionen. Leichtbau in Architektur und Natur, Mitteilungen des SFB Heft 2, 195–202, Stuttgart.
- & – (1989): Die Mechanostabilität verschiedener Stelentypen und ihre Bedeutung für das Festigungssystem früher „Gefäß“-Landpflanzen. – *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **109**, 93–116, Frankfurt/M.

- & – (1991, im Druck): Fossile Bäume, Spreizklimmer und Lianen. Versuch einer biomechanischen Analyse der Stammstruktur. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, Frankfurt/M.
- STEWART, W. N. (1983): Paleobotany and the evolution of plants. – 405 S., Cambridge – Sydney (Cambridge University Press).
- TAYLOR, T. N. (1981): Paleobotany. An introduction to fossil plant biology. – 589 S., New York – Toronto (McGraw-Hill).
- (1988): The origin of land plants: some answers, more questions. – *Taxon*, **37**, 805–833, Utrecht.
- TEICHMÜLLER, R. (1955): Über Küstenmoore der Gegenwart und die Moore des Ruhrkarbons. Eine vergleichende sedimentologische Betrachtung. – *Geol. Jb.*, **71**, 197–220, Hannover.
- THOMAS, B. A. & SPICER, R. A. (1987): The evolution and palaeobiology of land plants. – 309 S., London, Sydney (Dioscorides).
- VAN DER BURGH, J. (1987): Miocene floras in the Lower Rhenish Basin and their ecological interpretation. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **52**, 299–366, Amsterdam.
- (1988): Some local floras from the Neogene of the Lower Rhenish Basin. – *Tertiary Res.*, **9**, 181–212, Leiden.
- VOGELLEHNER, D. (1979): Rekonstruktion permokarbonischer Vegetationstypen auf der Nord- und Südhalbkugel. – In: WILMANN, O. & TÜXEN, R. (eds.), Werden und Vergehen von Pflanzengesellschaften, S. 5–20. – Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, Vaduz (Cramer).
- WAINWRIGHT, S. A., BIGGS, W. D., CURREY, J. D. & GOSLINE, J. M. (1976): Mechanical design in organisms. – 423 S., London (Arnold).
- ZIMMERMANN, W. (1959): Die Phylogenie der Pflanzen. Ein Überblick über Tatsachen und Probleme. – 2. Aufl., 777 S., Stuttgart (Fischer).

### Nachtrag:

Aufgrund der kürzlich gelungenen Sequenzierung von Chloroplasten DNA bei miozänen Blättern (vgl. S. 104), könnte man in der Tabelle auf S. 102 bei den Fachbereichen Genetik und Molekularbiologie statt – auch –/(+) angeben.

Eingang des Manuskripts am 30. Oktober 1989

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: [79](#)

Autor(en)/Author(s): Speck Thomas

Artikel/Article: [Biophysikalische Methoden in der Paläobotanik: Möglichkeiten-Problematik 99-131](#)