

Die Pflanzen des Palaeozoicums im Lichte der physiologischen Anatomie.

Von

M. Westermaier in Freiburg (Schweiz).

Die Frage, ob die ältesten bekannten fossilen Pflanzen an Zweckmässigkeit in ihrem Bau hinter den recenten Pflanzen zurückstanden, ist vor einiger Zeit gestellt worden und wurde von einer Seite her (ob von mehreren, ist mir nicht bekannt) in bejahendem Sinne beantwortet. An eine Erledigung der Frage im angegebenen Sinne glauben vielleicht Wenige. Einmal aufgeworfen, hat die Frage nicht bloss für den Palaeontologen und Botaniker grosses Interesse; man geht nicht zu weit, wenn man Interesse für diese Frage in den weitesten wissenschaftlichen Kreisen und darüber hinaus voraussetzt.

Für einen Angehörigen der physiologisch-anatomischen Schule SCHWENDENER's liegt es vor Allem nahe, dieser neueren Strömung in der Palaeontologie, die darauf gerichtet ist, Pflanzenresten aus dem Palaeozoicum das Merkmal der Unzweckmässigkeit aufzudrücken, kritische Beachtung zu schenken.

Es konnte nicht ausbleiben, dass die bedeutsame Entwicklung, welche die Pflanzenanatomie in den letzten 25 Jahren nach der physiologischen Seite hin nahm, in der Phytopalaeontologie zur Verwerthung Anregung gab. Verschafft man sich aber einen Einblick, wie diese Anwendung geschah und in der jüngsten Zeit geschieht, so erkennt man, dass diese Verwerthung nicht immer eine glückliche war und dass die betreffende Betrachtungsweise, aus welcher manche neuere

Ergebnisse der Palaeophytologie hervorfliessen, einer kritischen Prüfung gegenüber nicht Stand hält. Es kann selbstverständlich nicht aus der Lückenhaftigkeit des palaeontologischen Materials der Palaeobotanik ein Vorwurf gemacht werden; nein, die aus verhältnissmässig gutem und theilweise sehr gutem Material gezogenen Schlüsse sind es, wogegen man sich wenden muss.

Die Auffassungen H. POTONIÉ's, die ich hier im Auge habe, sind in der „Naturwissenschaftlichen Wochenschrift“ 1901 No. 1¹ enthalten. Die daselbst zusammengefassten Ansichten des genannten Autors begegnen uns aber nicht bloss in der erwähnten Zeitschrift, sondern finden sich ausserdem, wenn auch nur theilweise, so doch im Wesentlichen in dem Werke „Die natürlichen Pflanzenfamilien“ von ENGLER und PRANTL (I. Theil 4. Abtheil. p. 511 etc.)².

Die nachfolgende Kritik bringt zuerst Erwägungen allgemeiner Natur und stützt sich im II. Theil auf die Besprechung von Specialfällen.

A. Allgemeine Kritik.

Über die Rolle der Phantasie in der Naturforschung gehen zwar die Ansichten etwas auseinander. Sicherlich aber handelt es sich im vorliegenden Falle um eine Forschungsmethode, in welcher der Phantasie ein ungehöriger Einfluss eingeräumt wird. Das Vorstellungsvermögen kann und soll meines Erachtens wohl dazu dienstbar sein, um zu der für jede Forschung so überaus wichtigen Fragestellung zu gelangen. Ist diese Fragestellung aber durch Denkarbeit mit Beihilfe der Phantasie bewerkstelligt, dann hat die strenge Prüfung und Feststellung der experimentellen und Beobachtungsthat-sachen einzusetzen. Durch diese That-sachen soll das Material zur Beantwortung ungelöster Fragen nach Möglichkeit beigebracht werden. Wenn aber eine zu lebhaft Phantasie die

¹ „Die von den fossilen Pflanzen gebotenen Daten für die Annahme einer allmählichen Entwicklung vom Einfacheren zum Verwickelteren.“ Antrittsvorlesung zur Habilitation für Palaeobotanik an der Friedrich Wilhelms-Universität in Berlin. Gehalten in der Aula der Universität am 6. März 1901 von Prof. Dr. H. POTONIÉ.

² Für dieses Werk bearbeitete POTONIÉ die fossilen Pteridophyten.

Etappe der Einzelfragestellung überspringt und sofort zur Formulierung von Schlüssen von grosser Tragweite schreitet, so ist damit der Wissenschaft ein schlechter Dienst erwiesen.

Wir sprechen zuerst über die Verwerthbarkeit der palaeontologischen Funde und Thatsachen für Schlüsse von grosser Tragweite in den Augen verschiedener Forscher.

C. v. NÄGELI hätte bei seiner ausgesprochenen Neigung zur Descendenzlehre sicherlich jede Stütze für diese Hypothese gern ergriffen und ausgiebig benützt. Er verzichtete aber auf die Verwerthung der palaeontologischen Thatsachen; sie erschienen ihm dazu unbrauchbar. Er rechnet das palaeontologische Vorkommen der Pflanzen zu denjenigen Gebieten, die nicht im Stande sind, über die allgemeine Theorie der Abstammungslehre Licht zu verbreiten. Denn er meint, dass die „vorliegenden sicheren Thatsachen vielfacher Deutung fähig sich erweisen“ und dass diese Thatsachen „viel eher ihre Erklärung von einer richtigen Theorie erwarten, als dass sie zur Begründung derselben in erheblichem Maasse beitragen könnten“¹.

Tritt man nun mit solchen Fragen an die Palaeontologie heran, die zwar auch noch grösseren Umfangs sind, aber nur auf einzelne Pflanzengruppen sich beziehen, so finden sich einige lehrreiche Äusserungen im 8. Capitel des „Mechanischen Princip“ von SCHWENDENER². Es werden daselbst nacheinander die folgenden Fragen berührt: phylogenetische Auffassung des Dickenwachstums, relatives Alter der Palmen, Pandaneen und anderer Monokotylen einerseits und des *Dracaena*-Typus andererseits, eventuelle Reihenfolge der Monokotylen mit intercalarem Aufbau, und endlich die Entwicklung der Dikotylen. Die Aufschlüsse, welche uns die Palaeontologie hinsichtlich der vier aufgezählten Punkte giebt, wurden damals mit folgenden vier Wendungen charakterisirt. „Die Anhaltspunkte sind trügerisch und unzuverlässig“ (be- trifft die 1. Frage). „Die Palaeontologie lässt dieselbe“ —

¹ „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.“ 1884. Vorwort p. V. Obige Äusserungen des bekannten Denkers und Forschers sind immer noch zu wenig bekannt.

² „Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monokotylen.“ Leipzig 1874. p. 168 ff.

die 2. der obigen Fragen — „ebenfalls unentschieden.“ „Die Palaeontologie lässt uns auch in dieser Frage vollständig im Stich“ (ad 3), und „die Palaeontologie bietet uns in dieser Frage so gut wie gar keinen Halt“ (ad 4). Ich citire solche Äusserungen nicht als Vorwürfe gegen eine junge Wissenschaft, was sie ja auch nicht sein sollen, sondern als Erfahrungssätze eines Forschers, der nach Aufschlüssen suchte.

POTONIE verkennt natürlich auch nicht die Lückenhaftigkeit der fossilen Materialien, allein er construirt trotzdem Folgerungen, die geradezu von principiellster Bedeutung sind. Der ins Einzelne gehende Nachweis (Specialkritik) von der Unrichtigkeit oder Oberflächlichkeit dieser Schlüsse wird unsere Beachtung um so mehr beanspruchen, je grösser die Tragweite jener Schlüsse ist.

POTONIE'S Idee von der notorischen Unzweckmässigkeit des Baues ältester fossiler Pflanzenorgane ist mir in dieser Schärfe und Bestimmtheit, wie sie von ihm vertreten wird, noch nicht oder kaum in der Literatur begegnet. Mit seinen Beweisversuchen und Hinweisen auf angebliche Specialfälle von unzweckmässigen Einrichtungen bei alten fossilen Pflanzen wandelt er also meiner Ansicht nach nicht auf ausgetretenen Bahnen, sondern auf ziemlich neuen Pfaden.

