

102

ÖSTERREICHISCHE
BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

Herausgegeben und redigiert von Dr. Richard R. v. Wettstein,
Professor an der k. k. Universität in Wien.

Verlag von Karl Gerolds Sohn in Wien.

LVIII. Jahrgang, N^o. 3.

Wien, März 1908.

Der Ursprung der Angiospermen.

Von E. A. N. Arber und J. Parkin (Trinity College, Cambridge).
(Mit 4 Textfiguren).

Autorisierte Übersetzung aus dem Englischen¹⁾ von Dr. Otto Porsch (Wien)²⁾.

Einleitung.

Der jüngste Aufschwung in unseren Anschauungen über die Phylogenie der Gymnospermen und besonders jene der rezenten

¹⁾ Vgl. Journ. of the Linnean Society. Botany XXXVIII, 1907.

²⁾ Die vorliegende Übersetzung findet ihre Rechtfertigung in der allgemeinen Bedeutung des darin angeschnittenen Problems. In Anlehnung an Hallier und gestützt auf die neuesten ausgewiesenen phytopaläontologischen Untersuchungen Wielands haben die beiden Autoren den Versuch gemacht, die Wurzeln des Angiospermenstammes in benettitenähnlichen Vorfahren nachzuweisen. Der Hauptwert ihrer Theorie liegt demgemäß in dem konsequenten Aufbau derselben auf streng phytopaläontologischer Grundlage. Dieser stark betonte, einseitige Standpunkt bildet die Stärke — aber auch die Schwäche der Theorie. Denn Grundbedingung für jede phylogenetische Theorie, welche den Anspruch erhebt, methodisch einwandfrei zu sein, ist und bleibt die gleichmäßige Berücksichtigung der Gesamtorganisation, wie sie sich aus den Untersuchungen der verschiedensten, auf die Frage bezüglichen Spezialdisziplinen ergibt. Diesbezüglich kann den Autoren der Vorwurf nicht erspart bleiben, nach dieser Richtung zu wenig getan zu haben. Die Arber-Parkinsche Theorie läßt die Entstehung des angiospermen Fruchtknotens, Staubblattes und Laubblatttypus unaufgeklärt; sie muß zu der vollkommen unnatürlichen Annahme greifen, daß das Gros der Monochlamydeen abgeleitet sei, und kommt dadurch in Widerspruch mit den wichtigeren Ergebnissen der neueren Gametophytenforschung der Gymnospermen und Angiospermen. (Vgl. meine Fußnote 1, pag. 93.) Weiters verzichtet sie dadurch notgedrungen von selbst auf den blütenmorphologischen Anschluß der Casuarinaceen an jüngere Gymnospermentypen. (Vgl. meine weiter unten bei der Besprechung von *Casuarina* beigefügte Fußnote.) Obgleich ich dem Gesagten zufolge die Theorie der beiden Autoren im Grunde als verfehlt betrachte, muß ich andererseits der phytopaläontologischen Durchführung derselben volle Anerkennung zollen, wenn gleich das fossile Beweismaterial meiner Ansicht nach auch in anderem Sinne verwertbar ist. Ich hoffe übrigens in nächster Zeit an anderer Stelle auf die ganze Frage ausführlicher zurückzukommen. Den Autoren und der Linnean Society in London, welche mir in lebenswürdiger Weise die Übersetzung gestatteten und die Klischees zur Verfügung stellten, sei hiemit verbindlichst gedankt. Die von den Autoren brieflich für die Übersetzung gewünschten Textänderungen und Einfügungen wurden mit „Arber und Parkin 1908“ bezeichnet.

