Zur Entwickelungsgeschichte der Gattung Quercus.

Von

Wilh. Brenner.

Nachdem ich vor Kurzem in einer Arbeit[1]) die Beziehungen zwischen Klima und Blattform an Hand der Gattung Quercus untersucht habe, drängt es mich, die für die Entwickelungsgeschichte wichtigen Thatsachen, die sich daraus ergeben, kurz zusammenzufassen.

Es dürfte vielleicht auffallend erscheinen, dass ich mich überhaupt an eine solche Frage heranwage, ohne in der betreffenden Arbeit die fossilen Eichen erwähnt oder berücksichtigt zu haben. Dies hat aber seine bestimmten Gründe. Erstlich ist die Bestimmung der fossilen Blattreste, die ja nur in den allerseltensten Fällen durch Frucht- oder Blüthenfunde gestützt wird, oft eine so zweifelhafte, dass vorerst eine Sichtung der absolut sichern von den ungewissen Formen durchgeführt werden müsste. Worauf aber würde sich auch diese Sichtung stützen müssen? Offenbar auf die Merkmale unserer jetzt lebenden Eichen, also auf die Gestalt des Blattrandes, die relative Derbheit der Blattsubstanz und den Verlauf der Nervatur. Da ich nun aber gezeigt habe, wie unter dem Einfluss des Klimawechsels zunächst die Blattsubstanz, dann die Form und in letzter Linie auch die Nervatur verändert werden kann, so liegt es auf der Hand, warum ich an einer sicheren Bestimmung weit entlegener Vorfahren absolut zweifle. Ein und dieselbe Form kann durch Uebergehen in verschiedene Klimate zu ganz Verschiedenem werden, und bevor wir die äussersten Grenzen dieser Veränderlichkeit genau fixirt haben, wird jede Bestimmung fossiler Reste, sogar in Beziehung auf das Genus, etwas Problematisches behalten.

Suchen wir uns einmal die möglichen Veränderungen eines Eichenblattes bei einer Wanderung klar zu machen. Wir gehen von einem seicht gelappten Blatt mit craspedodromer Nervatur und weit auseinander stehenden Secundärnerven aus, also dem Typus eines nördlich-gemässigten Klimas mit geringer Transpirationsgrösse. Bei einem Uebergang in wärmere Gegenden, wo also bei gleicher Niederschlagsmenge die Transpiration gesteigert werden muss, wird die Blattsubstanz zwischen den Secundärnerven weiter hinein eine Unterbrechung er-

1) Flora 1902 H. 1 XC. Bd. pag. 114—160.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0470-4

fahren müssen, weil die schwache Nervatur an diesen Stellen keinen Ueberschuss der Saftzufuhr über den Verdunstungsverlust zu liefern vermag. Es entsteht zunächst also ein tiefer gelapptes Blatt (vgl. Culturversuche und Sonnen- und Schattenblätter desselben Baumes). Gleichzeitig, jedoch langsamer, offenbar als Reaktion des Organismus gegen die Hemmungsbildung und Wirkung der gesteigerten Wärme, verändert sich nun aber die Nervatur, und zwar in der Weise, dass die vorher nur schwachen kleinen Secundäräste, welche zu den Buchten führten, erstarken und die Rolle selbständiger Aeste übernehmen (vgl. die Standortsunterschiede und Speciesverschiedenheiten unter verschiedenem Klima). Dadurch wird die tiefe Lappung rückgängig gemacht und wir erhalten wieder ein schwach gelapptes Blatt, jedoch mit zahlreicheren secundären Nerven. Gelangt das Blatt von hier aus in feuchte, noch wärmere Gebiete, so werden die Buchten vollständig verschwinden können, so dass ein ganzrandiges Blatt mit camptodromer Nervatur resultirt, ein Zustand, der vermöge der durch ihn gegebenen grösstmöglichen Ausnutzung des Raumes bei Aufwand einer bestimmten Stoffmenge offenbar einem stabilen Gleichgewicht entspricht, der also keine Reaction des Organismus hervorruft (trop.-asiat. Eichen).

Nun wandere dieses Blatt wieder rückwärts in kältere feuchte Gegenden, so wird zunächst die geringere Transpiration infolge der noch vorhandenen starken Nervatur, hauptsächlich an den Enden der Secundäräste, ein Auswachsen des Blattrandes durch Hypertrophie hervorrufen (gezähnte Formen der feuchten Mittelgebiete), die jedoch durch die infolge der geringeren Wärme allmählich schwächer werdende Aderung wieder rückgängig gemacht werden kann.

