

# Ueber die Typologie des Eichenblattes und ihre Anwendung in der Paläobotanik.

Von O. Schwarz.

(Mit Tafel XIV, XV.)

Die Anzahl der von Europa und der benachbarten Arktis beschriebenen *Quercus*-Arten aus der oberen Kreide und dem Tertiär ist beträchtlich. Mit ihnen verknüpft sind die Namen berühmter Paläontologen, wie Unger, Heer, Saporta, A. Braun, Goeppert, Hosius und von der Marek, von Ettingshausen, und nur einige der namhaftesten zu erwähnen, und es erscheint anspruchsvoll, deren Bestimmungen zu kritisieren. Wenn aber die Kritik eine Folge der Aufdeckung bisher nicht beachteter Sachverhältnisse ist und damit aufzeigt, daß jene Autoren irren mußten, weil ihnen weder ausreichendes Vergleichsmaterial, noch ein wirklich natürliches System der rezenten Vertreter der Gattung zur Verfügung standen, daher also die oft groben Irrtümer nicht in der persönlichen Sphäre, sondern in den Mängeln der noch unentwickelten Arbeitsmethoden und der durch die Zeitumstände bedingten noch unvollkommenen Kenntnis dieser schwierigsten aller Kupuliferen-Gattungen begründet waren, kann diese Kritik nur förderlich sein.

Da alle Versuche, fossiles Pflanzenmaterial zu bestimmen, eine gründliche Kenntnis der zur Bestimmung benutzten morphologischen Details bei den vermuteten rezenten Verwandten unabweislich voraussetzen, ist der Monograph einer rezenten Pflanzengruppe am ehesten berufen, die kritische Sichtung der fossilen Funde vorzunehmen. Leider aber gibt es bis jetzt kaum weitere derartig wertvolle Revisionen, wie sie Pax (24) in der Gattung *Acer* durchgeführt hat, und der wohl meistens in äußeren Umständen beruhenden Gründe dazu sind viele. Ich selbst, bei meiner demnächst erscheinenden „Monographie der Eichen Europas und des Mediterrangebietes“, mußte aus Mangel an Zeit und Mitteln mich damit begnügen, an einem Querschnitt die Entwicklung der fossil belegten Untergattungen, Sektionen usw. zu umreißen, ohne in eine kritische Revision der Einzelfunde einzutreten. Beim Studium der wichtigsten in Frage kommenden Literatur, einschließlich des Vergleichs der Originalabbildungen und einer orientierenden Prüfung des Materials der Sammlungen der geologischen

Landesanstalt<sup>1)</sup> und des naturwissenschaftlichen Museums in Berlin, eine Arbeit, die ohne ein gewisses Maß von — wenn auch vorsichtiger — Kritik nur fragwürdige Resultate gezeitigt hätte, schälten sich aber immerhin allerlei Gesichtspunkte heraus, die beachtlich genug sind, in einer gesonderten Publikation aufgezeigt zu werden, um sie nicht verlorengehen zu lassen.

Indem genau wie bei den Aufsammlungen fossilen Materials auch die Bearbeitung rezenter Eichen in ansehnlichem Umfange sich der Blätter bedienen muß, könnte es scheinen, als sei die Bevorzugung der Blattverhältnisse eine Folge des Materialzustandes und damit nur eine methodisch-praktische Forderung. Für die Gattung *Quercus* ist diese Meinung jedoch unzutreffend, insofern auch der jeweilige Zustand der Blattdifferenzierung Tendenzen ausdrückt, die mit Erfolg nicht nur zur natürlichen Umgrenzung der Arten, sondern auch der Sektionen, selbst der Untergattungen, sich verwenden lassen. Damit aber gewinnt das Blatt mit der Fülle seiner Ausdrucksformen eine ebenso wichtige Bedeutung wie die generativen Organe, und die Kenntnis seiner Differentiationsstufen wird zur unumgänglichen Voraussetzung eines natürlichen Systems der Gattung (35).

Brenner (1) hat den Versuch unternommen, den phylogenetischen Zusammenhang dieser Stufen des Eichenblattes aufzudecken; er kommt schließlich auf einen ganzrandigen Ausgangstyp, von dem sich alle übrigen Formen der Gattung ableiten sollen. Die gleiche Auffassung herrscht mehr oder weniger deutlich auch bei den Paläontologen, und auch die phylogenetisch orientierte botanische Systematik neigt ihr zu. Sicherlich kommen zahlreiche Eichen vor, die Ganzrandigkeit des Blattes mit anderen, offensichtlich primitiven, Merkmalen verbinden; da aber viele Pflanzenarten „Spezialisationskreuzungen“ aufweisen, d. h. in einer Hinsicht auf primitiver Stufe stehen geblieben, in anderer dagegen fortgeschritten sind, kann die Ursprünglichkeit der einen Bildung nicht als Beweis derjenigen anderer gelten.

Gerade bei *Quercus* stellen sich der Ableitung der reicher gegliederten Blätter vom ungegliederten, d. h. ganzrandigen Blatte unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen. Da beim ganzrandigen Blatte (Abb. 2, Fig. 4 b) die Seitenrippen<sup>2)</sup> vor dem Blattrande stets nach

<sup>1)</sup> Für die außerordentliche Hilfsbereitschaft und das große Entgegenkommen, das mir bei dieser Gelegenheit Herr Prof. Dr. W. Gothan bewies, bin ich ihm zu größtem Danke verpflichtet, ebenso seinem Assistenten, Herrn Dr. Hartung.