O. Porsch.

Cycadeen gaben uns im Jahre 1903 Veranlassung zu einer Untersuchung über den Ursprung der Angiospermen. Während der letzten drei Jahre lenkten wir unser Hauptaugenmerk auf die noch lebenden Vertreter dieser Gruppe, denn es war anzunehmen, daß der Frage am besten durch Gewinnung eines möglichst umfassenden Überblicks über die verschiedenen Fruktifikationsformen derselben beizukommen sei mit der Aussicht, diejenigen unter ihnen zu bestimmen, welche mehr oder weniger ursprünglich erscheinende Charaktere aufweisen. Nach Abschluß dieses Studiums bemühten wir uns, die Richtigkeit unserer Schlußfolgerungen durch Berufung auf die von der Phytopaläontologie gebotenen Beweise zu prüfen. Das Ergebnis war, daß unsere vorher gewonnenen Anschauungen, soweit sie sich auf den Blütenbau ursprünglicher Vertreter der Gruppe bezogen, eine weitgehende Übereinstimmung mit den Tatsachen ergaben, welche die Fruktifikationen einiger gegenwärtig gut bekannter mesozoischer Pflanzenreste liefern. Diese Übereinstimmung geht so weit, daß uns die Phylogenie der Angiospermen in ihren Hauptlinien hinreichend deutlich zu sein scheint, um die Aufstellung einer brauchbaren Hypothese zur Klärung derselben zu gestatten.

Obwohl die direkten Vorfahren der Angiospermen gegenwärtig in fossilem Zustande unbekannt sind, läßt sich, wie uns scheint, diese Abstammungslinie jetzt bis zum großen Formenkreis der mesozoischen Cycadophyten und zu einer mit den Bennettiten nahe verwandten hypothetischen Pflanzengruppe zurückverfolgen. Es scheinen gute Gründe vorhanden, die Cycadophyten selbst mit den farnähnlichen Spermophyten oder Pteridospermen der paläozoischen Periode in Verbindung zu bringen, und so können die Angiospermen nach unserer Hypothese schließlich von einem vorläufig noch unbekanntem farnähnlichen Vorfahren abgeleitet werden, der in einer sehr frühen geologischen Periode lebte.

In dieser Beziehung hat uns das Erscheinen von Wielands ausführlicher Darstellung der „American Fossil Cycads“ mit Daten über die mesozoischen Cycadophyten bekannt gemacht, wie wir sie bis heute noch nicht besaßen, und wir sind dem Autor dieses prächtigen Werkes für das uns zur Verfügung gestellte Material zu großem Dank verpflichtet.

Wir waren uns von allem Anfang an darüber klar, daß das, was wir das Problem der Abstammung der Angiospermen nennen, eigentlich eine Summe von Problemen ist. Außer der Entwicklung der Blüte sind der schwierige Belaubungstypus der Angiospermen und noch viele andere auf diese Gruppe bezügliche Fragen klarzustellen. Zur Zeit, als wir mit dem Studium dieses Gegenstandes begannen, konnte man kaum sagen, daß ein Schlüssel zur Lösung der Rätsel dieser geheimnisvollen Frage vorhanden war. Indem wir diesen, nämlich die erste ausgearbeitete Hypothese über die Phylogenie des Angiospermenstammes, vorlegen, sind wir uns dessen wohl bewußt, daß viele der Hauptpunkte unserer Beweis-

führung nicht neu sind. Andere Autoren, in erster Linie Hallier, haben schon auf Argumente und Tatsachen hingewiesen, von denen wir bei diesem Versuch einer Ausgestaltung unserer Theorie freien Gebrauch gemacht haben.

Bei dem großen Umfang dieser Frage ist die vorläufige Mitteilung als ein kurzes Resumé einer Erörterung zu betrachten, die wir an anderer Stelle vollständiger auszuführen hoffen. Gegenwärtig haben wir uns nur mit der Feststellung der Hauptpunkte, sowohl des Problems als seiner Lösung unter kurzer Beweisführung zugunsten unserer Auffassung begnügt.

Wir benützen diese Gelegenheit, um Herrn Dr. D. H. Scott für vielfache Anregung während der letzten drei Jahre und für das Interesse, das er dem Gedeihen unserer Arbeit entgegenbrachte, unserer aufrichtigsten Dankbarkeit zu versichern.

