Die Entwicklung der Stammbildung bei den fossilen Pflanzen.

Von Privatdozent Dr. Karl Rudolph, Prag. (Mit drei Textfiguren.)

(Nach einem in der Botanischen Sektion des "Lotos" am 16. Juni 1921 gehaltenen Vortrag.)

Das technische Problem, das allen baumförmigen Landpflanzen, die im Kampfe um den Raum auch den Luftraum auszunützen bestrebt sind, gestellt ist, einen festen Träger für die Laubkrone zu bilden, der die Assimilationsfläche in die günstigste Lage zum Licht bringt, die Leitung des Wassers zwischen Wurzel und Krone besorgt, als Speicherorgan dienen kann und gleichzeitig die nötige Säulen- und Biegungsfestigkeit gegen die Angriffe des Windes besitzt. sehen wir bei den rezenten höchst entwickelten Pflanzen. den Phanerogamen, in ziemlich einförmiger Weise in dem bekannten Stammbautypus der Gymnospermen und Dikotylen gelöst. Dieser Bautypus ist bekanntlich anatomisch dadurch charakterisiert, daß am Querschnitt primär ein einfacher Kreis von kollateralen Gefäßbündeln auftritt, die durch einen zwischen Phloem und Xylem gelegenen Kambiumring zusammengehalten werden. Die fortschreitende Erstarkung des Trägers, die Vergrößerung seines Querdurch das cambiale sekundäre Dickenschnittes. wachstum ermöglicht, durch das schließlich eine fast solide Holzsäule gebildet wird. Diesen Bautypus bezeichnet die Stelärtheorie als Eustele.

Zu dieser verbreitetsten Konstruktion tritt unter den rezenten Angiospermen noch der Palmentypus mit zahlreichen über den Querschnitt zerstreuten kollateralen Gefäßbündeln, der vielleicht eine größere Biegungs- und Torsionsfähigkeit gewährt, aber nicht die Fähigkeit des sekundären Dickenwachstums hat. Im Zusammenhange damit fehlt den Palmen auch die Fähigkeit, eine an Umfang fortschreitend zunehmende, verzweigte Laubkrone zu bilden. Der Umfang derselben bleibt zeitlebens unverändert. baumförmigen Liliaceen nähern sich im Dracaenatypus den Dikotylen an, durch sekundäre Ausbildung eines Kambiums in Form eines Folgemeristems außerhalb des Gefäßbundelkreises, das es auch ihnen ermöglicht, eine sich ausbreitende Krone zu entwickeln. Damit sind die Stammstrukturtypen der Angiospermen, von den Scheinstämmen der Musaceen und anderen seltenen Ausnahmsfällen abgesehen, erschöpft.

Im Gegensatz dazu treffen wir in der paläozoischen Pflanzenwelt und bei ihren verarmten rezenten Vertretern.

den gegenwärtigen Pteridophyten, auf einen überraschenden Reichtum an Konstruktionsvarianten, die verschiedene Abstufungen in der Vollkommenheit der technischen Lösung des oben skizzierten technischen Problems zeigen. Man kann sie zu Stufenfolgen anordnen, die in allmählichem Uebergang von einem Primitivtypus zu verschiedenen komplizierteren Endtypen, wie z. B. dem der Gymnosperführen und möglicherweise men-Dikotylen, phylogenetische Entwicklungsreihen darstellen. Es geben sich dabei allerdings verschiedene Denkmöglichkeiten, wie dieser Entwicklungsgang vor sich gegangen sein könnte, denen auch entsprechend viele Hypothesen in der Literatur entsprechen, und ich will im folgenden versuchen, einen kursorischen Ueberblick über die zugrundeliegenden Tatsachen und die Möglichkeiten ihrer phylogenetischen Verknüpfung zu geben, ohne daß dieser Ueberblick einen Anspruch darauf erhebt, ein erschöpfendes Literaturreferat zu sein.

Wir begegnen in der Phylogenie des öfteren am Anfange einer Entwicklung einer viel größeren Mannigfaltigkeit von Organisationstypen für bestimmte Zwecke als bei den Endgliedern. Ich verweise als Gegenstück z. B. auf die große Mannigfaltigkeit des Energiegewinnes bei den Bakterien gegenüber dem eintönigen Modus der CO₂-Assimilation der höheren Pflanzen. Das gilt anscheinend auch von der Stammkonstruktion. Beim Ueberblick über die Stammstrukturen der fossilen Pflanzen stoßen wir auf Konstruktionstypen, die gewissermaßen knifflige Umwege zur Erreichung des Zieles darstellen oder auch wie verfehlte Versuche der Natur anmuten, die wieder untergegangen sind. Es wird auch hier, dem Eindruck nach. herumprobiert und dann das technisch Bestbewährte zur Weiterzucht ausgelesen.

Eine Ausdifferenzierung aller für die Stammbildung wesentlichen Gewebe erscheint unter den rezenten Cormophyten zum erstenmal bei den Stämmchen von Polytrichum. Sie zeigen bekanntlich ein primitives, zentrales Leitbündelbereits mit Andeutung von Phloem und Xylem. Desgleichen weisen die rezenten Lycopodialen und auch viele Farne zeitlebens, die übrigen Farne wenigstens durchwegs in den Keimlingsstengeln, ein einfaches zentrales, stammeigenes Leitbündel auf, von dem die Blattspuren abzweigen. Das legt schon den Gedanken nahe, daß das einfache axile Leitbündel, die Protostele der Stelärtheorie, sei es nun zylindrisch und konzentrisch (Haplostele) oder radiär (Aktinostele) gebaut, tatsächlich den Primitivtypus der Stammkonstruktion darstellt, also eben jene Anordnung der Gewebe, die auch auf dem Papier als die

denkbar einfachste erscheint. Das scheinen nun auch die fossilen Pflanzen zu bestätigen.

Vor allem ist dieser Schluß in jüngster Zeit wesentlich bekräftigt worden durch die Entdeckung primitiverer Vorfahren der Pteridophyten mit erhaltener Struktur, der Psilophytalen, insonderheit der noch wurzel- und blattlosen Rhyniaceen im unteren und mittleren Devon Britanniens und Norwegens 1). Abdrücke von Angehörigen dieser hochinteressanten Pflanzengruppe sind schon lange auch aus der nächsten Prager Umgebung bekannt, aus den devonischen Schiefern der Stufe H. Barrandes bei Hostin, Hlubočep, Karlstein und Srbsko. Auch diese ältesten, bisher bekannten Landpflanzen, auf die ich noch eingehender zu sprechen komme, zeigen ein einfaches axiles Leitbündel, eine Protostele.

In weiterer Uebereinstimmung mit dieser Annahme zeigen alle drei im Oberdevon bereits voll entwickelten Hauptstämme der Pteridophyten, die Lycopodialen, Equisetalen und Filicalen unter ihren ältesten Vertretern protosteläre Formen und in allen diesen drei Hauptstämmen können wir die auftretenden Stammstrukturen zu Stufenreihen ordnen, die eine Parallelentwicklung zeigen, welche von der Protostele zur Eustele, also dem Stammbau der Dikotylen und Gymnospermen führt, eine Parallelentwicklung, die ein Gegenstück bildet zu der in allen drei Gruppen parallel erfolgten Entwicklung von der Isosporie zur Heterosporie und Samenbildung. Wie diese Entwicklung vor sich gegangen sein kann, ergibt sich aus folgender beispielsweiser Zusammenstellung tatsächlich vorhandener Uebergangsformen.