<sup>2)</sup> Die hier angewendete Terminologie ist folgende:

Mittelrippe — *costa mediana* — das Stelenbündel, das vom Blattstiel zur Blattspitze durchgeht.

Seitenrippen — *costae (laterales)* — von der Mittelrippe zum Blattrande verlaufende Sekundärnerven.

Tertiärnerven — *nervi tertiarü* — Abzweigungen der Seitenrippen, fast immer in Sekundärzähnen endigend.

Sinual- oder Interkalarnerven — *nervi sinuales* oder *intercalares* —



der Spitze zu umbogend sind, wird jede einzelne von ihnen etwas S-förmig gekrümmt, und nicht eine berührt den Rand; nur die Mittelrippe erreicht diesen in der Blattspitze. Das Hauptnervensystem eines solchen Blattes ist also ganz einseitig auf die Spitzenrichtung eingestellt. Daß aber ein solches Blatt überhaupt Seitenrippen von ursprünglich anderer Richtung besitzt als die der Hauptrippe, zeigt, daß ein einfacherer Zustand, in dem Mittelrippe und Seitenrippen sich gleichsinnig, aber unter Beibehaltung der einmal eingeschlagenen Richtung, entwickeln, als Voraussetzung dieses spezialisierten Blatttyps existiert haben bzw. noch existieren muß. Dieser Zustand wäre ein solcher, bei dem die Seitenrippen in ganz derselben Weise wie die Mittelrippe im Blattrande enden. Da die Seitenrippen nichts anders sind, als aus dem medianen Stelenbündel nach der Seite abbiegende Einzelstelen, ist jede einzelne von ihnen — abgesehen von der Richtung — durchaus homolog der schließlich in der Blattspitze endigenden Stele. Das primär ganzrandige Blatt dürfte entweder keine Mittelrippe oder aber keine Blattspitze besitzen, beides Voraussetzungen, die für das *Quercus*-blatt ausscheiden. Bei diesem, das ohne Mittelrippe nicht vorstellbar ist, müssen also im einfachsten Falle die Seitenrippen ebenfalls derart im Blattrande geendigt haben, daß hier Bildungen entstanden, deren Bau ganz dem der Blattspitze entspricht, d. h., das ursprüngliche Eichenblatt muß Randzähne besitzen, die, von ihrer Stellung abgesehen, der Blattspitze homolog sind. Ein solches, sowohl in der Längsrichtung wie der Querrichtung gleichsinnig organisiertes Blatt müßte demnach eine  $\pm$  elliptische Form besitzen und am Rande gleichmäßig gezähnt sein.

Erst die einseitige Förderung des Blattspitzenwachstums würde die Seitenrippen, indem sie schließlich dem Zuge der Hauptstete erliegen, in die Spitzenrichtung einbeziehen und damit über Zwischenstufen, bei denen die Randzähne, im allgemeinen von der Blattspitze zur Basis fortschreitend, immer flacher werden, endlich ein ganzrandiges Blatt erzeugen, das im Wesentlichen nichts anderes ist, als eine stark vergrößerte Blattspitze. Umgekehrt würde die Förderung der Seitenrippen eine Verlängerung der Zähne, Vertiefung der Zwischenbuchten, schließlich einen  $\pm$  fiederschnittigen Blatttyp hervorbringen. Die Annahme des ganzrandigen Blattes als Ausgangsform müßte zur Hypothese greifen, daß die bereits in das Wachstum der Spitzenregion einbezogenen Seitenrippen plötzlich wieder auf ihre ursprüngliche Richtung „sich besönnen“, d. h., zu den zwei Richtungen der zu Seitenrippen werdenden Stelen, die die hier vertretene Auffassung ergibt,

---

solche von der Mittelrippe ausgehende Nerven, die im Raume zwischen den echten Seitenrippen nach den Randbuchten verlaufen und, auch bei ganzrandigen Blättern, stets schwächer und kürzer als die Seitenrippen sind.

Zwischennerven — *nervuli (interferentes)* —, die das Flächennetz zwischen den Seitenrippen bildenden, niemals frei endigenden  $\pm$  feinen und kurzen Nerven.

zur ursprünglichen Richtung im medianen Bündel und der Seitenrichtung, würden zwei weitere erforderlich — erneute Spitzenrichtung und nochmalige Seitenrichtung.

Der hier postulierte Ausgangstyp des Eichenblattes unterliegt also einer doppelten Zugspannung, der der Längsrichtung und der der Querrichtung. Daraus ergibt sich für die Seitenrippen ohne weiteres eine Schrägstellung als Resultante. Weil aber die vorwärts gerichtete Zugspannung besonders am Blattrande wirksam sein muß, infolge des Längenwachstums des Blattes, müssen die Randzähne in der Richtung der Blattspitze sich umbiegen, so daß das ursprüngliche Eichenblatt einen aus lauter aneinandergereihten S-Bögen gebildeten Rand besitzen muß (Abb. 2, fig. 1a). Seine Zwischennerven müssen einfach und unverzweigt sein, und ihr Verhältnis zu den Seitenrippen muß das gleiche sein, wie das der letzteren zur Mittelrippe; diejenigen Zwischennerven, die auf die Blattfläche ausgehen, müssen sich so miteinander treffen, daß ein leitersprossenähnliches System entsteht, während sie im Raume des Blattzahnes oder der Blattspitze unter Schlingenbildung in die Richtung der Seitenrippe bzw. Mittelrippe einbezogen werden. Da aber, um mit einem so einfachen Fiedersystem der Nerven die Blattfläche gleichmäßig zu versorgen, die Seitenrippen und Zwischennerven relativ eng gestellt sein müssen, muß der Ausgangstyp eine relativ hohe Seitenrippenzahl besessen haben. Daß für einen Blattp, dessen primäres Stelenbündel nicht im Fiederrhythmus, sondern z. B. im palmaten, sich aufteilt, andere Urformen vorauszusetzen sind, ist einleuchtend, so daß es kaum möglich ist, das Dikotylenblatt auf einen einzigen Ausgangstyp zurückzuführen.