Historisches.

Die große Pflanzengruppe, welche man allgemein als „Blütenpflanzen“ bezeichnet, unterscheidet sich so augenfällig von den übrigen Vertretern des Pflanzenreiches, daß man dieselbe verhältnismäßig früh in der Geschichte der Botanik als eigene Gruppe erkannte und lange Zeit die Aufmerksamkeit ausschließlich auf sie konzentrierte.

Die Staubblätter und Fruchtblätter wurden bald mit den männlichen, beziehungsweise weiblichen Organen identifiziert und gegen Ende des 17. Jahrhunderts hatte Camerarius gezeigt, daß die Vermehrung durch Samen von dem männlichen Element, dem Pollen, abhängt, welcher den empfängnisfähigen Teil des weiblichen Organs, die Narbe, erreicht; allerdings blieb noch viele Jahre später das, was sich bei dem Befruchtungsvorgang abspielt, bloße Mutmaßung. Diese Begründung der Sexualtheorie der Vermehrung der Blütenpflanzen führte zu der von Brogniart im Jahre 1843 vorgenommenen Einteilung des Pflanzenreiches in zwei große Gruppen, die Phanerogamen und Kryptogamen, wobei die letzteren noch irrtümlicherweise als geschlechtslos und mit einer verborgenen Art der Vermehrung ausgestattet betrachtet wurden.

Die Untersuchungen Robert Browns führten zur Unterscheidung der Gymnospermen im Gegensatz zu den Angiospermen, wenn auch lange Zeit hindurch die ersteren als eine Spezialgruppe oder ein Anhang der Dikotyledonen betrachtet wurden, was zur Folge hatte, daß die Terminologie der „Blüte“ auf ihre verschiedenen Fruktifikationsarten in Anwendung kam. Mit Hofmeisters klassischen Untersuchungen aus den Jahren 1849 und 1851 fiel endgiltig die trennende Schranke zwischen den Phanerogamen und Kryptogamen; in der Tat waren diese Ausdrücke in ihrem ursprünglichen Sinne nicht mehr anwendbar, denn ihre Bedeutung war umgestoßen, seitdem man gefunden hatte, daß die Blütenpflanze rücksichtlich der Art ihrer sexuellen Vermehrung mehr

„kryptogam“ ist als das Farnkraut. Der Generationswechsel, so klar bei den Pteridophyten, wurde auch bei den Gymnospermen und Angiospermen als vorhanden nachgewiesen. Die männlichen und weiblichen Prothallien der heterosporen Gefäßkryptogamen erhielten ihre stark reduzierten Homologa im Pollenkorn, respektive dem Embryosack der Phanerogamen.

Die unmittelbar auf das Erscheinen von Darwins „Entstehung der Arten“ folgenden Entdeckungen gaben einen mächtigen Anstoß zur Anwendung der Entwicklungshypothese auf das Pflanzenreich und bedeutende Anregung für phylogenetische Spekulationen.

Obgleich für die Deutung der einzelnen Teile des Embryosackes der Koniferen die Terminologie des weiblichen Prothalliums der heterosporen Pteridophyten anwendbar war, ließen die Untersuchungen des entsprechenden Organs der eigentlichen Blütenpflanzen (Monokotylen und Dikotylen) keine solchen klaren Homologien erkennen. Mit anderen Worten, die ursprünglich zwischen Phanerogamen und Gefäßkryptogamen bestehende Kluft war nun überbrückt und an ihrer Stelle tat sich ein tiefer Abgrund zwischen den Koniferen und den echten Blütenpflanzen auf oder, genauer gesagt, zwischen den Gymnospermen als Ganzes und den Angiospermen.

Die spätere Tendenz verschiedener Forschungsrichtungen bestand bis in die neueste Zeit einerseits darin, die zwischen Gymnospermen und Pteridophyten bestehenden Verwandtschaftsbande enger zu ziehen, andererseits die Isolierung der Angiospermen zu vergrößern. So ist z. B. eine der wichtigsten embryologischen Entdeckungen jüngsten Datums, welche die Gymnospermen und Pteridophyten verbindet, die Bildung von Spermatozoiden im Pollenschlauch von *Cycas* und *Ginkgo*.