Lycopodiales: Diese sind im Paläozoicum vom Oberdevon an vor allem durch die Lepidophyten vertreten. Eine der ältesten Lepidodendron-Arten, L. rhodumnense, zeigt ein zentrales Leitbündel, bestehend aus einem soliden, durchwegs aus langen Tracheiden gebildeten Holzkörper, umgeben von Phloem. Bei L. selaginoides (Abbildung bei Scott (16), S. 146) ist der Holzkörper nicht mehr homogen, sondern die inneren Tracheiden sind kürzer und reichlich mit Parenchym gemischt. L. Harcourtii und mit ihm die Mehrzahl der Lepidodendren zeigt nur mehr einen ringförmigen Holzkörper, innen von Markparenchym erfüllt, außen von Phloem umgeben. Die nächste Stufe repräsentieren die Sigillarien, die erst später als die ersten Lepidodendren in Erscheinung treten. Hier ist der Holzring von Markstrahlen durchbrochen und dadurch zerklüftet in einen

 2

¹⁾ Die bezüglichen Arbeiten sind mir nur aus den Referaten R. Potoniés (14) und Gothans (5) bekannt.

Kreis kollateraler Bündel, die aber bisweilen noch auf größere Strecken seitlich zusammenfließen. Damit ist der Bautypus der Gymnospermen, die Eustele, schon annähernd erreicht, von dem sich die Bündel nur noch durch die exarche Lage des Protoxylems unterscheiden. Bei beiden Gattungen tritt auch schon ein normales sekundäres Dickenwachstum durch einen zwischen Phloem und Xylem gelegenen Cambiumring auf. Der Hauptanteil an der Querschnittsvergrößerung fällt allerdings einem Phelloderm in der Rinde zu. Die zeitliche Aufeinanderfolge der Typen entspricht auch dieser Stufenfolge, wie Kidston gezeigt hat.

Aus dieser Stufenfolge ergibt sich also folgender. mutmaßlicher Entwicklungsgang, schematisch dargestellt in Fig. 1.

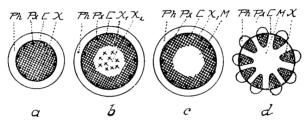


Fig. 1. Schema des Ueberganges von der Protostele zur Eustele bei den Lepidophyten. — a) Haplostele mit solidem, homogenem Holzkörper (Lepidodendron rhodumnense), b) Haplostele mit heterogenem Holzkörper, das innere Holz X₂ besteht aus kurzen Tracheiden und reichlich eingemischten Parenchym (L. selaginoides), c) Siphonostele. hohler Holzzylinder mit Mark (L. Harcourtii), d) Eustele, Bündelrohr von kollateralen Gefäßbindeln, durch Markstrahlen getrennt (Sigillaria). — In allen Fig.: Ph Phloem, X Xylem (schraffiert), Px Protoxylem, hier exarch, durch schwarze Punkte angedeutet, C. Cambium. M Mark.

Am Anfang war die Haplostele mit solidem Holzkörper (a). In der weiteren Entwicklung werden dann
nicht mehr alle procambialen Elemente im Zentrum der
Stele in Tracheiden umgewandelt, sondern es erfolgen
Querteilungen und es entstehen hier kurze Tracheiden und
Parenchymzellen, ein heterogener Holzkörper oder das
"gemischte Mark" der Autoren (b). Weiterhin unterbleibt
die Ausbildung von Tracheiden im Zentrum überhaupt,
es entsteht ein rein parenchymatisches Mark, mit peripherem Holz- und Bastring (Siphonostele, c), und schließlich wird auch dieser Holzbastring unterbrochen von Parenchymstreifen, den Markstrahlen, die eine Verbindung
zwischen Rinde und Mark herstellen (d). Damit ist also
die ursprüngliche Haplostele ausgeweitet zur Eustele, auf
dem Querschnitt einen Ring kollateraler Bündel, körper-

lich ein hohlzylindrisches Netzwerk bildend. Die Annahme dieses Entwicklungsganges gibt eine phylogenetische Begründung für den Grundgedanken der Stelärtheorie Van Tieghems, daß die Gesamtheit der Gefäßbündel im Stamme der Phanerogamen innerhalb der Endodermis eine Einheit bildet, den Zentralzylinder, und homolog ist einem einzigen konzentrischen Gefäßbündel, einer Stele, daß also auch die Phanerogamen monostelär gebaut sind. Der Zentralzylinder derselben ist aus der Protostele durch "Medullation" i. Mark und Markstrahlenbildung, entstanden. Einige Schwierigkeit macht es nur, auch den Stamm der Monokotvlen mit der zerstreuten Bündelanordnung auf die Eustele zurückzuführen. Doch es hat schon H. v. Mohl erkannt und Schoute (15) neuerdings ausgeführt, daß auch diese Bündelanordnung auf den einfachen Bündelkreis der Dikotylen zurückführbar ist und nur eine durch die besondere Art des primären Dickenwachstums "verschobene" Eustele darstellt. Ich will diese Entwicklungshypothese, wie sie z. B. von Solms Laubach, Bower, Bertrand, Kidston u. a. vertreten wird, kurz als Monostelärhypothese bezeichnen.

Daß dieser Entwicklungsgang auch ökologisch verständlich ist. hat schon Potonié (13) auseinandergesetzt. Die Ausweitung und Zerklüftung der ursprünglichen zentralen Protostele bedeutet eine Verlagerung der mechanisch wirksamen festen Holzelemente an die Peripherie und damit einen Uebergang von der zugfesten Konstruktion der Wasserpflanzen zur biegungsfesten der Land-

pflanzen.

Bei den Equisetalen ist diese Stufenfolge lückenhafter. Aber wir haben auch hier am Anfang einen protostelären Bau bei den Sphenophyllaceen, wenn wir diese mit gutem Grund als Vorfahrentyp der Calamarialen betrachten, und einen ganz typischen eustelären Bau bei den Calamiten. Ein Bindeglied bildet nach Potonié (13, S. 194) Archaiocalamites pettycurensis, wo an jedem Leitbündel noch ein Rest des ursprünglichen zentralen, zentripetalen Holzes auftritt. Ebenso kann Cheirostrobus mit "gemischtem Mark" als Bindeglied gelten.

Die ältesten echten Farne mit erhaltener Struktur. die in die Gruppe der Primofilices (Coenopteriden, Inversicatenales) zusammengefaßt werden, besaßen ebenfalls eine Protostele von zylindrischem oder sternförmigen Umriß. Es ist noch umstritten, welcher von diesen beiden Typen wieder die ursprünglichere war. Bertrand (2) hält das sternförmige Bündel, wie es auch viele rezente Lycopodialen zeigen, für das ursprünglichste und glaubt, daß daraus erst das zylindrische durch Verkürzung der Sternstrahlen hervorgegangen sei (Kondensationstheorie l. c.,

S. 259). Die oben erwähnten primitivsten Rhyniaceen besaßen eine zylindrische Protostele, aber an demselben Fundort erscheint schon das etwas höher differenzierte Asteroxylon mit sternförmigem Holzkörper. Es wechselt übrigens bei rezenten Lycopodien und bei Psilotum die Gestalt des Holzkörpers oft innerhalb desselben Stammes.

Auch innerhalb der Primofilices zeigt sich nun wieder nach Bertrand l. c. der allmähliche Uebergans von der Protostele zur Siphonostele durch Auftreten von Formen mit heterogenem Holzkörper und eingestreutem Parenchym. Die weitere Stufenfolge führt aber bei der Mehrzahl der echten Farne in eine andere Entwicklungsrich-

tung, wie weiter unten gezeigt werden wird.