Tatsächlich lassen sich bei den rezenten Vertretern nicht nur des Kupuliferenstammes insgesamt, sondern auch der Gattung *Quercus* im engsten Sinne, noch alle Entwicklungsstufen von den primitiven bis zu den ganz abgeleiteten Blattformen aufzeigen. Die ursprüngliche Stufe deckt sich fast vollkommen mit dem *Castaneablatt*, wird daher im folgenden kurz als *Castaneatyp* bezeichnet. Das Zwischennervensystem der rezenten *Castaneawarten* ist allerdings im allgemeinen progressiv weiter entwickelt, dagegen treffen bei *Quercus pontica* K. Koch, einer Art der Bergwälder Lazistans und des westlichen Kaukasiens, alle Voraussetzungen zu, um deren Blatt als Grundplan der übrigen in den Gattungen vertretenen Typen zu betrachten, womit natürlich keine unmittelbare phylogenetische Beziehung behauptet werden soll.

Das Blatt der *Q. pontica* (Abb. 1) sieht einem breiten *Castaneablatt* verblüffend ähnlich. Seine Spitze (Abb. 2, Fig. 1a) ist gewöhnlich noch ganz einfach, da weder die obersten Seitenrippen, noch die Mittelrippe Zwischennerven abzweigen. Bei sehr großen Blättern — diese können über 20 cm lang werden — können jedoch bereits Blattspitzen mit solchen Sekundärnerven vorkommen, denen kein Zahn entspricht (Abb. 2, Fig. 1b); diese sind in Richtung der Blattspitze umbogen. Es läßt sich bei ihnen sonst kein Unterschied, weder gegenüber den obersten Seitennerven, noch gegenüber den Zwischennerven,



feststellen, ein Beweis dafür, daß alle Nervenarten dieses Blattes ursprünglich homologe Einzelstelen resp. Stelenbündel sind. Die primären Randzähne, deren das Blatt im Durchschnitt 16—25 besitzt, sind gänzlich der Blattspitze gleich gebaut (Abb. 2, Fig. 2); auch hier sind die im Zahnräume abgezweigten Zwischennerven unter Schlingenbildung nach vorn umgebogen, dagegen die der Blattoberfläche unter sich parallel als Leitersystem entwickelt. Bei großen Blättern gehen auch Tertiärnerven nach dem Blattrande aus, dabei — eine für die Gattung wichtige Erscheinung — deutlich gegenüber dem Hauptzahn verkleinerte und eingerückte Sekundärzähne erzeugend, von ganz gleichem Bau wie der zugeordnete Primärzahn (Abb. 1, Fig. 2 u. 3). Auch das Zwischennervensystem zweiter Ordnung, zwischen Tertiärnerv und Seitenrippe, ist ganz entsprechend ausgebildet.

Bei der zum reicher gegliederten Blatte fortschreitenden Reihe zeigt sich zuerst ein Auseinanderrücken der Seitenrippen unter gleichzeitiger Abstumpfung, oft regelrechter Abrundung der Zähne (Abb. 2, Fig. 3 a). Damit kann das leiterförmige Zwischennetz den erhöhten Ansprüchen der Blattoberfläche nicht mehr genügen, Anastomosen der Zwischennerven, bereits gelegentlich bei *Q. pontica* an großen Blättern, aber stets unvollkommen, eintretend, werden die Regel. Eine noch stärkere Förderung des Wachstums der Seitenrippen führt zu Vertiefungen der Buchten und zur Streckung der anastomosierten Teilstrecken des Zwischennervennetzes — Sinualnerven werden deutlich (Abb. 2, Fig. 4 a); der echte *Quercustyp* wird sichtbar. Mit fortschreitender Streckung der Seitenlappen nimmt fast regelmäßig die Zahl der Seitenrippen ab, wahrscheinlich, weil die Förderung des Breitenwachstums nicht durch eine mengenmäßige Steigerung der Aufbaustoffe des Blattes verursacht ist, diese sich daher auf ein komplizierteres Bauwerk verteilen müssen. Auch bringt diese Förderung der Seitenlappen immer reichlicher Raum zur Entwicklung von Tertiärnerven mit sich, weshalb die am tiefsten eingeschnittenen Blätter am häufigsten Sekundärzähne ausbilden; ihr Zwischennervensystem zweiter Ordnung kompliziert sich gleichsinnig dem erster Ordnung.

Die Reduktionsreihe vom *Castaneatyp* zum ganzrandigen Blatte beginnt meistens mit der Vergrößerung der Blattspitze, womit immer mehr Seitenrippen in die Spitzenrichtung einbezogen werden (Abb. 2, Fig. 3 b); die Randzähne werden flacher, ihre S-Form streckt sich, schließlich verschwinden sie. Sind alle Seitenrippen der Spitzenrichtung unterlegen, wird das Blatt schließlich zu einer einzigen Blattspitze, — der ganzrandige *Persecatyp* ist erreicht (Abb. 2, Fig. 4 b). Da dieser Vorgang ebenfalls häufig von einem Auseinanderrücken der Seitenrippen bei gleichzeitiger Abnahme ihrer Zahl begleitet ist, kompliziert sich das Zwischennervensystem in gleicher Weise wie beim *Quercustyp*, indem auch Interkalarnerven, dort Sinualnerven genannt, entstehen können. Es scheinen auch Fälle vorzukommen, wo die Randspannung zuerst an der Blattbasis wirksam wird, so daß die Reduktion