Über den Embryosack der Angiospermen ist viel gearbeitet worden, ursprünglich in der Hoffnung, auf die Frage seiner Homologie und die Abstammungslinie dieser Gruppe Licht zu werfen. Tatsächlich ist jede Angiospermenfamilie, welche von phylogenetischem Interesse ist, gegenwärtig untersucht, einschließlich der Magnoliaceen¹⁾. Das Hauptergebnis dieser Untersuchungen hat bloß den großen Unterschied festgestellt, welcher zwischen den Embryosäcken der Angiospermen und Gymnospermen besteht und außerdem die große Ähnlichkeit zwischen jenem der Dikotylen und Monokotylen in den Vordergrund gerückt. — Abweichungen kommen allerdings vor, doch scheinen sie uns mehr von speziellem Interesse als von fundamentaler Bedeutung zu sein. Tatsächlich sind dieselben derart, daß es ungewiß ist, ob man sie besser als ursprünglich oder als in jüngster Zeit erworben betrachten soll. Dies gilt besonders von den Antipoden, einer vielleicht in höherem Grade variablen Zellgruppe des Embryosackes als irgend einer der

¹⁾ Strasburger (1906).

übrigen Bestandteile desselben. Wenn auch das fertige Ergebnis dieser Studien uns noch nicht instand gesetzt hat, die Kluft zwischen den Angiospermen und Gymnospermen zu überbrücken so wurden doch nebenbei interessante Entdeckungen gemacht, wie z. B. die doppelte Befruchtung und die Chalazogamie. Die erstere scheint die Schwierigkeit einer Zurückführung des Angiospermenembryosackes und speziell von dessen Endosperm auf das Farnprothallium oder auf den weiblichen Gametophyten der Gymnospermen eher zu vergrößern als zu verringern¹⁾.

Auch auf dem Gebiete der Phytopaläontologie war das Hauptergebnis dasselbe. Es wurden bemerkenswerte Fossilien gefunden, welche die Gymnospermen den Farnen näher brachten, doch in bezug auf die Angiospermen fehlen ähnliche Funde bis jetzt noch. Das Gestein verharrt in sonderbarem Schweigen über den Ursprung der letzteren Gruppe, die in der Vegetation der Jetztzeit eine so hervorragende Rolle spielt.

Die rezenten Cycadeen und weniger deutlich auch die Koniferen wurden mit den Farnen verbunden, und zwar auf Grund anatomischer Untersuchungen gewisser paläozoischer versteinelter Stämme mit farnähnlichen Charakteren, die als *Cycadofilices* bekannt sind, und durch die Entdeckung der Samen und der männlichen Wedel dieser Pflanzen. Der alte Gedanke, die Gymnospermen mit den Lycopodien in Beziehung zu bringen, ist nicht mehr haltbar, wenigstens so weit nicht, als Cycadeen einbezogen werden. Andererseits wurden die Angiospermen als von den Farnen abstammend betrachtet; aber keine Untersuchung über die rezenten *Filices* hat irgendwelche Beziehung zwischen den beiden Gruppen ergeben. Es ist richtig, daß *Isoetes*²⁾ nach vorliegenden Angaben in der Entstehung von Stamm, Wurzel und erstem Blatt ebensowohl wie in den vegetativen Merkmalen der erwachsenen Pflanze weitgehende Anklänge an gewisse Monokotylen zeigt; jedoch auf so schwache Beweise eine Verwandtschaft aufzubauen, scheint uns kaum einer ernsten Erwägung wert. In der Tat sagt Campbell selbst³⁾: „Es besteht immerhin ein ungeheurer Abstand zwischen der Blüte der einfachsten Angiosperme und den Sporophyllen von *Isoetes* und es wäre voreilig, eine Verwandtschaft anzunehmen, wenn nicht mehr Beweise auf Seite der Angiospermen zugunsten derselben angeführt werden können.“