Es läßt sich aber der oben geschilderte monosteläre Entwicklungsgang weiter verfolgen an zwei direkten Deszendenten der Farne, den bekannten Cycadofilices Heterangium und Lyginodendron (Abbildungen z. B. bei Lotsy (12, S. 710, 723), Scott (16, S. 403, 359). — Heterangium besitzt noch eine Haplostele, einen zentralen Holzkörper mit reichlich eingemischtem Parenchym, umgeben von Cambium und Phloem. Die Protoxyleme liegen mesarch, in einem Kreis zerstreut, der Peripherie genähert, so daß der größere Teil des Holzes zentripetal, ein kleinerer zentrifugal gebildet wird. Es lassen sich nun, wie Kubart (10) gezeigt hat, die Heterangium-Arten wieder in eine Stufenreihe ordnen, die ein immer schärferes Herausdifferenzieren von Primärbündeln innerhalb des ursprünglichen Holzkörpers erkennen läßt, offenbar durch dichtere Gruppierung der Tracheiden um die Protoxyleme herum. Bei der nächstverwandten Gattung Lyginodendron haben wir bereits wieder einen Kranz dicht genäherter. kollateraler, aber mesarcher Leitbündel auf dem Querschnitt vor uns, jedes einzelne Bündel mit noch reichlichem zentripetalen Holz. Beide Gattungen zeigen bereits im Gegensatz zu den Farnen normales, sekundäres Dickenwachstum durch ein Kambium zwischen Phloem und Xvlem. Diese kollateralen Bündel unterscheiden sich also von der typischen Eustele nur durch die mesarche Lage des Protoxylems. Es ist noch ein Rest des ursprünglichen zentralen Holzes vorhanden. Dieser Rest von zentripetalem Holz findet sich auch noch bei einigen Cordaitenhölzern und selbst noch bei rezenten Cycadeen. Bei der Mehrzahl der Cordaiten und ebenso bei den Bennettitalen ist auch dieser letzte Rest verschwunden, sie besitzen typische endarche Leitbündel und der rezente Gymnospermenstammbau ist also im wesentlichen vollkommen erreicht. sehen also auch auf dieser Entwicklungslinie Farne — Cycadofilices-Gymnospermen, dieselbe Stufenfolge und damit denselben mutmaßlichen Entwicklungsgang: Umbildung der Haplostele durch Mark- und Markstrahlenbildung in die Eustele. Ob wir nun die Phanerogamen monophyletisch von den Farnen über die Cycadofilices oder polyphyletisch von Farnen und Lycopodialen ableiten, überall finden wir Anknüpfungspunkte, welche die Annahme dieses Entwicklungsganges gestatten.

Wir kehren nun nach diesem Ausblick auf die Cycadofilices zu den echten Farnen zurück. Kidston und Gwynne-Vaughan (8) haben zunächst an den fossilen Osmundaceen wahrscheinlich gemacht, daß auch hier die Entwicklung mit der einfachen Haplostele begonnen hat, wie sie z. B. noch die permische Gattung Thamnopteris aufweist. Aus einer Reihe vorhandener Zwischenformen in der Gattung Osmundites schließen sie dann, daß es auch hier über das Zwischenstadium des "gemischten Markes" zur Entstehung einer Siphonostele (Fig. 1 a-c) gekommen ist. weiteren Entwicklung wird nun diese Siphonostele jeweils an der Stelle, wo eine Blattspur abgeht, durch eine fensterartige Lücke unterbrochen. Stehen die Blätter entfernt und sind die Blattlücken klein, so treffen wir auf dem Querschnitt höchstens eine solche. Wenn aber die Blätter gedrängter stehen und die Lücken sich vergrößern, so daß sie einander übergreifen, dann wird die Siphonostele aufgelöst in ein Netzwerk und auf dem Querschnitt sehen wir dann einen Kreis getrennter Bündel. Damit ist im wesentlichen wieder der Typus der Eustele erreicht. Die Ontogenie der rezenten Osmundaceen zeigt nach Gwynne-Vaughans Untersuchungen genau denselben Entwicklungsgang.

Die Mehrzahl der Farne haben aber auf dem Querschnitt nicht einen oder mehrere Kreise kollateraler, sondern konzentrischer Bündel, also Phloem auch an der Innenseite. Aber auch die Entstehung dieses Typus knüpft direkt an den bisher geschilderten Entwicklungsgang, und zwar an die von Blattlücken durchbrochene Siphonostele an, wie insonderheit Tansley (18) durch Vergleich der Ontogenie rezenter Farne glaubhaft gemacht hat, und zwar ergibt sich die geänderte Entwicklungsrichtung zunächst dadurch, daß hier auch an der Innenseite der Siphonostele ein Phloem und eine innere Endodermis auftreten. Es entsteht so statt der ursprünglichen ektophloiotischen Siphonostele eine amphiphloiotische Siphonostele, die Solenostele der Stelärtheorie. Dieses innere Phloem stammt nach Tansley von dem inneren Phloem der einmündenden, konzentrischen Blattspur und breitet sich von den Blattlücken fortschreitend nach unten auf der Innenseite der Siphonostele aus. Die Bildung desselben wird vielleicht durch erhöhte Stoffleitung zu den großen abgehenden Blattspuren angeregt. Sind die Blattlücken entsprechend groß, so wird auch hier wieder der Hohlzylinder aufgelöst in ein Netzwerk, das aber hier nicht von kollateralen, sondern von konzentrischen Bündeln gebildet wird, und die typische Dictyostele der Farne darstellt. Die Dictyostele ist also ebenso wie die Eustele durch Ausweitung und Zerklüftung einer Haplostele entstanden, nur daß sich hier die Teilstelen wieder zu vollständigen, konzentrischen Bündeln ergänzen ²).

Ein derartiges Netzwerk konzentrischer Stränge ist natürlich kein geeigneter Ausgangspunkt für ein normales, sekundäres Dickenwachstum durch ein Xylem und Phloem gelegenes Kambium, da ja ein solches bei jedem einzelnen Bündel in sich zusammenschließen müßte. In der Tat fehlt den fossilen und rezenten Farnen ein kambiales Dickenwachstum, von geringen gelegentlichen Andeutungen eines solchen abgesehen, und wir sehen hier merkwürdige Umwege eingeschlagen, um trotzdem höhere aufrechte Stämme zu bilden, die der zunehmenden Höhe entsprechend ihren Querschnitt vergrößern können. So bleiben oft die Blattbasen dauernd erhalten und bilden einen mächtigen Außenpanzer, wie bei Tubicaulis. Asterochläna. Bei den Psaronien, den mächtigsten Baumfarnen, die bis 20 m Höhe erreichten, wird ähnlich, wie auch bei den rezenten Cyatheaceen der Querschnitt des Stammes sukzessive vergrößert durch Ausbildung einer mächtigen Hülle von Luftwurzeln, die, in der Krone entspringend, am Stamme entlangwachsen bis zum Boden, so daß sie sich gegen die Basis des Stammes oft in ungeheurer Zahl übereinanderlagern. Der Durchmesser des eigentlichen Stammes erscheint dann oft verschwindend klein gegenüber diesem Wurzelpanzer. Diese Luftwurzelhülle wird außerdem noch durch Ausbildung eines merkwürdigen, sekundar entstandenen Füllgewebes zwischen den Wurzeln mit dem Stamm zu einer organischen Einheit verbunden. Durch eine solche Wurzelhülle könnenauch mehrere Stämme zu einem Scheinstamm verbunden werden wie bei Tempskya rossica.