Es gehört in diesen allgemeinen Theil meiner Kritik unter Anderem der Hinweis darauf, dass POTONIE'S Lehre auch nicht einmal, wie er meint, als Stütze der Selectionstheorie DARWIN'S dienen kann, sondern der DARWIN'Schen Nützlichkeitsstheorie ins Gesicht schlägt. Ferner stelle ich mir noch die Aufgabe, in diesem allgemeinen Theil zu zeigen, dass sich POTONIE'S „Unzweckmässigkeitstheorie“ als solche mit begründeten Anschauungen bewährter Autoren im Widerspruch befindet. In diesem wie in jenem Widerstreit gegen andere oder ältere Autoren läge ja natürlich an sich noch gar nichts Abschreckendes. Allein, wie mir scheint, ist sich POTONIE solcher Gegensätze, in denen er sich von vornherein und im Allgemeinen mit seiner Theorie befindet, gar nicht bewusst. Er glaubt vielmehr sicherlich, die Idee von DARWIN zu stützen, und stellt sich vor, palaeobotanisch in jener Richtung weiter vorzudringen, in der SCHWENDENER die Bahn gebrochen hat. Da es sich ferner mit dem Thierreich nicht wesentlich anders verhalten

wird als im Pflanzenreich, müsste consequenterweise auch für die älteste fossile Fauna eine Periode der Ungeschicklichkeit oder dergleichen im Aufbau angenommen werden. Auf das Verhältniss zu DARWIN einerseits und zu SCHWENDENER andererseits komme ich alsbald zu sprechen. Was das Thierreich betrifft, so weiss ich bestimmt, dass eine eventuelle „Unzweckmässigkeitstheorie“ für die ältesten fossilen Thierreste ebenfalls auf erhebliche Schwierigkeiten stossen würde, und verweise ausserdem auf v. ZITTEL's fachmännisches Urtheil in der bereits vorliegenden Literatur.

Pflanzliche Fossilien, im Lichte der physiologischen Anatomie betrachtet, werden immer als Resultat ergeben, dass die Harmonie zwischen Bau und Function — Zweckmässigkeit — ein Charakterzug aller dieser Organismen war, ein Charakterzug, der so alt ist, als die Organismen selbst; negativ ausgedrückt: das Ergebniss wird sein, dass Unzweckmässigkeit früher ebensowenig wie jetzt den Organismen oder Gruppen von solchen anhaftete. Die Pflanzen der Steinkohlenschichten z. B. haben den Gesetzen der Festigkeit etc. sicher ebenso entsprochen als die uns umgebenden Pflanzen.

POTONIE vertritt eine andere Meinung. Er postulirt gewissermaassen die Unzweckmässigkeit als einen Vorläufer der Zweckmässigkeit, sucht in concreter Form unzweckmässige Charaktere an Pflanzen des Palaeozoicums nachzuweisen. Folgt man seinem Gedankengang, so hatte auch eigentlich der „Kampf ums Dasein“ einen Kampf ums Dasein zu bestehen, und so lange der Sieg noch nicht errungen war, ist die Möglichkeit dagewesen, dass sich, vielleicht sogar vorwiegend, das — Unzweckmässige erhalten habe und als fossil conservirt worden sei. Diese Argumentation giebt der Selectionstheorie DARWIN's, die sie zu stützen sucht, einen schweren Stoss. Denn es entsteht die Frage: Wenn trotz Selection und Concurrenz früher das Unzweckmässige und vielleicht sogar vorwiegend dieses sich erhalten konnte, wie kann dann der Effect der gleichen Factoren später der umgekehrte sein? Man gelangt ferner zu einer unhaltbaren Ansicht, wenn erst gar mechanische Verhältnisse und Constructionen in Betracht kommen, und POTONIE zieht, wie wir unten sehen werden, unter Anderem auch solche in den Kreis seiner Betrachtungen.

Die Gesetze der Biegungsfestigkeit waren doch allezeit die gleichen. Bei Annahme der Nichtbefolgung dieser Gesetze im inneren Bau der Pflanzenorgane oder, um mit den Wendungen POTONIE'S zu operiren, wenn eine Ausbildung „in directem Widerspruch zu dem vom Ingenieur verlangten Bauprincip steht“ (Naturw. Wochenschr. 1901. No. 1. p. 7), würde man geradezu zu dem Gedanken gedrängt, dass die Befolgung der Gesetze der Biegungsfestigkeit früher *ceteris paribus* keine Bedingung für die Existenzfähigkeit der Organismen gewesen sei, wohl aber in der Gegenwart.

Die hier in Rede stehende palaeontologische Richtung hat also auch für krasse descendenztheoretische Vorstellungen immer noch etwas Bizarres an sich. Soll denn durch verpfuschte Gebilde hindurch, durch Constructionsfehler grösster Art, durch missglückte Versuche endlich etwas Ordentliches zu Stande gekommen sein? Soll das der Entwicklungsgang der Organismen gewesen sein? Und — immer noch vom Standpunkt der Descendenztheorie aus gesprochen — von einer derartigen Phylogenie sollte die Ontogenie eine Recapitulation sein? Jeder Naturforscher, der eine einzige Ontogenie kennt, müsste selbst auf Grund solcher Erwägungen descendenztheoretischer Art der Unzweckmässigkeitstheorie die Berechtigung bestreiten, falls er sie vom Boden des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes aus beurtheilen wollte.

Wenn ich auch wohl weiss, dass die Tendenz POTONIE'S, die natürliche Abstammungslehre zu stützen, von Vielen gebilligt wird, so kommt es doch der wissenschaftlichen Kritik unter allen Umständen darauf an, zu prüfen, wie das geschieht. Dass ich auch die Tendenz selbst für verfehlt halte, das verfolge ich hier nicht weiter.

Nachdem wir das Verhältniss von POTONIE'S Lehre zu DARWIN betrachtet haben, wenden wir uns zu SCHWENDENER und v. ZITTEL. Denn in die zwei Fächer, die durch diese zwei Namen repräsentirt sind, schlägt ja gerade unsere Frage ein.

Eine Ersetzung des Ausdrucks „einfach“ durch „unzweckmässig“ und des Ausdrucks „complicirt“ durch „zweckmässig“, ein förmliches Abwechseln im Gebrauch dieser Worte, ist nicht etwa bloss sprachlich unzulässig, sondern auch im natur-

wissenschaftlichen Sinn von Grund aus verfehlt. Die Schuld an solchen Entgleisungen liegt in unserem Falle in der kritiklosen Aufnahme und Cultur DARWIN'scher Ideen und in der Sucht, diesen Autor dadurch zu stützen, indem man ihn überflügelt. Hätte der Verfechter der Unzweckmässigkeitstheorie wenigstens solche bewährte Autoren, die sich zwar nicht als directe Gegner der DARWIN'schen Abstammungstheorie verhalten, aber doch in Einzelfragen ihre Stellung als selbständige Denker ihr gegenüber wahren wollen, eingehender berücksichtigt, so hätte er die Überzeugung gewonnen, dass diese über palaeontologische Vorkommnisse, genauer gesprochen über Organisationsverhältnisse palaeozoischer Pflanzen- und Thierreste ganz anders urtheilen als unser Palaeontologe selbst.

SCHWENDENER¹ trug kein Bedenken, die Calamiten der Devonformation und der Steinkohle genau unter demselben Gesichtspunkt des Zweckmässigkeitgesetzes zu beurtheilen, unter welchem er die lebenden Equisetaceen betrachtete. Aus dem Verschwinden der centralen Höhlung in den Ästen von *Calamodendron* BINNEY und aus der Krümmung der Zweige und Blätter schliesst SCHWENDENER z. B., dass die Calamiten-äste wahrscheinlich grösstentheils hängende Äste waren. Ferner erfolgen ausdrückliche Hinweise auf das Fehlen des intercalaren Wachsthum's der Internodien bei fehlender Scheide, andererseits auf die beträchtliche Streckung der Internodien unter dem Schutz von vorhandenen Scheiden: Also nicht anders als heute in Beziehung auf solche Zweckmässigkeitseinrichtungen.

K. v. ZITTEL² hält dafür, dass die ältesten Versteinerungen weder durch auffällig niedrige Organisation ausgezeichnet sind, noch sich durch allseitige Ähnlichkeit als nahe Verwandte ausweisen, dass sie vielmehr den verschiedensten Abtheilungen des Thierreiches angehören und „die typischen Merkmale ihrer Classe oder Ordnung bereits in derselben Schärfe wie ihre noch jetzt lebenden Stammesgenossen besitzen“. Über die Classe der Arachnoideen speciell äussert sich der genannte Autor³ in dem Sinn, dass die palaeozoischen Vertreter,

¹ Mechanisches Princip. p. 168 ff.

² Rectoratsrede, München 1880.

³ Handbuch der Palaeontologie. 2. 745 (SCUDDER!).

namentlich der Spinnen und Scorpionen einen so hohen Grad der Differenzirung und Vollkommenheit zeigen, dass sie kaum als die ursprünglichen Prototypen dieser Classe angesehen werden können. Auch bei den Trilobiten¹ wird hervorgehoben, dass sie schon im cambrischen System in einer reichen Differenzirung und Formenfülle auftreten. Die Frage nach dem Differenzirungsgrad und der Vollkommenheit der betreffenden Fossilien ist also wirklich gestellt worden. Die Citate aber lassen erkennen, dass es sich bei diesen Objecten aus dem Palaeozoicum nicht etwa um Unzweckmässigkeiten, Structurfehler, ungeschickte Baupläne handle. Während nun v. ZITTEL in descendenztheoretischer Hinsicht auf noch ältere Schichten verweist, in welcher eventuelle Aufschlüsse über Entwicklungsvorgänge der Organismen zu erwarten seien, geht POTONÉ radicaler vor und demonstirt angebliche Unzweckmässigkeiten an dem vorhandenen palaeozoischen Material.