Nach der allgemeinen Annahme stehen die ersten fossilen Angiospermen, die in den mesozoischen Schichten auftreten, in

¹⁾ Zur Beurteilung der Frage, inwieweit diese Auffassung noch gegenwärtig zwingend ist, vgl. Porsch, Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen, Jena 1907, und Über einige neuere phylogenetisch bemerkenswerte Ergebnisse der Gametophytenforschung der Gymnospermen, Festschr. d. naturw. Ver. a. d. Universität Wien, 1907. (Ann. d. Übers.)

²⁾ Campbell (1891), pp. 253—254.

³⁾ (1891), p. 254.

ihren Blattabdrücken den rezenten Gattungen sehr nahe. Woher sie abstammen, blieb bis jetzt vollständiges Geheimnis.

Saporta und Marion¹⁾ führten vor ungefähr zwanzig Jahren in ihrem Werke „L'Evolution du Règne végétal“ den Ausdruck „Proangiospermen“ für eine hypothetische Gruppe ausgestorbener Pflanzen ein, welche den Ausgangspunkt für die rezenten Monokotylen und Dikotylen bildeten. Ja sie gingen sogar noch weiter und bezogen auch solche Fossilien wie *Williamsonia* in diese Gruppe ein. Wir halten diese Anregung für sehr glücklich, besonders, wenn man das Material berücksichtigt, welches ihnen damals zur Verfügung stand. Im wesentlichen findet dieselbe auch heute noch in der Phytopaläontologie ihre Stütze.

In Kürze wäre noch auf die vermuteten Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Angiospermen und Gnetaceen einzugehen. Unter allen rezenten Gymnospermen wurden diese als eine spezielle Gruppe betrachtet, welche die größte Zahl gemeinsamer Charaktere mit den eigentlichen Blütenpflanzen aufweist. Jedoch die Versuche, eine klare Verwandtschaft zu begründen, waren von keinem besonderen Erfolg begleitet.

Lotsy²⁾ kam auf Grund embryologischer Untersuchungen über *Gnetum* zu folgenden Schlüssen: Die Gruppe scheint sehr alten Ursprungs zu sein; sie zweigte wahrscheinlich unabhängig von den übrigen Gymnospermen direkt von den heterosporigen Pteridophyten ab und bildete sonst kaum einen Ausgangspunkt für irgend eine Angiosperme.

Auch Lignier³⁾ entschied sich später auf Grund einer allgemeinen Untersuchung der Fruchtkörner der Gnetaceen gegen irgend eine direkte Verwandtschaft. Er sagt, daß eine so komplizierte Infloreszenz wie jene der Gnetaceen keine Beziehung zwischen dieser Gruppe und der einfachsten Angiospermenblüte aufweisen könne. Daraus schließt er, daß die Gnetaceen keine Mittelformen zwischen den Gymnospermen und Angiospermen sind.

Auf der anderen Seite war Benson seit der Veröffentlichung dieser beiden Arbeiten bestrebt, die Blütenmorphologie dieser Gruppe in eine Linie mit jener der Angiospermen zu bringen⁴⁾. Sie nimmt an, daß die Reduktion der Internodien in der Infloreszenz von *Gnetum* noch weiter geführt werden kann, so daß das Ganze auf einen konischen Torus reduziert wird, also eine Bildung, ähnlich dem Receptaculum einer *Liriodendron*-Blüte. Dies scheint eine komplizierte und schwer zu bestätigende Hypothese zu sein, denn es fehlt jeder Beweis dafür, daß solche einfache Blüten, wie die der Magnoliaceen in Wirklichkeit zusammengesetzte Bildungen

¹⁾ Saporta und Marion (1885).

²⁾ Lotsy (1899).

³⁾ Lignier (1903).

⁴⁾ Benson (1904).