Bei den Psaronien scheint sich außerdem der Vegetationskegel wie bei den rezenten Palmen während des primären Wachstums sukzessive verbreitert zu haben. Das Gefäßbündelskelett ihrer erwachsenen Stämme besteht aus einer größeren Zahl ineinandergeschachtelter Gefäßbündelzylinder. Diese werden offenbar, wenn wir nach den

²) Nach der Auffassung Jeffrey's (7), die aber nur von wenigen Autoren geteilt wird, ist das Mark der Siphonostele und Solenostele corticalen und nicht stelären Ursprungs.

strukturverwandten rezenten Marattiaceen und Matoniaceen schließen dürfen, in der Ontogenie sukzessive in zentripetaler Reihenfolge angelegt, indem innerhalb eines Zylinders immer wieder ein Strang neu entsteht, welcher sich wieder zum Hohlzylinder ausweitet und so fort, so daß hier eine Neuanlage von Gefäßbündeln in zentripetaler Reihenfolge, also umgekehrt wie bei den Palmen oder beim sekundären Dickenwachstum erfolgt. Zum Schlusse der Entwicklung ist auch hier eine mächtige, aus dicht gedrängt stehenden Gefäßplatten gebildete Holzsäule erreicht. Bei den rezenten Cyatheaceen scheinen die inneren Gefäßplatten wieder zu dem rudimentären markständigen Bündelnetz reduziert zu sein, bei gleichzeitiger stärkerer Entwicklung der äußeren Gefäßplatten.

Die Natur hat nun aber doch auch den Versuch gemacht, auch bei einer solchen polystelen Stammstruktur das sekundäre Dickenwachstum durch ein fasciculares Cambium anzuwenden. Dieser Versuch hat zu einer ganz merkwürdigen Stammstruktur geführt, wie sie uns in den Medullosen vorliegt. Die Medullosen, eine Gattung der Cycadofilices oder Pteridospermen, hauptsächlich im Rotliegenden vertreten, zeigen auf dem Querschnitt mehrere, oft zahlreiche konzentrische Gefäßbündel, ähnlich wie Psaronius, nur von anderer Gestalt und Anordnung.

Wir sehen gewöhnlich ein oder zwei periphere Kreise größerer plattenförmiger Gefäßbündel, die "Plattenringe", welche bei M. stellata (Fig. 2A) zu einem nur hier und da fensterartig durchbrochenen Hohlzylinder seitlich ver-

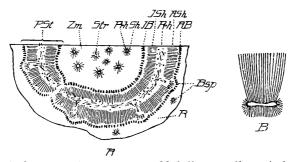


Fig. 2. A Schemat. Querschnitt v. Medullosa stellata (schemat. nach Sterzel l. c., Taf. I, 2). — PSt. Periphere Stele (Plattenring), AB. äußerer Bast, ASh äußeres Sek. Holz, Prh Primärholz, ISh inneres Sek. Holz, IB innerer Bast, Str Sternring, Prh Primärholz, Sh. Sek. Holz derselben, Zm Zentralmark. Bsp Blattspur, R Rinde, Im Primärholz d. per. Stele ist der tang. horizontale Verlauf der Primärholztracheiden angedeutet. Innen und außen von dieser Quertracheidenschicht liegen spärliche quergetroffene Längstracheiden (Punkte). — B Eine der peripheren Stelen v. Medullosa Solmsii aus Sterzels Fig. 3, Taf. VIII, l. c., mit stark gefördertem äußeren und geringem inneren Sekundärholz. Primärholz nicht erhalten.

schmelzen, der innen und außen von Bast umkleidet ist, eine "Solenostele" bildend. In dem Grundgewebe innerhalb dieser peripheren Bündelringe, dem "Zentralmark" liegen mehrere bis sehr viele viel kleinere zylindrische Bündel, die "Sternringe", eingestreut, in einem oder mehreren unregelmäßigen Kreisen. Jedes einzelne dieser konzentrischen Bündel besitzt nun ein eigenes Cambium zwischen Phloem und Xylem, welches um jeden Stern- wie Plattenring herum, wie an der Außenseite und Innenseite der peripheren Solenostele Sekundärholz bildet. Gefäßbündel wächst also für sich in die Dicke, wie aus der Figur ersichtlich ist. Ein derartiges Dickenwachstum muß, so fortgesetzt, notwendig zu tiefgreifenden Störungen der Harmonie des Querschnittes führen, zu Pressungen und Zerquetschung des ganzen Stammparenchyms, zur Zerklüftung des ganzen Stammes, wie wir es bei rezenten Lianen mit abnormalem Dickenwachstum tatsächlich sehen. ohne daß doch dabei dieses innere Sekundärholz den wesentlichen Zweck des sekundären Dickenwachstums. die Querschnittsvergrößerung zur Erhöhung der Säulenfestigkeit, fördern würde. Es macht also tatsächlich den Eindruck, als wäre hier die Errungenschaft des sekundären Dickenwachstums durch ein fasciculares Cambium am unrechten Ort und zweckwidrig angewendet.

Zu so tiefgreifenden Störungen kommt es allerdings nicht. Die Sekundärholzbildung im Innern des Stammes kommt tatsächlich frühzeitig zum Stillstand, wahrscheinlich entwicklungsmechanisch gehemmt durch die auftretende Gewebespannung, während an der Außenseite der peripheren Bündel das Dickenwachstum unbegrenzt weitergeht und hier eine bedeutend mächtigere Sekundärholzschichte gebildet wird (Fig. 2B), die schließlich ganz das Aussehen eines normalen Holzkörpers wie bei den Gymnospermen annimmt. Dazu kommen noch bisweilen sekundäre extrafasciculäre Cambiumringe, welche neue Holzzonen in der Rinde bilden, ganz ähnlich wie bei einigen

Cycadeen.

An diese rezente Familie zeigen die Medullosen auch sonst verschiedene anatomische Anklänge, worauf schon Göppert und Stenzel hingewiesen haben. Die Cycadeen haben auf dem Querschnitt einen Kreis kollateraler Bündel. Inner- und außerhalb desselben treten aber noch zahlreiche kleinere rinden- und markständige Bündel auf. Man kann die markständigen Stränge mit den Sternringen der Medullosen vergleichen. Der Unterschied ist vor allem der, daß sie dort konzentrisch, hier überwiegend kollateral gebaut sind. Die peripheren Stelen der Medullosen mit stark gefördertem äußeren Sekundärholz, besonders die

von M. Solmsii (Fig. 2B), erinnern aber schon stark an kollaterale Bündel. Nimmt man an, wie dies Worsdell (19) eingehend ausgeführt hat, daß die Hemmung der Gewebeausbildung an der Innenseite dieser Stelen noch weitergeht, und bis zur völligen Unterdrückung des inneren Bastes und Cambiums führt, so ist das konzentrische Bündel in ein kollaterales mit nur an der Außenseite des Primärholzes liegendem Bast und Cambium übergeführt 3). Bezüglich der Details dieser Ableitung muß ich auf die Arbeit von Worsdell verweisen.