Die Geschichte einer Wissenschaft baut sich wesentlich anders auf als die Geschichte der Organismen oder die Geschichte der Naturgesetze. Eine junge Wissenschaft entwickelt sich aus fehlerhaften Anfängen und Unvollkommenheiten, von Irrthümern und falschen Richtungen bedroht und durchsetzt. Anders verhält es sich nach Allem, was wir wissen, auch aus der Palaeontologie wissen, mit den Organismen und mit den Naturgesetzen überhaupt. Die Welt der Organismen und die Herrschaft der Naturgesetze war zu allen Zeiten grossartig, nie stümperhaft. Ein unversehrter Fortbestand der leblosen wie der belebten Natur ist ohne Befolgung der Naturgesetze gar nicht denkbar. Die Vorstellung, dass sich die Befolgung der Naturgesetze von Seite der Organismen aus einem gewissermaassen schülerhaften und daher mit Fehlern behafteten Zustand zu einem fehlerfreien vollkommeneren Zustand emporgearbeitet habe, ist auch durch das Studium fossiler und lebender Organismen widerlegt. Nach POTONÉ'S Anschauungen und ihren Consequenzen hätte es eine Periode der Pflanzenwelt gegeben, in welcher eine eventuelle Forschung im Sinne SCHWENDENER'S noch nicht zum jetzigen Hauptresultat geführt haben würde. Die Pflanzenorgane

¹ Handbuch der Palaeontologie. 2. 631 ff.

hätten sich nämlich in ihrem anatomischen Bau vielfach als Beispiele verfehlter oder ungeschickter Constructionen herausgestellt. Consequenterweise hätte es natürlich auch in ernährungsphysiologischer Hinsicht etc. grobe Fehler im Aufbau geben müssen; was aber das Auffallendste dabei war, dergleichen Organismen hätten sich als so lebensfähig erwiesen, dass sie sogar fossil auf uns gekommen sind.

Auf den Umstand, dass POTONIÉ sich unter Anderem auch mit DARWIN'S Selectionstheorie in Conflict bringt, würde ich weniger Gewicht legen, wenn mir nicht klar wäre, dass POTONIÉ diese Hypothese zu stützen bestrebt ist. Mehr Gewicht dagegen lege ich auf Folgendes. Die von mir angefochtene palaeontologische Richtung POTONIÉ'S übersieht einen Fortschritt der letzten Jahrzehnte botanischer Forschung. Die physiologisch-anatomische Schule SCHWENDENER'S ruht notorisch nicht auf den Schultern DARWIN'S (vergl. hierüber HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie. II. Aufl. p. 11). Diese Schule aber ist es, der wir als bleibende Errungenschaft die Detailsicht in den Satz verdanken: Die harmonische Wechselbeziehung zwischen Bau und Function ist ein naturgesetzlicher Grundzug, der den inneren Bau der Pflanzenorgane allseitig beherrscht. Wir können daraus mit Sicherheit schliessen, dass dieser Grundzug schlechtweg eine Lebensbedingung ist. Wäre dieser Grundzug der Zweckmässigkeit früher fürs Leben entbehrlich gewesen, so käme ihm, da er jetzt vorhanden ist, mehr oder minder der Charakter einer Luxuseinrichtung zu. POTONIÉ gehört selbst durch seine Studien und durch einige seiner Arbeiten der genannten Schule an, setzt sich also mit sich selbst in Widerspruch.

Es gilt den Palaeontologen mit Recht als eine ausgemachte Sache, dass eine sehr eingehende Kenntniss der gegenwärtigen Organismenwelt die wichtigste Vorbedingung für die Beurtheilung der fossilen Organismen ist. Da nun aber bekanntlich gerade der Habitus der ganzen Pflanzen und die Blüten und Früchte dem Palaeontologen in der Regel nicht vorliegen, so kommt beim wissenschaftlichen Betrieb der Palaeophytologie die Anatomie vorwiegend in Betracht. Ist nun endlich von Zweckmässigkeiten im anatomischen Bau die Rede, so ist naturgemäss die physiologische Pflanzenanatomie

die unentbehrliche Grundlage für Beurtheilung dieser Fragen. Bei der fachmännischen Verwerthung dieser Kenntnisse in der Palaeontologie ist vorsichtige und ruhige Beobachtung, nicht aber übersprudelnde Phantasie die Hauptsache. Dass bei vorzüglich erhaltenen Structures der Fossilien oder getreuen Abbildungen solcher Structures das Urtheil des Palaeontologen mehr und mehr ein rein botanisches Urtheil wird, ist selbstverständlich. — Ich gehe zum speciellen Theil der Kritik über.

B. Specialkritik.

§ 1. Mechanisches System in den Blattstielen.

„In der anatomischen Lagerung der Leitbündel-(Blattspur-) Gewebe zeigt sich, dass ältere Formen zweifellos gegenüber dem heutigen Verhalten als weniger vollkommen zu bezeichnen sind.“ So sagt POTONIÉ. „In dieser Beziehung,“ fährt unser Autor fort, „ist auf die Blattspurformen in Stämmen (Cormopteriden) und Wedelstielen (Rhachiopteriden) palaeozoischer Farne aufmerksam zu machen, deren Ausbildung zuweilen in directem Widerspruch zu dem vom Ingenieur verlangten Bauprincip steht.“

„So haben wir bei der Gattung *Zygopteris* des Palaeozoicums liegende anstatt stehende I-, resp. T-Träger in den Wedelstielen, ein Verhalten, das heute nicht mehr beobachtet wird.“ „Die mechanische Unzweckmässigkeit des früheren Verhaltens gegenüber dem heute üblichen ist dem botanischen Anatomen, der die Untersuchungen SCHWENDENER's über das mechanische System, also das Skelettgewebe, der Pflanzen kennt, ohne weiteres klar.“

Ein Beobachtungsfehler und ein Denkfehler haben sich hier vereinigt, um dieses allerdings überraschende Resultat zu Tage zu fördern, das in den eben citirten Sätzen niedergelegt ist. Der Beobachtungsfehler liegt in dem Übersehen des mechanischen Gewebesystems, der Denkfehler, als Folge des Beobachtungsfehlers, in der Verwechselung des Mestoms mit dem Stereom, also des leitenden Systems mit dem mechanischen. Der Fehler fällt also nicht dem Bauplan der palaeozoischen Pflanzen zur Last, sondern der irrigen Auffassung, von der sich POTONIÉ bei Beurtheilung des betreffenden fossilen Objectes leiten liess.

Die einem Doppelanker ähnliche Figur im Centrum des Stielquerschnitts von *Zygopteris* stellt wesentlich das Leitbündelsystem dar; das mechanische System liegt peripherisch und ist ungefähr kreisförmig (oder hufeisenförmig!). POTONIÉ hat übersehen, dass auch bei den recenten Farnblattstielen mechanisches und Leitungssystem getrennt sind und spricht deshalb das Leitbündel als mechanisches System an. Fig. 5 und 6, p. 141 der Palaeophytologie von SCHIMPER-SCHENK (II. Abtheilung des Handbuches der Palaeontologie von ZITTEL) zeigen uns die betreffenden Structurverhältnisse bei der fossilen Gattung *Zygopteris* nach RENAULT'S Untersuchungen. In Fig. 6 sieht man deutlich den peripherischen mechanischen Ring und im Inneren das doppelankerförmige Leitbündel. Meine Auffassung über die beiderlei Gewebe in der betreffenden Figur von *Zygopteris* ist durch die Klarheit der Abbildung an sich schon gesichert. Herr RENAULT hatte überdies die Freundlichkeit, auf meine Anfrage hin meine Benennung der Gewebe zu bestätigen.

Auch ohne dass mir von den nun zu nennenden Fällen gute Abbildungen vorliegen, ist nicht zu bezweifeln, dass es sich bei der Gattung *Selenochlaena* und bei der Untergattung *Menopteris* (zur Gattung *Asterochlaena* gehörig) ähnlich verhält wie bei *Zygopteris*.

POTONIÉ spricht von rinnenförmigen oder sichelförmigen Querschnittsbildern der Leitbündel in den Wedelstielen und hebt hervor, dass die concave Seite (der Rinne) nach aussen (unten) hin gewendet sei, „anstatt, wie zweckmässig und heute gebräuchlich, nach innen (oben) hin“ (vergl. Naturw. Wochenschr. 1901. Heft 1 u. auch „Natürliche Pflanzenfamilien“. 1. 4. p. 510 f.). Auch von der Untergattung *Menopteris* (Gattung *Asterochlaena*) wird Ähnliches gesagt wie von *Selenochlaena*.