Die zweite Entwickelungsreihe ist folgende. Das schwach gelappte craspedodromnervige Blatt gelangt in südliche trockene Gebiete. Dadurch wird eine Lappung nicht nur zwischen den secundären, sondern auch zwischen den tertiären Nerven entstehen, wie wir dies z. B. an Quercus pubescens Willd. und lobata Née. sehen. Dementsprechend reagirt der Organismus nicht allein durch stärkere Ausbildung der bisher dünnen secundären Aeste, sondern auch der schwachen tertiären Verzweigungen, um dadurch nach genügend langer Anpassung zu dem ganzrandigen Blatt mit brochidodromer Nervatur zu führen (mexicanische Eichen). Gelangt das Blatt von hier aus in feuchtere Gegenden, so werden infolge Hypertrophie die tertiären und secundären Aeste auswachsen und entweder nur das stachelspitzige oder bei genügender Herabsetzung der Transpiration durch gleichzeitige Abnahme der Wärme das fadenlappige Blatt erzeugen, dessen Rand ja eben nicht nur in

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0471-9

der Richtung der secundären, sondern auch der tertiären Aeste zu spitzen Lappen ausgezogen ist (vgl. Culturversuche von Qu. suber, Sonnen- und Schattenblätter der trockenen Mittelgebiete und Auftreten und Verbreitung der fadenlappigen Form in Amerika).

Die letztere Form wird sich jedoch nur kurze Zeit erhalten und durch allmähliche Reduction der Nervatur durch die geringere Wärme wieder seine Modellierung verlieren.

Wir könnten die Factoren der Veränderungen noch weitere Combinationen eingehen lassen, stets werden wir, vom selben Blatt ausgehend, je nach der Reihenfolge derselben zu ganz verschiedenen Resultaten gelangen können. Der Hauptgrund dieser Erscheinung ist offenbar der Umstand, dass der Verlauf des Blattrandes ein sehr rasch sich änderndes, bei gleich bleibender Nervation lediglich von den Transpirationsbedingungen abhängiges Merkmal ist, während die Aenderung der Nervatur nicht gleichzeitig, sondern erst allmählich und unter Einfluss der nicht vollkommen mit der Transpirationsänderung parallel gehenden Temperaturverschiebung stattfindet, dafür aber auch viel länger sich erhält. Statt einer thatsächlichen Wanderung der Pflanzen in nördlicher oder südlicher Richtung können wir auch an Ort und Stelle das Klima sich ändern lassen und werden auch so dieselben Erscheinungen beobachten.

Aus diesen Ueberlegungen ergibt sich nun, um eine auffallende Thatsache herauszugreifen, dass die tiefgelappten und tief fadenlappigen Formen unbeständig sind und daher erst vor relativ kurzer Zeit entstanden sein können. Hier haben wir nun offenbar das Recht, uns in den fossilen Ueberlieferungen darnach umzusehen, und was finden wir? Beide Formen sind, soviel ich in der Litteratur beobachten konnte, in älteren Schichten vollständig unbekannt. Alle fossilen Eichen, vom Pliocaen an abwärts, zeichnen sich aus durch ganzrandige oder schwach gezähnte Formen, nur im hohen Norden werden seicht gelappte Blätter häufiger. Von Blättern wie Qu. pubescens Willd., conferta Kit., rubra L., coccinea Wangh. keine Spur; denn auch die Qu. Sagoriana Ett. aus Sagor[1]) (Mioc.) und Qu. gigantum Ett. aus Tokay[2]) (etwas älter), sofern sie überhaupt zu Quercus gehören, gleichen keiner dieser Formen, einzig Qu. pseudocastanea[3]) aus Alaska erinnert in einigen

1) C. v. Ettingshausen, Die fossile Flora von Sagor in Krain. Sitzber. d. Ak. d. W. 13. Apr. 1871.

2) C. v. Ettingshausen, Beitr. z. Kenntniss der fossilen Flora v. Tokay. Sitzber. d. Ak. d. W. IX. B. 1853.

3) O. Heer, Flora arctica. III. Bd. Zürich 1868.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0472-5

Formen etwas an Qu. Toza Bosc., während sie gewöhnlich auch nur die schwache Lappung von Lusitanica Webb. oder Michauxii Nutt. zeigt. Da zudem die meist tiefer und spitzer gelappte Qu. sessiliflora Sm. erst im Diluvium erscheint, dürfen wir annehmen, dass diese tief gelappten Formen erst infolge der Zurückdrängung nach Süden durch das Eis entstanden und nach Zurückweichen desselben die wärmeren Gegenden der nördlichen Gebiete eingenommen haben, während die kälteren oder feuchteren durch einen Nachschub der unverändert gebliebenen Stammart wohl aus dem Osten wieder bevölkert wurden. Als die am weitesten nach Süden gedrängten und daher am meisten veränderten Formen wären die durch west-östliche Spaltung etwas von einander verschieden gewordenen Qu. Toza Bosc. und conferta Kit. anzuführen, als zweite Umänderung der Stammform erschiene Qu. pubescens Willd. und als dritte Qu. sessiliflora Sm., die daher auch, wo sie zusammen in einer Gegend vorkommen, die erste sehr warme, die zweite warme Standorte bevorzugen und die feuchten Niederungen Qu. pedunculata Ehrh. überlassen.