Es könnte sich auf diese Weise ein Kreis der Stelen von Medullosa zum kollateralen Bündelring entwickelt haben, während der Rest derselben reduziert wäre zu dem accessorischen System der rinden- und markständigen Bündeln der Cycadeen. In der weiteren Entwicklung wären, wie schon bei der Mehrzahl der Cycadeengattungen, diese letzteren auch noch unterdrückt worden, so daß die typische Eustele erübrigen würde, die aber nach dieser Annahme letzten Endes nicht aus einer einzigen zentralen, konzentrischen Stele, sondern aus einem ganzen Kreis solcher hervorgegangen wäre. Ich will daher diese Denkmöglichkeit als Polystelärhypothese bezeichnen im Gegensatz zur Monostelärtheorie (Entwicklung der Eustele aus der Haplostele durch Medullation).

Die Medullosen zeigen nun noch eine Absonderlichkeit in ihrem Stammbau. In dem Primärholz der peripheren Plattenringe der Medullosen verläuft nämlich, wie ich zu meiner Ueberraschung beobachtete, die große Mehrzahl der Primärtracheiden nicht, wie man erwarten sollte. lotrecht in der Längsrichtung des Stammes, sondern senkrecht dazu, tangential-horizontal, ein quergestrecktes Netzwerk bildend, und ausschließlich von diesem Quertracheidennetz nehmen die Blattspuren ihren Ursprung (Fig. 2, Prh.)). Die Phloem- und Sekundärholzelemente verlaufen normal in der Längsrichtung. Für die direkte Aufwärtsleitung des Wassers im primären Stamme vor Eintritt des sekundären Dickenwachstums stehen somit nur die viel kleineren Sternringe und einige wenige Quertracheidennetz im peripheren Primärholz begleitende Längstracheiden zur Verfügung. Das ist eine ganz ungewöhnliche Ausgestaltung des Wasserleitungssystems, für die ich noch keine ökologische Deutung gefunden habe.

³) Bei rezenten Marattiaceen wurde auch durch Jeffrey gelegentlich Neigung zur Unterdrückung des inneren Phloems der konzentrischen Bündel beobachtet.

⁴⁾ Eine ausführliche Mitteilung darüber wird demnächst in den Beih, z. Botan, Zentralbl, erscheinen.

In der rezenten Pflanzenwelt ist mir nur ein vergleichbarer Fall bekannt und dieser wieder bei den Cycadeen. Das sind die sogenannten "Gürtelbündel" im Stammskelett derselben. Die Blattspur, die als ein einfacher Strang an einer Stelle vom Bündelring abzweigt, teilt sich hier nämlich kurz nach ihrem Abgang in der inneren Rinde in zwei Stränge, welche tangential-horizontal nach rechts und links um den halben Stamm herumlaufen und auf der entgegengesetzten Seite erst in ein Blatt austreten. Jedem Blatt entspricht ein solcher Gürtel, die in ihrer Gesamtheit auch ein quergestrecktes Netz bilden, das dem Quertracheidennetz im Frimärholz der peripheren Plattenringe der Medullosen vergleichbar ist, nur daß es sich hier um ganze Gefäßbündel, dort nur um Tracheidenbündel innerhalb des Primärholzes einer sonst normalen Solenostele handelt. Man kann auch diese Analogie mit in die denkmögliche Ableitung der Cycadeenstämme von den Medul losen einbeziehen.

Wir können also aus den paläontologischen Tatsachen Möglichkeiten für die Entstehung der eustelären Struktur des Stammes herauslesen. Von diesen beiden Denkmöglichkeiten ist allerdings die zweite, die Polystelärhypothese, viel komplizierter und arbeitet noch mit vielen Hilfsannahmen, für die noch jeder Beleg durch entsprechende vorhandene Zwischenformen fehlt. Die Entwicklung bis zur Eustele wäre nach dieser Hypothese einen großen Umweg gegangen, während die Ableitung nach der Monostelärtheorie in kurzen Schritten, die durch wirklich festgestellte Bindeglieder belegt sind, zum Ziele führt. Man wird danach wohl den Eindruck bekommen, daß der Monostelärtheorie der Vorzug zu geben ist, aber es ist nicht ausgeschlossen, daß beide Entwicklungsgänge stattgefunden haben, wie es denn immer wahrscheinlicher wird, daß die großen Hauptgruppen des Pflanzenreiches polyphyletisch entstanden sind und daß Parallelentwicklung eine schr große Rolle in der Deszendenz gespielt hat.

Aber auch die polystele Struktur der Medullosen dürfte wie die der Farne auf die Haplostele zurückgehen. wofür Fossilien wie Colpoxylon und Sutcliffia sprechen. wo im unteren Teile des Stammes eine einfache Haplostele erscheint, die sich nach oben in mehrere Stelen

spaltet.

Wir können also wenigstens den einen, wohlbegründeten Wahrscheinlichkeitsschluß festhalten, daß die Protostele die ursprüngliche Stammstruktur darstellt und daher ihren Namen mit Recht führt ⁵).

⁵⁾ Eine von den hier entwickelten Vorstellungen etwas abweichende Auffassung der Phylogenie des Gefäßbündelsystems wird von Chauveaud

Wie ist nun dieser protosteläre Stamm, den wir als Ausgangsform für die Stammstruktur der höheren Pflanzen kennen gelernt haben, selbst entstanden? Diese Frage ist nicht zu trennen von der Frage nach der Entstehung des Cormus überhaupt, also auch der Blätter und der Wurzeln. Wir waren hier allerdings bisher auf rein spekulative Konstruktionen von Vorfahrentypen angewiesen, für die aber nun die neuentdeckten Vorfahren der Pteridophyten, die Rhyniaceen, vielleicht neue Anhaltspunkte geben.

Es gibt eine ganze Reihe von Hypothesen über die Entstehung des Cormus, des beblätterten Sprosses, die ich nur in ganz großen Zügen hier vorführen kann (Ausführlicheres bei Lotsy (12)).

auf Grund seiner bedeutsamen ontogenetischen Untersuchungen vertreten (Ann. d. sc. nat., 9. ser. Bot. tom. XIII, 1911, ein kurzes Resumé in d. Actes d. Congress intern. Botan. Brüssel 1910). Von einer ausführlichen Darstellung muß im Rahmen dieses Vortrages abgesehen werden. Chauveaud unterscheidet im Gefäßbündelbau nach der gegenseitigen Stellung der Erstlinge des Phloems und Xylems folgende Typen: 1. zentrischer, 2. exzentrischer, 3. alternierender, 4. superponierter. 5. peripherer Typus, die etwa dem konzentrischen Gefäßbündel mit zentralem oder exzentrischem Protoxylem, dem radiären, kollateralen und amphivasalen Gefäßbündel der alten Terminologie entsprechen. Diese verschiedenen Bautypen sind nach Chauveaud aber nur sukzessive Phasen des onto- und phylogenetischen Entwicklungsganges des Gefäßbündelsystems, der von der zentrischen Phase in der angegebenen Reihenfolge bis zur superponierten oder peripheren Phase Alle Stämme der Gefäßpflanzen durchlaufen auch ontogenetisch diesen Entwicklungsgang, aber nicht vollständig. Bei den meisten Pteridophyten werden z. B. die späteren Phasen 4 und 5 nicht mehr erreicht, die Entwicklung schließt hier mit der zentr., exzentr. oder alternierenden Phase (konzentr. oder radiärem Leitbündel) ab. Bei den Phanerogamen sind dagegen die Anfangsphasen unterdrückt, die Entwicklung beginnt mit der alternierenden Phase, auf der die Wurzel stehen bleibt, während sich im Hypokotyl die alternierende Stellung ontogenetisch, deutlich verfolgbar, in die superponierte umbildet. Nach obenhin im Stämmchen des Keimlings wird diese Umbildung immer mehr beschleunigt und schließlich die alternierende Phase ganz unterdrüc t, d. h. die Leitbündel werden von Anfang an superponiert angelegt. Dieser ontogenetische Entwicklungsgang entspräche auch dem phylogenetischen. Danach wäre also der kollaterale Bündelkreis vom radiären Gefäßbündel alter Terminologie abzuleiten, was z. B. für die Entwicklungsreihe Sphenophyllum-Calamites sehr wohl vorstellbar ist und auch oben angenommen wurde. Die oben geschilderte Entwicklung von Heterangium zu Lyginodendron würde dagegen einen direkten Uebergang von der exentrischen zur superponierten Phase ohne Zwischenschaltung einer alternierenden Phase bedeuten. Wenn man diese Möglichkeit zugibt - und dazu nötigt das fossile Material --, dann läßt sich meines Erachtens die Theorie Chauveauds sehr wohl der oben entwickelten Vorstellungsweise anpassen und es wird sich noch zu erweisen laben, inwiefern ihre Ausdrucksweise für die Phylogenie fruchtbar ist.