Ich hebe hervor: 5 und mehr verschiedene Querschnittsformen von Blattspurbündeln lassen sich an Blattstielen dieser fossilen Farne feststellen. Das ist ein weiterer Wink, dass die Biegefestigkeit des Wedelstiels von der Form des Blattstielbündels nicht abhängt. Einige Beispiele: Innerhalb derselben Gattung (*Asterochlaena*) besitzt die Untergattung *Menopteris* STENZEL ein nach aussen gewendetes rinnenförmiges Bündel im Blattstiel, die Untergattung *Asterochlaena* ein nach

innen gewendetes, die Untergattung *Clepsydropsis* UNGER ein ebenes und mit verdickten Rändern versehenes bandförmiges Bündel. Weitere Beispiele findet man in POTONÉ's eigenen Angaben (Natürliche Pflanzenfamilien).

Auch bei den recenten Farnblättern fehlt es nicht an Variationen der Bündelformen. Diese Bündelformen sind aber nicht als „Trägerformen“ anzusprechen, weil das mechanische System getrennt von ihnen an der Peripherie seinen Sitz hat.

Wenn dagegen Mestom und Stereom vereintläufig sind, dann kommt es auf die Querschnittsform und Lagerung dieser combinirten Bündel an.

Die Schärfung des teleologischen Blickes und die Bekämpfung alles dessen, was den teleologischen Sinn abstumpft und fesselt, dürfte sich jeder Naturforscher angelegen sein lassen, unbeschadet der strengsten Objectivität seines Urtheils.

§ 2. Verzweigungstypen.

Es werden von POTONÉ (Naturw. Wochenschr.) der Reihe nach die Stammverzweigung, dann die Blattverzweigung und endlich die Blattaderverzweigung besprochen. (Auch in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ finden sich hieher bezügliche Ausführungen dieses Autors.) Ich beschäftige mich hier kritisch mit jenen Äusserungen des genannten Palaeontologen, welche den Gabelungstypus bei diesen Verzweigungen als physiologisch (sei es mechanisch, sei es ernährungsphysiologisch) rückständig hinzustellen versuchen, rückständig gegenüber dem fiederig verzweigten Typus von Adern und Axentheilen. Da an diese Verhältnisse auch POTONÉ's „Über-gipfelungs“-Hypothese anknüpft, so kann es nicht ausbleiben, dass in dem Maasse, als meine Kritik zutrifft, jene „Theorie“ empfindlich gestreift wird. Doch ist das ja nicht Hauptzweck dieser meiner Studie.

Der Klarheit wegen theile ich den Stoff und spreche zuerst von der Stamm- und Blattverzweigung, sodann von der Aderverzweigung.

α) Verzweigung der Stämme, Thallome und Blätter.

Beginnen wir mit dem Blatt. Die Eiform (Umrisslinie) der Blätter (auch der verzweigten Blätter) soll sich nach

POTONÉ's Gedankengang als die zweckmässigere Form aus der als mechanisch ungünstig geschilderten Kreis- oder Halbkreisform der Blätter herausgearbeitet haben. Letztere sei in der Vorwelt häufig vertreten gewesen. Wörtlich citire ich: „Ein gabelig verzweigtes Blatt nähert sich in seiner Gestalt dem Kreise, ein fiederig verzweigtes dem auf einer Fläche gezeichneten Ei. Bei letzterem findet sich die Hauptmasse der assimilirenden Fläche wesentlich näher der Ansatzstelle des Blattes als bei dem sich der Kreis- oder Halbkreisform annähernden Blatt. Die Eiform der Blätter, welche heute herrscht, ist also aus mechanischen Gründen vorzuziehen und der Kampf ums Dasein hat daher dieser Form zum Siege verholfen¹.“

Als Beweisobjecte werden ausser den betreffenden Fossilien auch die lebenden Wasserpflanzen herangezogen, was mir ebenfalls Anlass zur Kritik geben wird.

Recht gut verstehe ich den Zusammenhang der Sätze, die POTONÉ zur Stütze seiner Idee nöthig hat. Der Connexus ist folgender: Die mechanisch ungünstige Kreisform der Blätter steht nach POTONÉ's Idee mit der Gabelverzweigung im engsten Zusammenhang, die zweckmässigere Eiform dagegen mit der fiederigen Verzweigung. Den Wasserpflanzen als den durch die Theorie verlangten Vorfahren der Landpflanzen sollen Gabelverzweigung und die mit ihr in Zusammenhang gebrachte kugelige oder Kreisform besonders zukommen. Während unser Autor zwar bei den Wasserpflanzen die Zweckmässigkeit der Blattformen, aber in ungenügender Weise, zur Sprache bringt, fällt dagegen auf die ältesten Farnblätter wegen der bei ihnen beliebten gabeligen Verzweigung der Vorwurf der mechanischen Unzweckmässigkeit. Nach POTONÉ's Vorstellung ist eben der Einfluss der Abstammung gross genug, um den Pflanzenorganen unzweckmässige Merkmale aufzuprägen.

Wir behandeln nun einfach folgende zwei Fragen: Correspondiren in der That Gabelverzweigung und Kreisform, so dass, um aus der als mechanisch ungünstig hingestellten Kreisform herauszukommen, der Übergang zur fiederigen Verzwei-

¹ Naturw. Wochenschr. p. 6. 1901. No. 1.

gung, mit der die Eiform regelmässig verknüpft ist, gefordert werden muss? Stehen zweitens wirklich die Wasserpflanzen unter der vorwiegenden Herrschaft der Kugel- und Kreisform der Blätter? Eine kurze Überlegung setzt sofort beiden Fragen eine Verneinung entgegen. Wir können sie gemeinsam behandeln, wie wir auch zugleich einen Blick auf Thallome und Stämme werfen dürfen.

Eine charakteristische Gabelverzweigung haben wir bekanntlich bei der Meeresalgengattung *Fucus*. (POTONÉ führt die Fucaceen als etwaigen Ausgangspunkt für die Landpflanzen und als Pflanzen an, bei denen Gabelverzweigungen charakteristisch sind.) Zieht man nun eine Umrisslinie, welche den Abgangspunkt zweier entwickelter Gabelzweige und ihre Spitzen in sich fasst, so ist das nicht etwa ein Kreis oder Halbkreis, sondern meist eine mehr oder minder in die Länge gezogene elliptische Figur. Physiologisch oder biologisch ist das sehr einleuchtend. Da, wo untergetauchte Organe im bewegten Meer- oder Flusswasser fluthen sollen, ist eine verlängerte Form und eine solche Formen schaffende Verzweigungsart günstig. Neben *Fucus* bieten noch andere Algen Beispiele hiefür. Beispiele liefern aber auch manche phanogame Wasserpflanzen mit band- oder riemenförmigen, untergetauchten Wasserblättern (*Potamogeton*-Arten, *Ranunculus fluitans* etc.). Bei diesen Wasserblättern und Thallomen herrscht also geradezu die verlängerte Form, nicht die Kreisform, und zwar bei den *Fucus*-Thallomen trotz ausgesprochenem Gabelungstypus der Verzweigung. In ruhigem Wasser ist dann bekanntlich die vielfingerige Kreis- oder Kugelform der Wasserblätter für den Gasverkehr im Wasser vortheilhaft, thatsächlich vorhanden, also zweckmässig. Die flache Kreisform oder Annäherung an solche bei Schwimmblättern endlich ist 1896 von E. JAHN¹ in einer gehaltvollen Arbeit zum Gegenstand einer physiologischen und zwar causalfinalen Studie gemacht worden. Ihr Inhalt sollte von Jedem, der über Zweckmässigkeitseinrichtungen an Wasserpflanzen schreibt, berücksichtigt werden. Ich hebe hier nur als ersten Punkt

¹ Beiträge zur wissenschaftl. Botanik. 1. Abth. 2. „Über Schwimmblätter.“ (Stuttgart.)

hervor, dass es sich bei dieser Blattform (der Schwimmblätter) nicht etwa ausschliesslich, wie POTONIÉ betreffs der Wasserpflanzen meint, darum handelt, dem Lichte ausgesetzte Flächen zu erzeugen und die mannigfachsten Richtungen im Ernährungssubstrat einzuschlagen. Zweitens ist aus der Arbeit JAHN's zu lernen, dass gerade bei dieser Schwimmblätterform das Hebelgesetz sehr wohl in Frage kommt, nur in einem anderen Sinn als bei Luftorganen. Auftrieb und Zug des Blattstiels müssen nämlich möglichst an einem Punkt angreifen; der Mittelpunkt einer annähernd kreisförmigen Fläche ist dieser Punkt.