Wir sind inzwischen zur Einsicht gekommen, daß wir hier Benson's Ansichten zum Teil mißverstanden. (Arber und Parkin 1908.)

sind, d. h. sehr gestauchte Infloreszenzen. Vielmehr spricht alles für das Gegenteil, nämlich daß die Sporophylle (Staub- und Fruchtblätter) direkt auf der Hauptachse des Blütentriebes sitzen.

Hallier¹⁾ hat jüngst die Möglichkeit einer Beziehung zwischen den Gnetaceen und den Loranthaceen vermutet. Wenn wir auch der Hauptsache nach mit seinen phylogenetischen Ansichten über die Blütenpflanzen als Ganzes übereinstimmen, möchten wir dennoch diese Vermutung als eine etwas voreilige, wenn auch geistvolle Spekulation betrachten, besonders deshalb, weil sie, wie er selbst zugibt, dahinführt, den Nucellus von *Gnetum* nicht als ein einziges Ovulum zu betrachten, sondern als eine Placenta, welche mehrere Samenanlagen trägt.

Unser Urteil ginge endgiltig dahin, daß das Studium der Gnetaceen uns aller Wahrscheinlichkeit nach nicht zum Verständnis der Phylogenie der rezenten Angiospermen verhilft²⁾. Wahrscheinlicher erschiene es, daß die Kenntnis der letzteren, aus anderen Quellen geschöpft, auf die Verwandtschaftsbeziehungen der ersteren Licht werfen wird.

Nach einer Diskussion über den Gefäßbündelbau der Keimpflanzen, welche auf der letzten Versammlung der British Association zu York³⁾ stattfand, kann der Schluß gezogen werden, daß von dieser Arbeitsrichtung Förderung der Lösung des Problems der Abstammung der Angiospermen zu erwarten ist. Ja die Untersuchung der Übergangserscheinungen bei Keimpflanzen führten Tansley und Thomas dahin, den einfachen Typus, wie wir ihn bei den Dikotylen und den meisten Koniferen finden, durch Reduktion von dem komplizierten der Cycadeen und Araucarien abzuleiten.

So kann zusammenfassend gesagt werden, daß über den Ursprung der Angiospermen bis heute keine endgültige Theorie ausgearbeitet wurde. Die von Zeit zu Zeit geäußerten Ansichten hatten mehr den Charakter gelegentlicher Annahmen. Das Problem wurde noch nicht in seinem ganzen Umfang getrennt behandelt. Der Morpholog war vielleicht bisher bloß einem Vergleich zwischen den lebenden Vertretern geneigt unter Vernachlässigung der Beweise der Phytopaläontologie. Der Phytopaläontolog scheint bei Behandlung des Themas zu keiner klaren Auffassung darüber gelangt zu sein, was man als ursprüngliche Charaktere der rezenten Angiospermen betrachten müsse.

Indem wir diesen Abschnitt der Untersuchung beschließen, ist es von Interesse zu erwähnen, daß dieses ungelöste Problem

¹⁾ Hallier (1905).

²⁾ Zum Beweis dessen, daß dies bereits gegenwärtig möglich ist, sei hier auf die geistvolle, jüngst von v. Wettstein versuchte Phylogenie der Angiospermenblüte verwiesen. (Vgl. v. Wettstein, Handbuch, II, 3, p. 301 ff. Anm. d. Übers.)

³⁾ Anonymus (1906), p. 182.

seine Parallele im Tierreich hat. Die Abstammung der höchsten Gruppe, der Säugetiere, bleibt noch sehr problematisch.

Entwicklungsprinzipien.

Vor der Diskussion dessen, was wir als die ursprünglichen Formen der verschiedenen Organe der Angiospermen betrachten, möchten wir kurz gewisse, mit der Entwicklung zusammenhängende Prinzipien hervorheben, denen wir besondere Bedeutung für den Versuch beimessen, die Phylogenie lebender oder ausgestorbener Formenkreise zu verfolgen.