der Randzähne von unten nach oben fortschreitet. Als seltene Ausnahme — offenbar infolge einer, oft erblichen, Steuerungsstörung des dynamischen Gleichgewichts — können die Seitenrippen unabhängig voneinander ihren Richtungsimpuls ändern, so daß regellos ganzrandige Partien mit gelappten abwechseln. Derartige schon seit langem als monströs bezeichnete „Verlustmutationen“ kommen gelegentlich sogar bei dem extremen *Quercustyp* vor, so bei *Q. Robur* L.; ihre geringe Lebensfähigkeit scheint darauf hinzuweisen, daß diese extrem gegliederten Blätter bereits an der Grenze ihrer formalen Leistungsfähigkeit stehen und bei geringer Störung ihres enzymatischen Gleichgewichtes ganz aus der Form geraten.

Es würde zu weit führen, die wichtige Frage, ob das primitive *Quercus*blatt immergrün oder sommergrün war, ebenso ausführlich zu erörtern. Man ist im allgemeinen der Ansicht, daß die Gattung ursprünglich immergrünes Laub besessen habe, weil ein Teil unserer heimischen Eichen das Laub den Winter über im vertrockneten Zustande festhält. Indes stehen im Gewächshaus gezogene sommergrüne Eichen niemals ganz kahl, sondern treiben in bestimmten Abständen wieder aus, während die ältesten Blätter allmählich absterben und abfallen. Auch ist die Progressionsreihe *Castaneatyp-Quercustyp* mit einem derblederigen immergrünen Blatt kaum in Einklang zu bringen; infolgedessen sehen wir bei den lebenden immergrünen Eichen nur die Reduktionsreihe *Castaneatyp-Perseatyp*. Weil andererseits der primitive *Castaneatyp* in jeder Hinsicht der Ausdruck einer unbeschränkten Wasserversorgung ist — nicht etwa einer übermäßigen —, ist es wahrscheinlich, daß das primitive Eichenblatt weder eigentlich sommergrün noch immergrün war, vielmehr je nach Klimaverhältnissen und damit dem Vegetationsrhythmus seine Dauer änderte, schwerlich aber die eines Jahres überschritt. Da die meisten der heutigen sommergrünen Eichen in Wirklichkeit gar nicht so eng an den Herbstlaubfall gebunden sind, haben sie das ursprüngliche Verhalten relativ gut bewahrt. Die streng einjährigen, also wintergrünen, sind ebenso spezialisiert wie die immergrünen, und ebenso sind die streng sommergrünen Eichen abgeleitet. Die Erwerbung dieser Spezialisierungen hat gewisse Formeneigenheiten auch des *Castaneatyps* zustandegebracht, z. B. die Dornenspitzenzählung der immergrünen, xerotisch erstarrten Blätter bei *Q. Ilex* L., *Q. coccifera* L.

Das Artbild der Eichen kommt nun dadurch zustande — wir berücksichtigen nur das Blatt — daß diese mehr oder weniger weit vom Ausgangspunkt sich entfernten und die erreichte Stufe erblich fixierten. Weitere Arteigenschaften können sich ausdrücken in Blattgröße, -farbe, -behaarung, Länge des Stieles und dessen Form, und eventuellen Bildungen kutikulärer Natur, wie Wachsausscheidungen, Epidermisverdickungen usw. Da innerhalb der einzelnen Untergattungen fruchtbare Bastardkombinationen zwischen fast allen Arten möglich erscheinen, wobei selbst so extreme Formen wie *Castaneatyp* und kompliziertester *Quercustyp* vereinigt werden können — der Botanische



Garten Berlin-Dahlem besitzt eine ganze Serie der Kombination *Q. pontica*  $\times$  *Robur* — ist es oft sehr schwer, scharfe Artgrenzen zu ziehen. Die Bastardierung in der Gattung *Quercus* ist kaum weniger bedeutend als die in der darob so unbeliebten Gattung *Salix*.

Es ist mir kein einziger Fall bekannt, wo fossile Eichenblätter über andere Eigenschaften als Größe, Umriß, Randbildung, Nervatur, Textur und Stiellänge etwas ausgesagt hätten. Gerade die Behaarung, deren Typen bei den rezenten Arten taxonomisch sehr wichtig sind, entzieht sich bei ihnen der Feststellung, so daß wir uns fast gänzlich auf formale Eigenschaften beschränkt sehen. Die hier erörterte Ableitung des *Quercustyps* umreißt jedoch die Brauchbarkeit dieser Merkmale, indem sie zwar gelegentlich die Unzulänglichkeit aller Bestimmungsversuche überhaupt erweist, andererseits aber auch da noch Sicherheit geben kann, wo andere Kriterien versagen.