Wir haben uns nun noch näher mit Organen und Blättern der Landpflanzen zu beschäftigen. Gerade bei Landpflanzen soll ja die Gabelverzweigung durch die mit ihr in Zusammenhang gebrachte Kreis- oder Halbkreisform mechanisch ungünstig sein und eben nur oder vorwiegend bei palaeozoischen Pflanzen vorkommen. Ich frage wiederum zuerst: Erzeugt die gabelige Verzweigung unserer lebenden Lycopodien mit den in die Luft aufstrebenden Gliedern eine halbkreisförmige Umrisslinie oder nicht vielmehr wieder eine verlängerte Eiform? Beim kriechenden oder liegenden Stämmchen von *Selaginella helvetica* dagegen können, wie bei zurücktretenden Festigkeitsansprüchen überhaupt, die vegetativen Gabeläste wohl rechtwinkelig abgehen (ähnlich bei unterirdischen Organen). Es ist aber ein gründlicher Irrthum, wenn die Gabelverzweigung von POTONIÉ (Naturw. Wochenschr. und „Natürl. Pflanzenfamilien“) typisch mit rechtwinkelig auseinanderfahrenden Strahlen dargestellt wird (in der schematischen Figur).

Nun aber die palaeozoischen Farnblätter. Von der Gattung *Sphenopteridium* wird als Vorkommen von POTONIÉ angegeben Devon bis zur untersten Schicht des productiven Carbons inclusive. *Sph. Dawsonii* ist ein schönes Exemplar aus der Reihe, welche uns POTONIÉ selbst in seinen Abbildungen („Natürl. Pflanzenfamilien“) vorführt. Dieses zeigt, dass die beiden Gabelzweige der Gesamtfieder so nahe nebeneinander hinlaufen, so wenig divergiren, dass die Eiform, nicht aber die Kreisform resultirt! Von Interesse, wenn auch vielleicht noch näherer Untersuchung bedürftig, ist das Verhalten

der in der nebenstehenden Figur dortselbst abgebildeten *Rhodea dissecta* (BRONGN.) PRESL, wo bei entschieden stärkerer Divergenz der Gabelzweige das Fusstück der Gabel auffallend dick und stark ist, in zweckmässiger Wechselbeziehung zu der hier ceteris paribus stärkeren mechanischen Beanspruchung. Ein weiteres Exemplar, instructiv für unsere Zwecke, bildet ZEILLER auf p. 100 seines Buches „Éléments de Paléobotanique“ ab: *Odontopteris minor* BRONGN. aus dem Palaeozoicum. Nach POTONIE'S Angaben sind Fundorte der Gattung *Odontopteris* BRONGN. oberes productives Carbon und Rothliegendes. Auch hier zeigt sich wiederum deutlich, dass Gabelung mit Eiform verbunden ist.

Die gabelige Verzweigung erzeugt also weder in der palaeozoischen noch in der recenten Flora typisch halbkreisförmig oder halbkugelförmig umschriebene Gebilde. Je nach dem Medium und der Organlagerung gestaltet sich die Umrissform verschieden; bei aufrechten, in der Luft befindlichen Organen aber ist die Umrisslinie sehr oft eiförmig.

Wenn nun die in die Luft ragenden Organe gerade durch die fälschlich aus der Gabelung hergeleitete Kreisform, die ihr typisch nicht zukommt, mechanisch unzweckmässig sein sollen, worin besteht dann die Rückständigkeit der palaeozoischen Objecte? Im Palaeozoicum sind eiförmige und auch kreisförmige Umrisslinien bei vorwiegendem Gabelungstypus vertreten; in unserer recenten Landflora sind neben den zahlreichen eiförmigen Umrissen keineswegs selten auch Blätter und Baumkronen mit halbkreisförmigem und halbkugeligem Umriss bei im Allgemeinen seltener Gabelung; worin liegt nun ein Unterschied zu Ungunsten der fossilen Organe?

Zum Schluss dieses Abschnittes ein höchst beachtenswerthes Urtheil von einem Gesichtspunkt aus, den man den entwicklungsgeschichtlich-teleologischen nennen könnte. GÖBEL¹ bespricht das Blattwachsthum der Farne und speciell das Verhältniss von Gabelung und monopodiale Wachstum und kommt zu dem Satz, dass bei allen Farnen die seitliche Anlage der Fiedern an der Blattanlage eintritt, wo es sich darum handelt, an einem langgestreckten Blatte in

¹ Organographie. p. 513.

raschen Zügen die Seitentheile anzulegen, gabelige Verzweigung, wo das Flächenwachsthum überwiegt und es nicht zur Ausbildung einer starken Blattspindel kommt.

Da dem fertigen Zustand der Gebilde von palaeontologischer Seite her der Vorwurf der Rückständigkeit, der Unzweckmässigkeit gemacht wird, so hatte und hat sich meine Kritik allerdings wesentlich mit diesem, nicht mit der Entwicklungsgeschichte zu befassen. Man sieht aber klar, dass vorstehendes Urtheil GÖBEL's den Gedanken an die Unzweckmässigkeit einer bestimmten Entwicklungsart ablehnt und das teleologische Moment bei dem einen wie beim anderen Aufbau zur Geltung kommen lässt.

Auch bei dem nun unter β zu besprechenden Punkt: Aderung der Blattspreiten bei den Farnen bahnt die teleologische Entwicklungsgeschichte unserer Kritik gewissermassen den Weg. Mit dem ausgesprochenen Randwachsthum wird von GÖBEL¹ die gabelige Verzweigung der Blattnerven in Beziehung gesetzt; bei ausgesprochenem Spitzenwachsthum dagegen tritt, wo überhaupt Verzweigung eintritt, monopodiale Verzweigung mit Seitenfiedern auf. Das Auftreten eines Mittelnerven wird ferner bei Monokotylen mit der Blattgrösse, der Gefässbündelverlauf wiederum mit dem Blattwachsthum in Beziehung gesetzt (p. 533). Die Betrachtung des fertigen Zustandes wird nun wieder zeigen, dass das auf zweckmässigem Wege Erzeugte sich auch als zweckmässig erweist.

β) Aderung der Farnblätter, insbesondere der ältesten fossilen Formen.

Mit Bestimmtheit muss ich der Lehre POTONIE's entgegen-treten, dass die Reihenfolge im chronologischen Auftreten der Aderungstypen [nämlich in den geologischen Schichten] einer Reihe entspricht, „die von unzweckmässigeren zu zweckmässigeren Verhältnissen fortschreitet“. Nach seiner Meinung ist sogar der Vortheil der „Maschenaderung“ gegenüber dem ältesten Typus der Aderung (fächerig verlaufende gegabelte Adern) dermaassen durchsichtig, dass es sich kaum verlohnt, noch eine kurze Erläuterung zu geben. „Bei der Absicht,“

¹ Organographie. p. 510.

sagt unser Autor, „ein Landgebiet zu bewässern oder zu entwässern, wird man nicht lauter ganz eng zusammenliegende parallele Canäle ziehen, sondern man wird Längs- und diese verbindende Queradern graben, um einen Ausgleich der in Circulation zu bringenden Gewässer (bei den Pflanzen der Nahrungssäfte) nicht allein in der einen, sondern nach allen Richtungen hin möglichst schnell und auf dem kürzesten Wege zu ermöglichen.“

Legen wir uns die Sache gewebephysiologisch zurecht. Es handelt sich vor Allem um **Zuleitung** von Wasser und in ihm gelösten Stoffen in das Blatt hinein und um **Ableitung** der Assimilate aus dem Blatt heraus. Das „nach allen Richtungen hin“ ist also physiologisch unbegründet. Es hat nämlich keinen Sinn, bei einem fächerförmigen (ungetheilten) Blatt z. B. zu sagen, dass Leitungsbahnen von der linken Ecke des Fächers nach der rechten Ecke hin ebenso wichtig und nothwendig seien, als solche von der Basis nach den Ecken sowie nach dem Scheitelpunkt hin und zurück. Daran reiht sich unmittelbar die einfache Überlegung, wie denn nun z. B. ein Bezirk in der linken oder rechten Ecke eines Fächers auf dem kürzesten Wege mit der Basis des Fächers zu verbinden ist. Das geschieht natürlich durch fächerförmig divergirende und eventuell noch gegabelte Bahnen, nicht aber durch einen Mittelnerv mit ungefähr rechtwinkelig von ihm abgehenden Seitennerven.

Denkt man sich den Keil oder Fächer schmaler und schmaler (verlängerte Blattform), so wird die Differenz der verglichenen Weglängen immer kleiner.