Die Arbeiten von Bertrand-Cornaille und Chodat, welche die "divergeants", das sind die Protoxyleme in etwas erweitertem Sinne als die Einheiten auffassen, aus denen sich das Gefäßbündelsystem aufbaut, waren mir bisher nicht zugänglich und konnten daher nicht mehr berücksichtigt werden.

Die erste Gruppe derartiger Hypothesen können wir als Thallustheorien bezeichnen. Sie nehmen an, daß sich der Cormus der Pteridophyten parallel neben dem der Moose direkt aus dem Thallus der Algen entwickelt habe. Auf diesem Standpunkt stehen z. B. die Gabeltheorien Potonié's (13), Lignier's (11) und Tansley's (18). Nach diesen Theorien wäre der beblätterte Sproß entstanden aus einem dichotom verzweigten Thallus nach dem bekannten Uebergipfelungsschema Potonié's (Fig. 3, 1, 2), die Achse aus den übergipfelnden, die Blätter aus den übergipfelten Gabelästen.

Beide, Achse und Blätter, wären somit morphologisch gleichwertig. Da wir bereits bei verschiedenen Algen rudimentäre, zentrale Leitbündel kennen, ist die Entstehung eines protostelären Stämmchens und der Blätter mit ihren

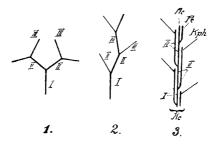


Fig. 3. Potoniés Schema der Uebergipfelung und Pericaulombildung Ac Archaiocaulom, Pc Pericaulom, Kc Kainocaulom (= Ac + Pc). Kph Kainophyllom.

Blattspuren danach leicht vorstellbar. Einige Schwierigkeiten, die die konsequente Durchführung der Gabeltheorie noch bereitet, z. B. bei den Equisetalen, werden behoben, wenn wir uns nicht allein auf den Gabelthallus als Ausgangstypus versteifen, sondern neben diesen auch monopodial oder wirtelig verzweigte Algen als mögliche Ausgangsformen anerkennen, eine polyphyletische Entwicklung annehmend.

Potonié ist nun aber mit seiner Pericaulomtheorie über diese Uebergipfelungstheorie noch hinausgegangen. Er nimmt an, daß eine teilweise Verwachsung der die Blätter bildenden Thalluszweige, der Archaiophyllome mit der Urachse, dem Archaiocaulom, eingetreten sei nach Schema Fig. 3 und damit eine Berindung und Verstärkung des letzteren. Die Gefäßbündel der Blattbasen seien mit dem des Archaiocauloms zur Protostele verschmolzen, in der weiteren Entwicklung sei aber das Bündelgewebe des Urcauloms reduziert worden und nur mehr durch das Mark repräsentiert, so daß das Bündelskelett der Phanerogamen

nur mehr aus Blattspuren besteht. Dieser letztere Umstand und der steile Verlauf der Blattspuren in der Rinde sind die wichtigsten Gründe, die ihn zur Aufstellung der Pericaulomtheorie geführt haben. Mir erscheint es aber durchaus nicht zwingend notwendig, zur Erklärung dieser Erscheinungen eine so komplizierte Theorie annehmen zu müssen. Auch bei der Gabelverzweigung von Sellaginella z. B. bereitet sich die Verzweigung schon viel tiefer unten im Stamme in der Stele vor, als sie äußerlich in Erscheinung tritt. Die Stele verzweigt sich hier schon tief unter der Gabelstelle, so daß das Stämmchen auf eine lange Strecke zwei Stelen zu enthalten scheint. gipfelung würde das auch einen steilen Verlauf des Leitbündels des Seitenzweiges ergeben, ohne daß eine nachträgliche Verwachsung stattgefunden hat. Ebensowenig bedarf also der steile Verlauf der Blattspuren einer solchen Erklärung. Außerdem ist der steile Verlauf auch als Anpassungsmerkmal verständlich, da spitzwinklige Ableitung der Seitenbahnen des Wasserstromes vorteilhafter ist, als weitwinklige. Das scheinbar nur aus Blattspuren gebildete Stammskelett der Phanerogamen kann man, wie oben gezeigt, ohne weiteres auf die durch Blattlückenbildung zum hohlzylindrischen Netzwerk gewordene Haplostele zurückführen, also ebensogut auch als stammeigen auffassen. Erscheint die Pericaulomtheorie somit zur Erklärung zum mindesten nicht notwendig, so sprechen außerdem noch Gründe gegen sie, z. B. die Existenz von Achsenorganen, welche überhaupt keine Blätter tragen, daher auch kaum ein Pericaulom besitzen können und doch dem beblätterten Stamm gleich gebaut sind. Das gilt z. B. von langen Blütenschäften, den Ausläufern von Nephrolepis (vergl. Goebel, Organogr. I, S. 125), den Wurzelträgern von Selaginella und vor allem von allen Wurzeln, welche, obwohl blattlos, doch im wesentlichen dem Stamme gleich gebaut sind. Beide bestehen aus Rinde und Zentralzylinder, es fehlt dem gegenüber das Plus im Stamm, das dem Pericaulom entsprechen würde. Man müßte alle diese Gebilde als ursprünglich beblättert annehmen, um die Theorie durchführen zu können, was gewiß gezwungen wäre. Mit diesen und anderen Gegengründen, die noch angeführt werden könnten, soll natürlich nicht bestritten werden. daß es gelegentlich zu Pericaulombildungen gekommen ist, wie z. B. bei den Sigillarien, doch möchte ich keineswegs das ganze Gefäßbündelskelett der höheren Gefäßpflanzen auf ein solches zurückführen. Diese Kritik der Pericaulomtheorie läßt aber den ersten Teil von Potoniés Hypothesenbau, die Gabeltheorie, unberührt und schließt ihre Möglichkeit nicht aus.