Wie der Begriff *Castaneatyp* schon ausdrückt, ist es z. B. kaum immer möglich, fossile Blätter dieses Typs mit Gewißheit einer Gattung zuzuweisen. Bei den Kupuliferen ist er fast in sämtlichen Gattungen noch vertreten, aber auch bei *Carpinus*, *Ulmus*, *Planera*, *Sorbus*, *Rhamnus*, *Acer*, um nur einige zu nennen, begegnet man ihm noch in so annäherndem Zustande, daß die entsprechenden Blätter im fossilen Zustande zuweilen Zweifel erwecken könnten. Praktisch liegt jedoch die Entscheidung meist nur zwischen *Castanea* und *Quercus*, und es muß offen zugegeben werden, daß hier eine sichere Bestimmung oft genug einfach unmöglich ist. Nur selten können äußere Umstände hier helfen; es sei beispielsweise auf die von Heer (16) abgebildete *Castanea Kubinyi*, einen nur mit zwei kompletten Zähnen versehenen Blattfetzen hingewiesen, deren von Heer auf Pilzschäden zurückgeführte Blattflecken mit größter Wahrscheinlichkeit Gallen, der nur auf Eichen bekannten Gattung *Neuroterus* sind, so daß diese „Kastanie“ vermutlich eine Eiche war. Man könnte allenfalls den Versuch machen, variationsstatistisch vorzugehen, wenn reichliches Material einer Fundstelle vorliegt, da die *Quercus*blätter meist zur Breite, die *Castaneablätter* mehr zur Lanzettform tendieren; aber auch rezente Eichen, z. B. *Q. Brantii* Lindl., *Q. Afares* Pomel, *Q. castaneifolia* C.A.M. besitzen lanzettliche *Castaneablätter*. Bereits von Ettingshausen (2) zog eine ganze Anzahl als *Fagus* und *Quercus* beschriebener Blätter zu *Castanea atavia* Ung., aus dem verständlichen Grunde, weil durchgreifende Unterschiede einfach nicht existieren. Aber diese Ungersche Art ist selbst höchst zweifelhaft, da seine abgebildeten Originale (28) wenigstens teilweise, besonders das kleinste Blatt, wegen der breitaufgesetzten gotisch geschweiften Spitze deutlich zum *Perseatyp* neigen, was bei *Castanea* schwerlich vorkommt, dagegen häufig bei *Quercus*, besonders der Sektion *Gallifera*. Beim *Castaneatyp* fehlen also vorläufig allgemeine Kriterien zur Bestimmung der Gattungszugehörigkeit, und die Paläobotanik muß sich wohl oft mit einem *nescio* begnügen.

Nicht besser steht es mit den fossilen „Eichen“ vom *Perseatyp*. Während im vorigen Falle die Unterscheidung meist nur zwischen

Kupuliferengattungen schwankt, sind Blätter vom *Perseatyp* weiter verbreitet. Wir treffen sie noch bei Laurazeen, Myrikazeen, bei *Ficus*, Myrthazeen, Rubiazeen und zahlreichen anderen tropischen und subtropischen Familien. Selbst die einzelnen Fiederblättchen von Leguminosen oder Sapindazeen sind oft nach diesem Typ gebaut, und nicht immer ist den fossilen Abdrücken die Fiederblättchennatur anzusehen; so vermutete bereits Unger (29) selbst eine solche bei seiner *Q. urophylla*, und mir scheint das sogar Gewißheit, da derartig regelmäßig gekrümmte Blätter der Gattung fremd sind. Die übergroße Mehrzahl solcher „Eichen“ vom *Perseatyp* ist also nicht einmal in ihrer Familienzugehörigkeit sicherzustellen, weshalb ich Arten wie *Q. elaeagnifolia*, *Q. Heerii*, *Q. neriifolia* Heer (6), *Q. elaeagnifolia*, *Q. elliptica*, *Q. Palaeophellos* Sap. (25), *Q. microphylla*, *Q. similis*, *Q. ovalis*, *Q. integrifolia* Goepf. (4), um aufs Geratewohl einige aus der Fülle herauszugreifen, sehr skeptisch gegenüberstehe.

Nur in solchen Fällen, wo das Material der Fundstelle genügend Übergangsformen zum *Castaneatyp* oder primitiven *Quercustyp* bietet, Übergangsformen, die oft genug, ebenso wie die Endtypen, als verschiedene „Arten“ beschrieben wurden, kann die Zugehörigkeit des *Perseatyps* zur Gattung *Quercus* begründet werden. Einen besonders bezeichnenden Fall dieser Art bilden die von Unger (33) aufgestellten „*Ilex*“-Arten *I. sphenophylla*, *I. cyclophylla* und *I. neogena*, die so vollkommen jene Reihe von einem spezialisierten *Castaneatyp* zum *Perseatyp* zeigen, wie sie ganz identisch die rezente *Q. coccifera* L. des Mittelmeergebietes widerspiegelt, daß kein Zweifel an ihrer Identität mit dieser Art aufkommen kann; selbst Einzelheiten, wie die Versenkung der Nerven in das Mesophyll, ergeben sich aus Ungers Abbildung, da sie das Adernetz nur entsprechend unvollkommen wiedergibt. Im gleichen „Sylloge“ (34) bildet Unger mehrere Eichen von Radoboj ab, wo auch die eben genannten „*Ilex*“-Arten gefunden wurden, *Q. nimrodica*, *Q. mediterranea*, *Q. Cyri*, *Q. myrtilloides*; diese umfassen ebenfalls verschiedene Stufen von einem spezialisierten *Castaneatyp* bis zum *Perseatyp*, wie sie ganz identisch bei der ebenfalls mediterranen *Q. Ilex* L. vorkommen. Da *Q. Ilex* L. im größten Teile ihres heutigen Areales mit *Q. coccifera* L. gemeinsam auftritt, liegt es nahe, diese vier Ungerschen Eichen mit ihr zu identifizieren, weil nicht nur formale, sondern auch pflanzengeographische Gründe dafür sprechen.