Die Betrachtung einiger concreter Fälle von Farnblättern aus alter und neuer Zeit wird unsere Auffassung bestätigen, die Auffassung, dass es vor Allem auf die Umrißform des Flächengebietes ankommt. Schliesslich stehen wir wiederum vor einer Reihe von Zweckmässigkeiten.

Palaeontologisches Material. Die Gruppe der *Archaeopterides* weist im Allgemeinen nach dem Grunde zu verschmälerte Fiedern letzter Ordnung auf, mit gegabelter Aderung ohne Mittelader. Bei der Gattung *Adiantites* GÖPP.¹

¹ ZEILLER (Éléments de Paléobotanique. 1900) bemerkt bei dieser Gattung, deren Fiederchen letzter Ordnung wirklich mitunter (*A. oblongi-*

ist ausdrücklich angegeben: Fiedern letzter Ordnung verkehrt-eiförmig-elliptisch, spatelförmig oder keilförmig; bei *Sphenopteridium* SCHIMPER „Fiedern letzter Ordnung \pm keilförmig.“ Die Fiedern letzter Ordnung von *Archaeopteris* gleichen denen von *Adiantites*, sind aber viel grösser. Bei *Rhacopteris* sind die Fiedern letzter Ordnung (nach den Abbildungen in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ und in ZEILLER'S *Éléments de Paléobotanique*. 1900) am ausgesprochensten keilförmig. Endlich sei an die keilförmigen Blättchen der palaeozoischen Gattung *Sphenophyllum* mit dazu passender gegabelter Aderung erinnert.

Anders liegen die Verhältnisse speciell bei den *Pecopterides*. Hier sind die Fiedern letzter Ordnung „breit ansitzend“; fiederige Aderung (Mittelader mit Seitenadern) ist hier (*Pecopteris*) den verlängerten, nicht fächerförmigen Fiederchen letzter Ordnung eigen.

Während ich die Beschreibung des fossilen Materials wesentlich der eigenen Darstellung POTONIÉ's in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ entnommen habe, beziehe ich mich hinsichtlich des nun folgenden recenten Beweismaterials auf die Bearbeitung der Polypodiaceen von DIELS ebendasselbst.

Material aus der recenten Flora. Die Gattung *Scolopendrium* SM. hat eine Section *Schaffneria* FÉE mit fehlender Mittelrippe und fächerartig ausstrahlenden Adern. Natürlich interessirt uns hiervon die Blattform. Hierzu gehören die Species *Scolopendrium Delavayi* FRANCH. mit kleinen kreisrunden Blättern, sowie *Sc. nigripes* HOOK. mit ungefähr nierenförmigen Blättern. *Sc. vulgare* SM. hat dagegen bekanntlich Blätter, die mehrmals länger als breit sind; sie haben eine deutliche Mittelrippe mit fiederig abgehenden Seitenadern.

Der keiligen Form der kleinen Blättchen von *Adiantum* entspricht die hier vorhandene fächerförmige Aderung. Auch die Gattung *Jamesonia* HOOK. et GREV. hat kurze, oblonge bis kreisrunde Fiedern mit fast fächeriger Aderung.

Sehr instructiv liegen ferner die Verhältnisse bei der Gruppe der Pterideae-Gymnogramminae. *Pterozonium reniforme* FÉE mit nierenförmiger bis rundlicher ungetheilte Spreite

folius G.) etwas gestreckt sind: „il y a cependant quelquefois un indice de nervure médiane“!

besitzt keine deutliche Mittelrippe und die Adern strahlen fächerig von der Insertion des Blattstieles aus. *Syngramme borneensis* J. SM. dagegen mit langen Blättern hat eine Mittelrippe in der Spreite und fiederig gestellte Seitenadern.

Schliesslich noch einige Worte über *Dipteris conjugata* REINW. Das Grundgerüst des riesig grossen Fächers, den die Spreite bildet, ist wiederholt dichotom. An die Gabelzweige letzter Ordnung setzen aber schliesslich quer, an diese wieder längs, an letztere wieder quer gerichtete Seitenadern an. Hier haben wir also eine Combination des fächerförmigen Aderverlaufes mit dem netzförmigen und maschigen. Die physiologische Erklärung (Deutung) dieser Combination erblicke ich in Folgendem. Zwei benachbarte Gabelzweige der mehrmals wiederholt dichotomisch verzweigten Aderung dieses mächtigen Fächers stehen mitunter bis ca. 25 mm von einander ab, so dass grosse bandartige Bezirke zwischen ihnen übrig bleiben, welche nun aber durch reichliche Maschenaderung mit Gefässbündeln versorgt werden. Man fasst also den Aderverlauf in der Spreite dieses indomalesischen Erdfarn wohl richtig auf, wenn man die Fächerform des Gesamttumrisses mit dem dichotomischen Grundgerüst in Beziehung setzt, die beträchtliche Flächenausbreitung zwischen den Gabelzweigen verschiedener Ordnung aber mit der Maschenaderung.

Zusammenfassend sagen wir also: Ein Fortschritt von „unzweckmässigeren zu zweckmässigeren Verhältnissen“ kann darin nicht liegen, wenn wir uns die gegabelte fächerförmige Aderung ohne Mittelader ersetzt denken durch Fiederaderung mit Mittelnerv; denn die fächerförmige Blattform lässt gerade den fächerförmigen Verlauf der Adern als den zweckmässigen erscheinen. Darauf weisen auch jene Vorkommnisse in der recenten Flora hin, wobei in verwandten Arten und Gattungen Hand in Hand mit der Verschiedenheit der Umrissform der Fiedern und Spreiten auch der Aderungstypus zweckentsprechend wechselt.

Die durch PORONIE vertretene Richtung der Palaeophytologie soll sich sagen: In einer Beziehung ist die Gefahr bei „disteleologischen“ Excursionen ähnlich wie die für den Teleologen; die Naturforscher insgesamt sind nämlich in Gefahr, in letzter Linie ihre Phantasien in die Geschöpfe hineinzwängen,

statt sich ernstlich zu bemühen, die in der Natur liegenden Gedanken herauszulesen. In anderer Hinsicht — Fülle der bereits festgestellten Thatsachen — brauche ich mich über die Herrschaft der teleologischen Forschungsrichtung nicht weiter auszusprechen. Ihr Material ist erdrückend. Wer ihr nicht durch die Schule angehört, kommt durch objective Forschung unter die Herrschaft dieser Richtung. Ihre Alleinherrschaft beruht nicht auf Terrorismus, sondern auf innerer Wahrheit.

§ 3. Bau der Markstrahlen bei den Calamariaceen.

In den vorherrschend längs gestreckten Markstrahlzellen der Calamariaceen sieht POTONÉ eine Art „Erinnerung“ an einen ursprünglichen primitiven Zustand, eine „tiefere Stufe“ gegenüber den Stämmen mit radial gestreckten Markstrahlzellen. Ist das begründet? Ich glaube, wir müssen die Frage verneinen.

Die Stengel der recenten Labiaten, Polygaleen, Magnoliaceen, vieler Scrofulariaceen etc. besitzen beispielsweise longitudinal gestreckte Markstrahlzellen, obwohl sie zu den dikotylen Siphonogamen gehören. Bei manchen Pflanzen unserer recenten Flora combiniren sich beiderlei Zellformen in einem und demselben Markstrahl. Bevor wir nun aber an den lebenden Pflanzen in physiologisch-anatomischer Hinsicht einige Klarheit über diese Verhältnisse gewonnen haben, ist es durchaus verfrüht und hat kein Gewicht, über die grössere Zweckmässigkeit der einen oder anderen Zellform abzuurtheilen. Aus KNY'S Untersuchung „Ein Beitrag zur Kenntniss der Markstrahlen dikotyler Holzgewächse“¹ entnehme ich überdies, dass die vorliegende Frage Feinheiten und Schwierigkeiten birgt, an die man vor der Arbeit dieses Autors wohl nicht gedacht hat.

Noch einige weitere Bemerkungen. Neben den oben angeführten Fällen kommen als Regel bei unseren Dikotylen und Coniferen bekanntlich radial gestreckte Markstrahlzellen vor. Beiderlei Vorkommnisse trifft man nun auch bei Betrachtung der fossilen Stämme, und ich verweise auf die vorzüglich erhaltenen Objecte, welche den wichtigen Arbeiten

¹ Berichte d. Deutsch. Bot. Ges. 1890. p. 176.

der Palaeontologen GRAND'EURY und RENAULT zu Grunde lagen. Diesen Objecten entstammt auch der radiale Längsschnitt von *Cordaixylon Brandlingii* GRAND'EURY aus dem Rothliegenden (p. 243 Fig. 173 der Palaeophytologie von SCHIMPER u. SCHENK). Dieser Schnitt oder Schliff zeigt deutlichst radial gestreckte Markstrahlzellen. Aus der eben angeführten Thatsache ergibt sich somit zweifellos, dass in fossilen wie in recenten Hölzern beiderlei Structuren vertreten sind, und zwar findet sich gerade der angeblich vollkommene Typus in einer Pflanzengruppe, als deren Verbreitungsgebiet Silur bis Perm angegeben wird.