Eine zweite Gruppe von Theorien, die phytonischen Theorien, nehmen an, daß überhaupt das Blatt das Primäre sei, und daß der Stamm nichts anderes als ein Compositum von Blattbasen darstelle. Diese Vorstellungsweise ist am besten in Čelakowskis Sproßgliedlehre (4) ausgearbeitet, welche annimmt, daß der beblätterte Stamm der Cormophyten aus einem Sympodium von Moossporogonen, die im wesentlichen blattartig ausgebildet sind, hervorgegangen wäre. Čelakowski geht dabei aus von der Ontogenie des Moosstämmchens, das aus Segmenten der Scheitelzelle aufgebaut wird, die gleichzeitig zu Blättern auswachsen. Ebenso sei jeder Stamm aus übereinander "Sproßgliedern" entstanden, die sich in Knoten, Internodium und Blatt differenzieren, aber die entwicklungsgeschichtliche Einheit bilden. Auch gegen diese Theorien lassen sich dieselben Einwände erheben, wie gegen die Pericaulomtheorie, wenn auch nicht absolut entscheidend: die Existenz von unbeblätterten Achsen, die den beblätterten wesentlich gleich gebaut sind, ferner das Auftreten der stammeigenen Protostele als allgemein verbreiteter Primitivtypus der Stammstruktur, die Existenz "verschränkter" Blattspuren usw.

Eine dritte Gruppe von Theorien nimmt an, daß der Stamm das Primäre war und daß die Blätter erst sekundär als Auswüchse seiner Oberfläche, als "propulsiones trunci" wie sie schon K. F. Wolff 1759 bezeichnet hat, entstanden sind, Ich will sie kurz als Achsentheorien bezeichnen, da sie das Primat der Achse gegenüber den Blättern betonen. Zu dieser Gruppe gehört vor allem die Strobilustheorie von Bower (3). Nach Bower ist der hypothetische Urtypus eines Pteridophyten etwa einem Lycopodium Selago ähnlich zu denken, eine Achse, welche von Sporangientragenden kleinen Blättern besetzt ist. Diese Blättchen sollen erst sekundär aus der sporenbildenden Achse hervorgesproßt sein und dabei das sporogene Gewebe mit hinausgetragen haben. Diese Urachse selbst leitet er in etwas komplizierter, rein hypothetischer Weise direkt von dem aus der Zygote entstehenden sporogenen Gewebe ab, wie es schon bei einigen Algen, z. B. bei Coleochaete, auftritt. Dabei kann die Frage offen bleiben, ob dieser Ursporophyt ein Algen- oder Moossporophyt war. Diese Theorie postuliert direkt einen protostelären Bau der ältesten Pteridophyten, wie er tatsächlich als allgemeiner Grundtypus erschlossen wurde.

Wir haben nun, wie erwähnt, in den devonischen Psilophytalen neuerdings viel ursprünglichere Pteridophyten als bisher bekannt waren, kennen gelernt. Für welche dieser kurz skizzierten Denkmöglichkeiten sprechen sie?

Die primitivsten unter ihnen, die Gattungen Rhynia und Hornea, zeigen zylindrische, verzweigte Stämme welche in unterirdische Rhizoiden tragende Rhizome und in oberirdische assimilierende Luftstämme differenziert sind und ein zentrales, konzentrisches Leitbündel besaßen. Blätter und Wurzeln fehlen. Die Sporangien sind verhältnismäßig groß, stehen an den Enden kurzer Seitenzweige und zeigen Aehnlichkeit mit dem Sporogon der Moose (Columella). Neben diesen einfachsten Typen kommen etwas differenziertere vor, wie Asteroxylon, welche bereits kleine Blätter tragen. Diese besitzen aber kein Leitbündel. sondern die Blattspuren, welche von der zentralen Stele abzweigen, enden vor den Blättern blind in der Rinde.

Diese Befunde scheinen am besten den Voraussetzungen der "Achsentheorien" zu entsprechen. Hier scheint in der Tat die Achse das primäre gewesen zu sein und die Blätter dürften erst sekundär als Auswüchse aus ihrer Oberfläche entstanden sein. Hier kann man wohl kaum von einer Blattbildung aus übergipfelten Thallusästen. von einer Stammbildung aus Blättern, von einer Pericaulombildung sprechen und doch ist die protosteläre Stammstruktur schon erreicht. Ohne Schwierigkeit kann man von diesen kleinblättrigen Psilophytalen direkt die mikrophyllen Lycopodialen einschließlich ihrer Riesenformen, der Lepidophyten ableiten. Dabei bleibt die Frage offen, ob die Sprosse der Rhyniaceen selbst aus einem Algenthallus hervorgegangen sind, welchen Gedanken die Algenähnlichkeit der Gestalt besonders bei den dichotomen Formen nahelegt oder aus einem verzweigten Sporogon. wofür die sporogonähnlichen Sporangien sprechen könnten.

Was für die Ableitung der mikrophyllen Lycopodienbeblätterung gilt, muß aber nicht notwendig auch für die mächtigen Wedel der Farne gelten. Schon wiederholt hat der augenfällige Unterschied zwischen den kleinen moosähnlichen Blättern der Lycopodien und den großen Farnwedeln zu dem Gedanken geführt, daß beide Bildungen überhaupt nicht homolog, sondern verschiedenen Ursprungs sind (Jeffrey, Lignier, Wettstein etc.). Während die Lycoblätter, wie ich die der Lycopodialen mit Janchen (6) kurz bezeichnen will, Auswüchse der Stammoberfläche darstellen, sollen die Farnwedel ganzen Seitenzweigen des Stammes — seien es nun übergipfelte Gabeläste oder monopodiale Seitenzweige — entsprechen. Für diese Annahme liegt tatsächlich eine ganze Fülle eindrucksvoller Gründe vor: die bedeutende Größe, die reiche

Verzweigung der Blattspindel bei geringer Entwicklung der Lamina gerade bei den ältesten Farnen, Verzweigung derselben in mehr als einer Ebene bei den Primofilices. ganz gleicher anatomischer Bau von Rhachis und Stamm bei derselben Gruppe (z. B. Botryopteris), Bildung einer Lücke in der Stammstele bei Abgang einer Blattspur (erfolgt bei den Lycopodien nur bei Abgang eines Seitenzweiges, Jeffrey), Verteilung der Sporangien über ganze Blattfläche, lang anhaltendes Spitzenwachstum der Wedel, wie bei Lygodium usw. Das sind zusammengenommen fast überzeugende Gründe für diese Auffassung. Wie ein solcher Farnwedel aus einem Verzweigungssystem entstanden gedacht werden kann, das zeigt uns jede dorsiventral gebaute Selaginella, wo die ganzen Verzweigungen in einer Ebene erfolgen und das ganze Sproßsystem habituell einem Farnwedel auffallend gleicht. Sie zeigen zugleich sehr schön den Uebergang von dichotomer zu monopodialer Verzweigung durch Uebergipfelung. Man ist in der Durchführung dieses kens noch weiter gegangen und hat auf die hingewiesen, die Spreuschuppen der die Reste der mikrophyllen Beblätterung ursprünglichen Zweigsystems aufzufassen. In gleichem Sinne könnte man die Aphlebien ausdeuten. Doch fehlt für diese Annahme der Beweis, der etwa durch eine entsprechende regelmäßige Anordnung gegeben wäre.

Die Ausdehnung dieser Vorstellung von der Natur des Farnwedels bis auf die Blätter der Phanerogamen bereitet dann wieder einige Schwierigkeiten, aber nicht prinzipieller Natur. Hier tritt uns vor allem wieder die Frage entgegen, ob die Gymnospermen und Angiospermen monooder polyphyletisch entstanden sind. Die Kleinblättrigkeit der Koniferen, die Größe der Wedel der Cycadeen kann gerade als einer der Gründe für mindestens diphyletische Entstehung der Gymnospermen aus Lycopodialen einerseits und aus Cycadofilices anderseits geltend gemacht werden. Die Blattlückenbildung beim Abgang der Blattspur läßt sich nicht, wie versucht wurde, als durchgreifendes Kriterium für die morphologische Natur des Blattes verwenden, entstehen doch z. B. in der Ontogenie der Osmundaceen die ersten Blätter ohne, die späteren mit Blattlückenbildung. Ebensowenig kann die Größe allein maßgebend sein. Große Blätter können wieder reduziert worden sein und ein Seitenzweig kann klein oder groß sein. Wir werden daher gut tun, uns vor-

läufig auf die Pteridophyten zu beschränken.