In Amerika entspräche diesen Arten hauptsächlich Qu. lobata Née. in Californien. Da das Land im neuen Erdtheil jedoch nach S. hin offen ist, konnte sich die nach Süden getriebene Urform in Concurrenz mit den bisherigen Bewohnern hier nicht erhalten (sondern nur unter dem Schutze des Gebirgswalles im Westen), und die Einwanderung nach Zurückweichen des Eises erfolgte daher auch rasch von dieser Seite, so dass die brochidodromnervigen mexicanischen Formen so zu den nordamerikanischen fadenlappigen Rubra-Formen wurden.

Eine andere Bestätigung meiner Theorie liefern die mexicanischen Eichen. Soweit dieselben bis jetzt bekannt sind, zeigen sie uns ein ausserordentlich mannigfaltiges Bild der Blattformen, vom ganzrandigen Typus aus bis zum stachelspitzigen, gezähnten, fadenlappigen und sogar schwach gelappten Blatt, stets aber verbunden mit deutlich brochidodromer Nervatur. Es wäre entschieden verfehlt, wenn man darum die entsprechenden Stammformen in den ähnlichsten Blättern anderer Gegenden, z. B. für Castanea Née. in gewissen Formen von Cerris L., für excelsa Liebm. etwa in pontica C. Koch, für segoviensis Liebm. in crispula Bl. suchen wollte. Das verbietet schon die Betrachtung ihrer Früchte, die absolut keine näheren Bezeichnungen zu diesen Eichen haben. Wir sehen hier vielmehr, wie offenbar von einer einzigen Stammgruppe aus nur infolge des Klimas die Blattform

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0473-1

alle möglichen Gestaltungen annehmen kann. Suchen wir uns nämlich das Klima von Centralamerika zu vergegenwärtigen, so finden wir, dass nicht nur die pacifische und atlantische Seite in Bezug auf Regenmenge an verschiedenen Punkten ausserordentlich differiren, sondern dieser Unterschied der Landestheile noch bedeutend gesteigert wird durch die eigenartige Gebirgsformation, die auf jeder ihrer Hochflächen ein eigenes Klima erzeugt. Wir haben es hier also offenbar mit localen Abzweigungen eines Stammes zu thun, die gerade durch das isolirte und scharf umgrenzte Vorkommen klimatischer Gegensätze Gelegenheit hatten, sich auszuprägen und neben einander zur Ausbildung zu gelangen. Eine wegen der mangelhaften und oft schwer zu controlirenden Standortsangaben allerdings nur unvollständige Vergleichung der Formen und ihrer Wohngebiete zeigte mir denn auch, dass die ganzrandigen Formen hauptsächlich die trockenen Hochflächen, die schwach fadenlappigen Arten dagegen den pacifischen und namentlich den atlantischen Gebirgsabhang bewohnen.

Ist diese Theorie richtig, so ergibt sich für die Phytopalaeontologie die vollständig umgestaltende Auffassung, dass die formenähnlichsten Blätter der Vorzeit nicht von vornherein als Stammformen jetzt lebender Arten anzusehen sind, um so weniger, je älter sie sind; dass das haltloseste Argument die Form des Blattrandes, ein etwas zuverlässigeres die Art der Nervatur und das sicherste die Art des Ansatzes der Secundärnerven am primären Ast liefert. In Beziehung auf die Vererbungsfrage ergäbe sich, dass nicht der direct hemmende oder fördernde Einfluss des Klimas es ist, der auch nach Verschwinden der klimatischen Aenderung erblich bliebe (eine Auffassung, gegen die man in der That mit Weismann das Widersinnige einer Vererbung der abgeschnittenen Schwänze von Ratten anführen könnte), sondern die selbstthätige Reaction des Organismus gegen diese Veränderung, die Stärkung resp. Schwächung der Nervatur, die erst allmählich zur Wirkung gelangt, sich viel fester setzt und daher auch nachträglich erhält.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0474-7

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 90

Autor(en)/Author(s): Brenner Wilhelm

Artikel/Article: Zur Entwickelungsgeschichte der Gattung Quercus. 466-470