§ 4. Stammstructur in mechanischer Hinsicht und Dickenwachsthum.

Die bekannten Thatsachen erlauben es nicht, sich ohne Weiteres dem Ausspruch POTONÉ's anzuschliessen, wenn er von dem „allmählich im Verlauf der geologischen Formationen immer ausgesprochener an den Fossilien auftretenden nachträglichen (secundären) Dickenwachsthum durch Zunahme des Holzkörpers“ spricht. Gerade im Bereich der Pteridophyten zeigt sich das Dickenwachsthum in manchen fossilen Stammorganen der Steinkohle vorherrschend, während es in recenten Angehörigen dieser Gruppe fast ganz fehlt. Der Vergleich der recenten Formen mit den alten fossilen zeigt also zunächst mehr das Erlöschen als das allmähliche Auftreten des Dickenwachsthums.

Ausführlicher ist von dem Verhältniss der Biegefestigkeit zu sprechen.

Die ältestbekannten und die älteren aufrecht gewachsenen Farnstämme sollen nach POTONÉ — ebenfalls als Erinnerung ihrer Herkunft von Wasserpflanzen — „centralen Bau“ aufweisen, während die heutigen einen mächtigen Markkörper besitzen und nach dem Princip des Hohlcyinders gebaut sind. Erst im Verlauf der Generationen habe sich „der Stammbau den neuen mechanischen Anforderungen, welche das Leben als Baum stellt, angepasst“. Das wäre in der That eine auffallende Unzweckmässigkeit, wenn in Organen, die biegefest sein müssen, die mechanisch wirksamen Elemente central statt peripherisch angeordnet wären. POTONÉ führt nacheinander die schon im älteren Palaeozoicum auftretenden

Gattungen *Asteropteris*, *Asterochlaena*, *Mesoneuron lygodioides*, *Psaronius* und *Selenochlaena* als Beispiele solcher Pflanzen auf, bei denen ein Markkörper nicht oder doch nur andeutungsweise vorhanden war („Natürliche Pflanzenfamilien“ p. 504). Betrachten wir den angeblich nicht rationellen „centralen Bau“ dieser Pflanzen etwas näher.

Asteropteris J. W. DAWSON hat im Centrum des Stammes einfach- oder verzweigt-strahlig-sternförmiges „Hydrom“ (also wasserleitende Elemente) oder Hadrom, was POTONIÉ nicht entscheiden will. Ausserdem werden in einen Stereom-cylinder eingebettete Blattspuren angegeben, mit Bündeln, die auf dem Querschnitt des Stammes nur in einem einzigen Kreis vorhanden sind. Wenn dem so ist — nach POTONIÉ'S eigener Beschreibung — so haben wir ein centrales Mestom und ein peripherisch dazu gelegenes Stereom. Nach diesen Angaben liegt also kein „centraler Bau“ im mechanisch-physiologischen Sinne vor; denn von einer eigentlichen mächtigen Rindenschicht ist in der Beschreibung nicht die Rede.

Asterochlaena CORDA. Hier ist zu sagen, dass ZEILLER (Élém. de Paléobot.) diese Gattung nebst einigen anderen charakterisirt als „types de tiges de petite taille, appartenant à des Fougères herbacées“. Da wir es demnach hier mit krautartigen niedrigen Farnen zu thun haben, dürfen wir ceteris paribus keine anderen Anforderungen an ihren Stammbau stellen als an die recenten Vertreter desselben Typus. In dieselbe Gruppe krautartiger Farne zieht ZEILLER auch die Gattung *Tubicaulis* COTTA. Diese aber ist nach POTONIÉ'S eigenen Ausführungen („Natürliche Pflanzenfamilien“ p. 510) synonym mit *Selenochlaena* CORDA dortselbst. Was dann noch die behauptete Marklosigkeit des Stammes von *Asterochlaena* und *Selenochlaena* angeht, so ist einerseits aus POTONIÉ'S Angaben zu ersehen, dass SCHENK bei der Art *Asterochlaena Cottai* CORDA nicht ein centrales Leitbündel angiebt, sondern einen stark zusammengedrückten Markkörper. Andererseits bezeichnet ZEILLER den Holzcyylinder der Gattung *Selenochlaena* (= *Tubicaulis* COTTA) als hohl. Dass die letzterwähnten Verhältnisse nebst Habitus und Grösse der Pflanzen in der vorliegenden Frage von fundamentaler Bedeutung sind, brauche ich wohl nicht weiter auseinanderzusetzen.

Als *Mesoneuron lygodioides* wurden (von UNGER) benannt „schwache Stämmchen mit centralem, rundlichem, marklosem Treppen-Hydroidenbündel“, das in der Rinde von punktförmigen, nicht zahlreichen Blattspuren umgeben wird. Wenn in dem Namen *M. „lygodioides“* etwas Bezeichnendes liegt, was ich vorläufig annehmen möchte, deutet das eventuell auf ein Farnkraut, das irgendwie klettert und sich nicht selbst zu tragen hat (Farnlianen!). Dann wäre ja der „centrale Bau“ hier ähnlich wie die centripetale Tendenz der mechanischen Elemente in den Kletterpflanzen aufzufassen und daher nicht als Unzweckmässigkeit zu brandmarken! POTONÉ selbst führt uns ebenfalls auf obige Fragestellung; denn er spricht in der Einleitung zu den Gattungscharakteristiken, die auch *Mesoneuron* enthalten („Natürliche Pflanzenfamilien“ p. 500), von „Stämmchen“-Stücken, die eventuell z. Th. zu windenden Stengeln gehören.

Es folgt noch *Psaronius*. Hier liegt mir die Abbildung eines Stammquerschnitts von *P. Faivrei* ZEILLER in ZEILLER'S Werk (Él. d. Paléobot. p. 119) vor. Die „bandes sclérenchymateuses“, also die Bänder aus mechanischen Elementen gruppieren sich in unverkennbarer Weise hauptsächlich gegen die Peripherie zu gegenüber den central gelagerten bandförmigen Stammbündeln (stèles caulinaires). ZEILLER sagt zutreffend von den erstgenannten Elementen: „constituant un appareil de soutien“. Aus POTONÉ'S Besprechung selbst citire ich die Angabe aus dem Abschnitt über *Psaronius*, dass die vorkommenden Skelettbänder gewöhnlich auf die Peripherie beschränkt sind.

Unter den krautartigen fossilen Farnen (bei ZEILLER, p. 123) figuriren auch die beiden Gattungen *Zygopteris* und *Anachoropteris*. Sie sollen mit einem schwachen Markkörper gewissermaassen den Übergang bilden zu den Formen des Mesozoicums und der Tertiärzeit.

Zur sachlichen Orientirung ist nun auch das zu beachten, dass mit dem Namen „*Tubicaulis*“ von B. COTTA Stämmchen bezeichnet wurden, bei welchen die stehenbleibenden Blattbasen den Stamm bekleiden. Dieses Moment betrifft (nach STENZEL'S Eintheilung, s. POTONÉ p. 509) die Gattungen *Selenochlaena*, *Asterochlaena*, *Zygopteris* und *Anachoropteris*.

Wir schliessen diesen kritischen Überblick mit dem gegen die bewusste palaeontologische Hypothese gerichteten Vorwurf: Vernachlässigung wichtiger Momente in der Beurtheilung der angeführten Fälle und daher Schlussfolgerungen, die nicht gerechtfertigt sind. Ausserdem bemerke ich Folgendes: Auf die centrale Lagerung des Mestoms ist in mechanischer Hinsicht im Allgemeinen nur dann Gewicht zu legen, wenn kein Stereom vorhanden ist (z. B. bei einigen Wasserpflanzenstengeln). Ist aber letzteres Gewebe vorhanden, so ist regelmässig die Lagerung des Stereoms maassgebend für Zug- und Biegungsfestigkeit. Bei *Psaronius* und *Asteropteris* ist also der Bau im mechanischen Sinn nicht „central“ zu nennen. Der niedrige krautartige Habitus, die Umhüllung des kurzen Stammes mit Blattbasen und die nach SCHENK und ZEILLER durchaus nicht allgemein zutreffende Marklosigkeit des Holzcylinders, diese Momente sind es, wodurch *Selenochlaena* CORDA z. Th. und *Asterochlaena* aus der Reihe der angeblich fehlerhaften Bautypen ausscheiden. Über *Mesoneuron* brauche ich dem Gesagten nichts hinzuzufügen.

§ 5. Die sogenannten „Aphlebien“.