Die erste Stufe auf dem Wege zum extremen *Quercustyp* geht von einer Rundung der Randzähne aus, wodurch der Blattrand eine regelmäßige, in sich bogig gekrümmte Wellenlinie bildet. Erscheinen an einem solchen Blatte Sekundärzähne, so müssen sie in Größe und Stellung gegenüber den Primärzähnen zurücktreten. Daher schalten ohne weiteres alle jene fossilen „Eichen“ aus der Gattung aus, deren Primär- und Sekundärzähne resp. -lappen weder in Größe noch Stellung voneinander verschieden sind, die also einen ganz regelmäßig gebildeten Blattrand haben, obgleich dieser aus Primär- und Sekundärbögen — oft sogar Tertiärbögen — zusammengesetzt ist. Um nur einige des-



halb aus *Quercus* zu eliminierende Fossilien zu zitieren, seien genannt *Q. Orionis* Heer (7), *Q. Chamissonii* (10), *Q. platania* (11), *Q. Laharpaii* (12), *Q. Olafseni* (13), *Q. Lyellii* (14), *Q. Steenstrupiana* (15), alles Arten Heers, *Q. euryphylla*, *Q. westfalica*, *Q. castanoides*, *Q. sphenobasis* Hos. et v. d. Marck (17), *Q. Loozi*, *Q. diplodon*, *Q. odontophylla* Sap et Mar. (26), *Q. ovata*, *Q. serraefolia*, *Q. attenuata*, *Q. acuminata*, *Q. venosa* Goepp. (5), *Q. lonchitis* Laur. (18), *Q. Gmelini* A. Br. (30) usw.; die Liste ließe sich noch beträchtlich verlängern. Viele dieser vermeintlichen Eichen zeigen so eigentümliche Nervaturverhältnisse, daß sie überhaupt keine Beziehung zum echten *Castaneatyp* besitzen. Entweder werden bei ihnen die Sekundärzähne von Abzweigungen der Zwischennerven versorgt, wie bei *Q. Steenstrupiana* Heer (9), oder die Randzählung ist einem Blatt mit bogiger Schlingenbildung der Seitenrippen aufgesetzt, also dem *Perseatyp*, so bei *Q. diplodon* (27), oder einzelne Zähne, ohne Rücksicht auf ihren primären oder sekundären Charakter, sind regellos vergrößert (31); in letzterem Falle vermutete bereits Unger (32) Verwandtschaft mit *Nyssa*.

Bei *Quercus* ist mit zunehmender Förderung der Seitenlappen auch ein vermehrtes Auftreten von Sekundärzähnen verbunden. Darum erscheinen sehr tief gelappte fossile „Eichen“ verdächtig, wenn ihre Abschnitte ganzrandig sind. Indes schließen sich auch bei rezenten Eichen gelegentlich an den reichgegliederten *Quercustyp* Reduktionsformen an, die durch Unterdrückung der Sekundärzähne eine erneute Vereinfachung anstreben. Da aber diese Reduktion einen auffälligen Symmetrieverlust mit sich bringt, weil die Ausgangsformen bereits beträchtlich unsymmetrische Blattformen besitzen, was nur notdürftig durch die reichliche und regelmäßige Anordnung der Sekundärzähne verdeckt wird, mit deren Verlust aber offen zutage tritt, die fossilen „Eichen“ dieser tiefen, aber ganzrandigen Lappung jedoch streng symmetrisch gebaut sind, wie es bei keiner rezenten Art der Fall ist, müssen diese ebenfalls aus der Gattung verwiesen werden. Hierher gehören z. B. *Q. subfalcata* Friedr. (3), *Q. cruciata*, *Q. Buchii*, *Q. ilicoides* Heer (8), *Q. subfalcata* Laur. (19). Auf diese und einige zweifelhafte Funde vom *Perseatyp* gründete sich die Annahme, daß im europäischen Tertiär amerikanische Eichen existiert hätten. Ihre Eliminierung führt dazu, daß der beträchtliche Gegensatz zwischen den Eichen der Alten und der Neuen Welt, wie er uns heute entgegentritt, auch in der Vergangenheit bestanden haben muß.

Nur kurz sei darauf eingegangen, daß es mir möglich erscheint, auch die Rolle der Bastardierung bei fossilen Funden aufzudecken. Laurent und Marty (20) bilden eine Reihe pliozäner Eichenblätter von Reuver ab, die sie als *Q. roburoides* Bér. zusammenfassen und nach Vergleich einiger Blätter rezenter Arten als nächstverwandt mit der ostasiatischen *Q. mongolica* Fisch. erklären. Dieses Verfahren ist deshalb zu Fehlschlüssen verurteilt, weil zur Beurteilung eines so reichen Fundes nicht einzelne Blätter, sondern die ganze Formenbreite der zum Vergleich herangezogenen rezenten Arten in Betracht

zu ziehen ist. Geht man mit deren Kenntniss an die Abbildungen der beiden Autoren heran, so schälen sich zwei grundverschiedene Typen heraus, einer (21), der sich gänzlich mit der heute südwestmediterranean *Q. canariensis* W. (= *Q. Mirbeckii* Dur.) deckt und durch die hohe Zahl der eng gestellten Seitenrippen, 12—15, und den Mangel an Sinualnerven, dazu ziemliche Blattgröße, auszeichnet, und einer, der kleinere Blätter mit groben runden, wenigen Lappen, wenig stark divergierende Seitenrippen und gut entwickelte Sinualnerven aufweist (22), daher nicht von manchen Formen unserer allbekannten Stieleiche, *Q. Robur* L., unterschieden werden kann. Ein dritter Typ ähnelt unserer Steineiche, *Q. petraea* (Matt.) Liebl. (= *Q. sessiliflora* Sal.). könnte aber ebensogut zu den Zwischenformen zwischen den beiden eben genannten Arten gehören, die die beiden Autoren reichlich abbilden, und die in Reuver offensichtlich sehr häufig waren (23). Anscheinend liegen in Reuver die Dokumente von Verhältnissen vor, wie sie heute im nördlichsten Verbreitungsgebiet der *Q. canariensis* W., in Katalonien, ganz ähnlich herrschen, wo diese Art in reiner Form bereits so selten ist, daß ihre Bastarde mit *Q. Robur* L., die hier ihre Südgrenze erreicht, und mehreren anderen, in Reuver nicht vertretenen, Arten bereits überwiegen. Offensichtlich lag Reuver zur Zeit, als seine pliozänen Ablagerungen entstanden, an der damaligen Nordgrenze des Areals der *Q. canariensis* W., daher ihre Bereitwilligkeit zur Kreuzung mit der klimatisch begünstigten *Q. Robur* L.