Es erweist sich zusammenfassend als möglich, ja als wahrscheinlich, daß alle geschilderten Denk-

möglichkeiten über die Entstehung von Stamm und Blatt einen richtigen Kern enthalten und nebeneinander möglich sind, aber mit Einschränkung auf bestimmte Gruppen. Die Blätter der Pteridophyten können verschiedenen Ursprungs sein. Die mikrophylle Beblätterung der Lycopodialen ist wahrscheinlich wie die der Rhyniaceen aus Auswüchsen der Stammoberfläche entstanden. Die Wedel der Färne und die Blätter ihrer Deszendenten, zu denen nach Lignier auch die Equisettalen gehören (Zwischenglied: Pseudobornia), können sehr wohl aus Seitenzweigen der ursprünglichen Achse oder des ursprünglichen Thallus, seien diese nun monopodial angelegt worden oder übergipfelte Gabeläste, hervorgegangen sein, indem sie sich dorsiventral weiter verzweigten wie Selaginella oder zu Flachsprossen wurden. Auch für diese Entwicklung können rhyniaceenähnliche Vorfahren der Ausgangspunkt gewesen sein. Jedenfalls zeigen die Rhyniaceen anscheinend, daß die Blattbildung noch nicht im Algenstadium, sondern erst im Gefäßkryptogamenstadium nach Ausdifferenzierung des Leitbündels auf dem Lande erfolgt ist. Es bleibt dabei die Frage noch offen, ob der ursprüngliche Sporophyt, wie ihn die Rhyniaceen zeigen, aus verzweigten Moossporogonen oder direkt aus einem Algenthallus entstanden ist. Für letztere, entschieden einfachere Annahme ist durch die Entdeckung des Generationswechsels der Laminarien, der ganz gleichsinnig dem der Pteridophyten durch hohe Entwicklung des Sporophyten, geringe Entwicklung des Gametophyten verläuft, eine neue wesentliche Stütze gewonnen.

Der so oder so entstandene Stamm der ursprünglichsten Gefäßpflanzen besaß ein zentrales, zylindrisches oder sternförmiges Leitbündel, eine Protostele, die als mutmaßliche Urform der Stammstruktur bei allen Hauptgruppen der Pteridophyten wiederkehrt. Diese ursprüngliche Protostele hat in der Weiterentwicklung eine Umbildung zur Eustele, der Stammstruktur der Phanerogamen, erfahren durch schrittweise Ausbildung von Mark und Markstrahlen im Innern der Protostele. Alle Zwischenstufen sind unter den fossilen Stämmen vertreten. Dieser Entwicklungsgang hat sich parallel und unabhängig bei den Lycopodialen, den Articulaten (Equisetalen) und einigen Cycadofilices vollzogen. Bei den Farnen hat sich die ursprüngliche Protostele umgebildet zur Dictyostele mit mehreren konzentrischen Gefäßbündeln auf dem Querschnitt. Es ist denkmöglich, daß sich auch aus einem solchen polystelären Stammtypus der eusteläre Bau der Cycadeen herausgebildet hat, durch Reduktion der inneren Hälfte der einzelnen Gefäßbündel, wobei Medullosen den Uebergang vermitteln.

Fähigkeit zum sekundären Dickenwachstum durch ein fasciculares Cambium ist in allen Hauptgruppen parallel und unabhängig aufgetreten, und zwar schon im Stadium der Protostele. Bei den Medullosen sehen wir diese Fähigkeit selbst auf die polysteläre Struktur angewendet, während sie den echten Farnen fehlt und hier durch verschiedene Ersatzmittel vertreten wird.

Oekologisch bedeutet diese ganze Entwicklung der Stammstruktur, die auch durch die chronologische Aufeinanderfolge der Typen wahrscheinlich gemacht wird, einen Uebergang von der zugfesten Konstruktion der Wasserpflanzen zur biegungsfesten der aufrechten Landpflanzen. Die verschiedenen Formen des Dickenwachstums ermöglichen eine schrittweise Verstärkung des Trägers im Maße des fortschreitenden Wachstums.

Prag, im Oktober 1921.

Wichtigste zitierte Literatur.

 E. A. Arber-Newell, Devonian Floras, Cambridge 1921.
 Paul Bertrand, L'Etude anatomique des Fougéeres anciennes et les problems qu'elle souleve. Progr. rei botanicae, IV., 1912.

3) F. O. Bower, The origin of a Landflora, London, 1908.

4) Čelakowski, Gliederung der Kaulome, Bot. Ztg., 1901.

5) W. Gothan, Weiteres über die ältesten Landpflanzen, Naturw. Wochenschr., 19. Bd., 1921, S. 399.
6) E. Janchen, Neuere Vorstellungen über die Phylogenie der

Pteridophyten. Mitt. natw. Ver. a. d. Univ. Wien, IX., 1911.

7) Jeffrey, The structur and development of the stem in Pteridoph.

a. Gymnosp., Phil. Trans. R. Soc., London, 195, 190, V.

8) Kidston u. Gwynne-Vaughan, On the fossil Osmundaceae.

Transact. R. Soc., Edinburgh, vol. 45—47, 1907—10.

9) R. Kidston a. W. Lang, On old red sandstone plants showing

structure, from the Rhynie Chert bed, Aberdeenshire, Trans. R. Soc., Edinburgh, vol. LI, p. III. — Weitere Lit. siehe im Ref. v. Potonić (14).

10) Br. Kubart, Ueber die Cycadofilicinen Heterangium u. Ly-ginodendron aus dem Ostrauer Kohlenbecken, Oest. Bot. Zeitschr., 1914, S. 8. — Zur Frage d. Pericaulomtheorie, Ber. d. deutsch. Bot. Ges., XXXI., 1913.

11) Lignier, Equisctales et Sphenophyllales, leur origin filicines.

commune. Extr. d. bull. d. Soc. Linn. Normandie, 5., ser, 1903.

J. P. Lotsy, Vortr. z. botan. Stammesgeschichte, 1909.
 H. Potonić, Grundlinien d. Pflanzenmorphologie im Lichte d. Paläontologie, II. Aufl., Jena, 1912.
 R. Potonić, Die ältesten Landpflanzen, Naturw. Wochenschr., 19. Bd., 1920, S. 822.

15) Schoute, Die Stammesbildung d. Monokotylen, Flora, 92. Bd., 1903.

16) D. H. Scott, Studies in fossil Botany, 2. Aufl., 1909.
17) J. T. Sterzel, Beitr. z. Kenntn. d. Medulloseae, 13. Ber. natw. Ges., Chemnitz, 1896.

18) Tansley, Lectures on the evolution of the filic. vascular system, New Phytologist, 1907.

19) W. C. Worsdell, The structure and origin of the Cycadaceae, Ann. of Bot., 20. Bd., 1906.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Lotos - Zeitschrift fuer Naturwissenschaften

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: 69

Autor(en)/Author(s): Rudolph Karl

Artikel/Article: Die Entwicklung der Stammbildung bei den fossilen

Pflanzen 15-34