GÖBEL (Organographie. 2. 514 f. u. Fig. 334) hat bereits in ziemlich deutlicher Weise den „adventiven“ und „aphleboiden“ Bildungen eine Zurückweisung widerfahren lassen, soweit sie als „Erinnerungen“ an frühere Zustände gelten sollen. Nach einer von POTONIÉ („Natürliche Pflanzenfamilien“. 1. 4. p. 483) niedergeschriebenen Stelle wären die Adventivfiedern vielleicht „auf den Aussterbeetat gesetzte Reste, die aber nicht bloss wie die decursiven Fiederchen ihrer Stellung, sondern überdies auch ihrer Form nach an weit entlegene Bauverhältnisse der Vorfahren erinnern“. Auf die Function solcher direct an der Hauptspindel sitzenden Gebilde als „Schutzfiedern“ (bei *Gleichenia dichotoma*) weist GÖBEL in überzeugender Weise hin; sie decken die Blattknospe. POTONIÉ will diese Bildungen (Naturw. Wochenschr. 1901) in Beziehung bringen mit mangelnder Arbeitstheilung zwischen Träger und assimilirenden Theilen¹. Vielleicht genügt Manchem, um das Unzutreffende

¹ p. 7 ist in diesem Sinne von der Bekleidung der Hauptspindel durch spreitige Elemente die Rede.

dieser Ansicht zu erkennen, schon der oben angeführte Hinweis GÖBEL's auf eine Gattung aus der lebenden Flora. ZEILLER's schon öfter citirtes Werk: *Éléments de Paléobotanique* giebt aber Gelegenheit, sich auch auf einer palaeontologischen Excursion davon zu überzeugen, dass eher eine weit durchgeführte Arbeitstheilung in Träger, Schutzfieder und Assimilationsblatt vorliegt als ein rückständiger Differenzierungsgrad. Betrachten wir (p. 79. Fig. 48) *Pecopteris plumosa* ARTIS, *Sphenopteris karwinensis* STUR (p. 81. Fig. 50B), *Sph. heracleensis* ZEILLER (p. 81. Fig. 50C), so begegnet uns überall die Erscheinung, wie scharf die drei Organe: Rhachis, Schutzfieder und Assimilationsblatt von einander abgegrenzt sind, als deutlicher Ausdruck ihrer verschiedenen Functionen. Ähnlich wie wir einen Zweig mit basalen Knospenschuppen und darüber befindlichen Laubblättern als ein im Äusseren nach 3 Seiten differenzirtes Organ ansprechen, werden wir es auch im vorliegenden Fall thun. Wären die Knospenschuppen nur durch (kleinere) gewöhnliche Blätter ersetzt, so wäre der Differenzierungsgrad ein geringerer. Je verschiedener die Blattform der Knospenschuppen von den Laubblättern ist und je charakteristischer sie sich vom Stengel abheben, um so höher beurtheilen wir den Grad der Differenzierung. Dieser ist nun bei den genannten fossilen Objecten ein hoher zu nennen, wie die citirten Abbildungen lehren.

§ 6. Bündelverlauf bei den Calamariaceen.

So wenig ich den bestimmten Hinweisen POTONIE's auf unvortheilhafte oder unzweckmässige Structures in der palaeozoischen und überhaupt fossilen Pflanzenwelt eine Berechtigung zuerkennen konnte, ebenso wenig führt uns meiner Ansicht nach der „Wink“, den uns der Autor in der nun zuletzt zu berührenden Frage geben will, zur Constatirung einer Unzweckmässigkeit. POTONIE hält hier nämlich selbst dafür, man könne vorderhand noch nicht genau sagen, inwiefern die jetzigen betreffenden Bauverhältnisse zweckentsprechender seien als die früheren.

Bei den älteren Formen, den Protocalamariaceen, bilden die Bündel eines Internodiums die geradlinigen Fortsetzungen der Bündel des nächst oberen oder unteren Internodiums. Die

kurzen Leitbündel, welche im Knoten die Längsbündel verbinden, verlaufen hier streng horizontal. Bei den jüngeren und jetzigen Typen dagegen alterniren die Längsbündel zweier successiver Internodien miteinander und die Knotenleitbündel bilden in ihrem Gesamtverlauf eine Zickzacklinie, indem jedes einzelne Stück schief (aufwärts oder abwärts) gestellt ist. Die letztere Einrichtung (also die bei den jüngeren und recenten Typen) soll die Biegungsfestigkeit der intercalär wachsenden Basaltheile der Internodien erhöhen. Trotz des Schutzes der intercalär wachsenden Stengelzonen durch Blattscheiden sollen sich Zug- und Druckwirkungen auf diese Querbündelzone, die etwas unterhalb der wachsenden Zone liegt, geltend machen. Es ist aber nicht am Platz, solche Zugwirkungen bei Vorhandensein von Scheiden und den übrigen gegebenen Verhältnissen anzunehmen. Es handelt sich um Steinkerne, auf deren Oberfläche diese Längs- und Querbündel als Furchen sichtbar sind. Die Längsfurchen sind hervorgerufen von den innersten marksichtigen Spitzen von Holzkeilen, welche miteinander eine Art Holzring bilden. Gerade bei *Asterocalamites scrobiculatus* mit nicht alternirenden Längsbündeln schlossen diese Holzkeile nach ZEILLER besonders dicht zusammen. Die Biegungsfestigkeit der ausgewachsenen Internodien dieser Stämme hatte also jedenfalls in dem Holzring ihren Sitz. Die Querleitbündel sind nach ZEILLER bei *Asterocalamites* aus Tracheiden gebildet. Man muss hiebei also auch an ernährungsphysiologische Momente denken. — Ich eile zum Schluss.

Das Geständniss, dass man da und dort vor einem unverständenen Structurverhältniss stehe, ist an sich allerdings nicht befriedigend; mancher bewährte Forscher aber hat sich schon beschieden, dieses Urtheil gelegentlich abzugeben. Als Baustein für gewagte Hypothesen ist dieses Geständniss zwar nicht brauchbar, aber als Schutzdach gegen die Unbilden der Kritik wäre es schon oft nützlich gewesen.

Das giebt uns Gelegenheit, zum Schluss an zwei bedeutende Ereignisse in der Geschichte der Palaeophytologie zu erinnern. Sie zeigen uns aufs Neue, dass der Überschuss an Phantasie, zum Aufbau neuer Hypothesen verwendet, die Wissenschaft hemmen und irre führen kann, dass aber gesunde

Kritik einerseits und positive Forschungsarbeit andererseits mächtige Förderungsmittel unseres Wissens sind.

Die Katastrophe, die durch NATHORST's Kritik um das Jahr 1882 über die Palaeophytologie hereinbrach, hat bekanntlich ganzen Gruppen von Algen (namentlich aus dem Silur) ihren Platz im Register der fossilen Kryptogamen entzogen. Infolgedessen erschien im Handbuch der Palaeontologie von ZITTEL, II. Abth. von SCHIMPER und SCHENK, p. 233 f. ein „Nachtrag“, der die nächsten Consequenzen aus jener Kritik zog¹. Wurden durch diese Kritik NATHORST's, die Kenntnisse, die wir uns über die Silurvegetation zurecht legen können, nach der negativen Seite hin gewaltig verändert, so haben andererseits die glänzenden Untersuchungen von GRAND'EURY und RENAULT unser Wissen in positiver Hinsicht wesentlich bereichert. Sie haben uns in den Cordaiten fossile Pflanzenreste vor Augen geführt, die zu den hoch differenzirten Abtheilungen des Gewächsreiches gehören. Ein Beobachter, der mit anatomischem Verständniss den Querschnitt eines Cordaitenblattes (Fig. 174. p. 245 in SCHIMPER und SCHENK, Palaeophytologie) betrachtet, wird von dem Gedanken erfaßt, dass ein gleich hoher Grad der Gewebedifferenzirung wie in der recenten Flora auch den Bau der damaligen Pflanzen beherrschte. Die Cordaitenreste sind vom Silur bis in das Perm verbreitet.

Nach dem Vorstehenden und Allem, was wir wissen, ist der Satz, dass die Zweckmässigkeit der pflanzlichen Organismen ebenso alt ist als diese Organismen selbst, durch keine Thatsache widerlegt.

Freiburg (Schweiz), den 7. Januar 1902.

¹ Da die „Unzweckmässigkeitstheorie“ nicht bloss in der „Naturwissenschaftlichen Wochenschrift“, sondern auch in dem Werk „Die natürlichen Pflanzenfamilien“ von ENGLER und PRANTL enthalten ist, so wird ein rectificirender Nachtrag hier und eventuell anderswo kaum ausbleiben können, wenn es sich nun herausgestellt hat, dass diese Betrachtungsweise auf keiner einzigen sicheren Thatsache ruht.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [1902](#)

Autor(en)/Author(s): Westermaier Max

Artikel/Article: [99-126](#)