Es scheiden also bei dem hier eingeschlagenen Verfahren einer Typologie des Eichenblattes sehr zahlreiche fossile Funde Europas und der angrenzenden Arktis aus der Gattung aus, nach nur provisorischer Schätzung über 50% aller bisher als Eichen beschriebenen Arten, sei es, daß ihre Gattungszugehörigkeit problematisch bleiben muß, wie bei vielen Blättern vom *Castanea*- und *Perseatyp*, sei es, weil es erweisbar ist, daß sie nicht zur Gattung gehören. Andererseits sind viele „Arten“ nur Einzelblätter polymorpher oder heterophyller Typen und sollten daher zu wenigen Arten zusammengezogen werden. Eine Revision im Einzelnen würde allerdings äußerst zeitraubend sein, nicht zuletzt deshalb, weil die verschiedenen Autoren unter gleichem Namen oft ganz verschiedene, nur oberflächlich sich ähnelnde Typen auführen.

Das Bild, das sich bisher nach dieser mehr allgemeinen und querschnittartigen Revision bietet, weicht nicht unbeträchtlich von der bisherigen Vorstellung ab. Amerikanische Kupuliferen waren früher in Europa ebensowenig einheimisch wie heute, sind auch in Grönland nicht sicher nachweisbar. Immergrüne, tropische Arten, etwa solche der Gattung *Pasania* oder *Castanopsis* (35), sind nur wenige aufgetreten, z. B. *Q. furcinervis* Roßm.; zu mittelamerikanischen rezenten Eichen stehen sie nicht in näherer Beziehung, und ihre Rolle war niemals so bedeutend, wie sie noch jetzt in Südostasien ist. Es wird damit die relative Selbständigkeit der europäischen Tertiärflora erneut unterstrichen, trotz gewiß enger Beziehungen zu der Ostasiens. Schon



in der Kreide Grönlands und Spitzbergens treten die ersten laubwerfenden Eichen auf, zuerst noch vom *Castaneatyp*, bald aber mit deutlichen Übergängen zum primitiven *Quercustyp*. Einige xerotische, immergrüne Arten erscheinen im Eozän Europas. Dicht auf folgen diesen laubwerfende Arten, wie die ersten der Arktis auch vom *Castaneatyp*, die einigen rezenten Ostasiaten und der *Q. pontica* K. Koch zum mindesten sehr nahestehen. Allmählich tritt dieser Typ immer mehr zurück, der *Quercustyp* differenziert sich immer stärker, und schließlich, im Pliozän, ist er in ganz moderner Form entwickelt. Es sei hinzugefügt, daß das fossile Material anscheinend nicht erlaubt, direkt zusammenhängende phylogenetische Reihen aufzustellen, sondern nur solche entweder ganz ausgestorbene oder noch jetzt lebende Arten zu enthalten scheint, die eine gegenseitige Ableitung nicht erlauben. Bildlich gesprochen rücken damit alle, rezenten wie fossile, Arten auf die äußersten Verzweigungen des Stammbaums und lassen diesen nach wie vor nur hypothetisch erscheinen.

#### Literatur:

1. Brenner, W.: Klima und Blatt bei der Gattung *Quercus*. — Flora, Jahrg. 1902, 114 ff.
2. Ettingshausen C. v.: Über *Castanea vesca* und ihre vorweltl. Stammart. — Sitzb. Ak. Wiss. Wien LXV (1877) 155—161.
3. Friedrich: Abh. Geol. Landesanst. IV (1883) t. IX, f. 4, 5.
4. Goepfert, H. R.: D. tert. Fl. v. Schosnitz in Schlesien (1855) 13, 14 t. VI. — 5. Derselbe, l. c., 17, t. V, f. 3, 6, 7, 8.
6. Heer, O.: Fl. tert. helv. II (1855) t. LXXIV, LXXV, f. 1, 2. — 7. Ders., l. c., t. CLI, f. 16. — 8. Ders., l. c., t. LXXVII, f. 10—16; t. CLI, f. 25.
9. Heer, O.: Fl. foss. arct. I (1868) t. XLVI, f. 8 b. — 10. Ders., l. c., II (1871), t. VI, f. 7, 8. — 11. Ders., l. c., t. XII, f. 5, 6 a; t. XLVI, f. 5. — 12. Ders., l. c., t. XLIV, f. 10. — 13. Ders., l. c., t. XLVI, f. 2. — 14. Ders., l. c., t. XLVI, f. 3. — 15. Ders., l. c., I (1868) t. XLVI, f. 8, 9; l. c., II (1871) XLVI, f. 4. — 16. Ders., l. c., VII (1883) t. XCII, f. 4 b.
17. Hosius u. v. d. Marek: Palaeontogr., N.F. VI, 5 (1885) 160—164, t. XXVIII—XXX, f. 48—80.
18. Laurent, L.: Fl. foss. d. Schist. de Menat. Ann. Mus. d'hist. nat. Marseille XIV (1912) 83, t. VII, f. 3. — 19. Ders., l. c., t. VII, f. 1; t. VIII, f. 1.
20. Laurent, L. et Marty, P.: Fl. fol. Plioc. d. Argil. de Reuver. Med. v. Rijks Geol. Dienst, Ser. B., 1 (1923) 22—31, t. V—IX. — 21. Dies., l. c., t. V, f. 9; t. VI, f. 1. — 22. Dies., l. c., t. VI, f. 6; t. V, f. 8. — 23. Dies., l. c., t. VII, f. 3, 10; t. VIII, f. 3; t. IX, f. 1.
24. Pax, F.: *Aceraceae* in Pflanzenreich IV, 163 (1902).
25. Saporta, G. de: Etud. s. l. Vég. d. S.-E. d. l. France à l'époque tert. — Ann. sc. Nat., sér. V, Bot. XVIII (1872) 133, t. VI.
26. Saporta, G. de et Marion, A.: Rév. d. l. Fl. Heers. de Gelinden. — Mém. cour. et Mém. d. sav. étrang. XLI (1878) 35, 38, 44, t. IV—VI. — 27. Dies., l. c., t. V, f. 7.
28. Unger, F.: D. foss. Fl. v. Sotzka. Denkschr. Math.-Nat. Cl. Ak. Wiss. Wien X (1850) 164, t. X, f. 5—7. — 29. Ders., l. c., 163, t. IX, f. 9—14.
30. Unger, F.: Sylloge pl. foss. — l. c. XIX (1860) 12, t. IV, f. 1—6. — 31. Ders., l. c., (1860) t. IV, f. 5. — 32. Ders., l. c., (1860) t. IV, f. 12. — 33. Ders., Pug. 2. — l. c. XXII (1864) 12, 13, t. III, f. 1—13. — 34. Ders., l. c., XXV (1867) 68, 69; t. XXII, f. 1—6.
35. Schwarz, O.: Entwurf zu einem natürl. Syst. d. Cupuliferen u. d. Gtg. *Quercus*. — Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Berlin-Dahlem XIII (1936) 1.



Abbildung 1

Fig. 1 Blatt der *Quercus pontica* K. Koch

Fig. 2 u. 3. Teilausschnitte aus Blättern der gleichen Art mit Tertiärnerven





Fig. 1

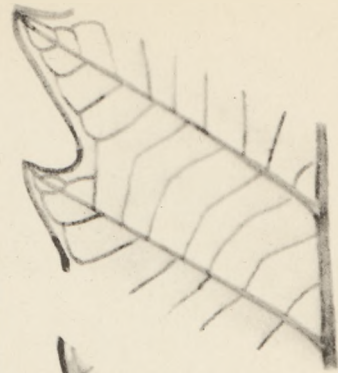


Fig. 2



Fig. 3

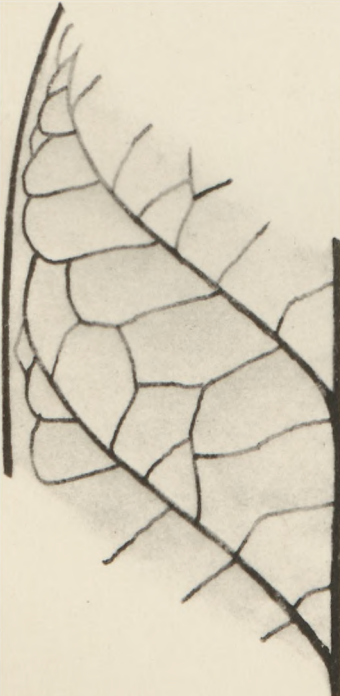
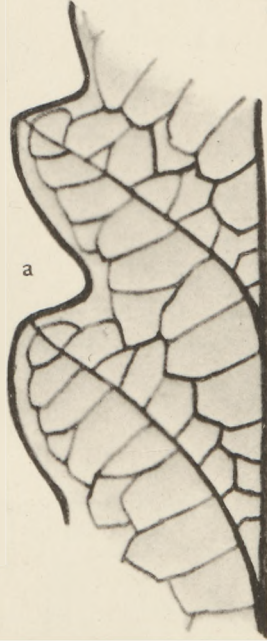


Fig. 4

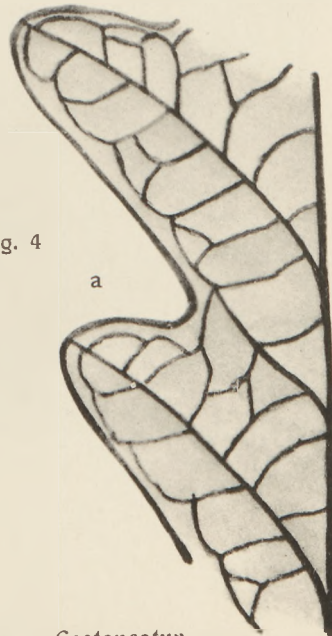


Abbildung 2. Progression vom *Castaneatyp*,  
f. 1—2 zum *Quercustyp*, f. 3a, 4a und Reduktion zum *Perseatyp* f. 3b, 4b.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Repertorium specierum novarum regni vegetabilis](#)

Jahr/Year: 1936

Band/Volume: [BH\\_86](#)

Autor(en)/Author(s): Schwarz Otto Karl Anton

Artikel/Article: [Ueber die Typologie des Eichenblattes und ihre Anwendung in der Paläobotanik 60-70](#)