Das Gesetz korrespondierender Entwicklungsstadien.

Wenn wir die Entwicklungsstadien studieren, die von den verschiedenen Organen einer Samenpflanze zu irgend einer Zeit-epoche erreicht werden, so werden wir finden, daß dieselben verschiedenwertig sind. Einige sind unverkennbar weiter vorgeschritten als die anderen. Korrespondierende Entwicklungsstadien der verschiedenen Organe einer Samenpflanze fallen keineswegs auch in der Zeit zusammen. Umgekehrt werden wir finden, daß in jeder beliebigen geologischen Epoche ein Organ oder eine Organgruppe eine viel höhere Entwicklungsstufe erreicht hat als andere.

Das Studium der Phytopaläontologie hat zahlreiche Beispiele für die Wahrheit dieses Grundsatzes geliefert. Die Belaubung der Pteridospermen ist ebenso wie der Habitus ihres Stammes im großen und ganzen farnähnlich, obwohl das weibliche Organ schon ein Same ist. Die männlichen Organe von *Lyginodendron* (*Crossotheca*) sind unzweideutig viel weniger hoch entwickelt als die weiblichen (*Lagenostoma*). Erstere sind im wesentlichen eine einfache farnähnliche Fruktifikation, letztere ein hochentwickelter Same.

Auch bei den Bennettiten, den mesozoischen Abkömmlingen der Pteridospermen, sind die Mikrosporophylle der Hauptsache nach noch farnwedelähnliche Blätter, während die Megasporophylle einen extrem vorgeschrittenen Typus aufweisen. Auch der Stammhabitus dieser Pflanzen unterscheidet sich kaum von dem eines paläozoischen Baumfarns.

Ein weiteres Beispiel liefern uns die rezenten Pflanzen. Die farnwedelähnliche Belaubung der Cycadee *Stangeria* ist vereint mit hochentwickelten Zapfen. Dagegen ist das weibliche Sporophyll von *Cycas* ursprünglicher als das männliche und seine Abstammung von farnähnlichen Vorfahren noch leicht zu verfolgen.

Es gäbe noch genug andere Beispiele¹⁾; wir wollen es bei den obigen bewenden lassen. Aus dem oben angeführten Gesetz folgt, daß niemals eine tatsächlich ursprüngliche Angiosperme existiert hat, in dem Sinne, daß alle ihre Organe in gleichem Maße ursprünglich waren. Im Gegenteil, die ältesten Angiospermen

¹⁾ Vgl. Wieland (1906), p. 244, welcher auch auf eine nähere Diskussion dieses Gesetzes einging.

waren ohne Zweifel dadurch charakterisiert, daß einige ihrer Organe viel höher entwickelt waren als die übrigen. Es besteht aller Grund zu der Annahme, daß die Angiospermen von andern Samenpflanzen abstammen, aber daß der Same, an und für sich eine hoch entwickelte Bildung, aus einer viel früheren Periode datiert.

Wir glauben, daß die Anwendung dieses Prinzips bei solchen Betrachtungen wie der vorliegenden gute Dienste leisten wird. Weiter unten wollen wir mit dessen Hilfe zeigen, daß die älteren Angiospermen wahrscheinlich die großblättrige Belaubung ihrer Vorfahren noch beibehielten, eine Annahme, welche verschiedene schwierig zu erklärende Tatsachen aufhellen wird.

Homoplasië.

Bei dem Versuch, die Phylogenie lebender Gruppen zu verfolgen, liegt anerkanntermaßen eine der Hauptschwierigkeiten darin, daß man leicht geneigt ist, irrtümlicherweise auf Merkmale als Kriterien enger Verwandtschaft großes Gewicht zu legen, welche viel wahrscheinlicher nichts anderes als der bloße Ausdruck paralleler Entwicklung sind. Das Ergebnis wird durch zahlreiche Fälle von Homoplasië verdunkelt, so daß es schwer ist, zu einem sichern Schluß zu kommen. Die umfassende Frage der Phylogenie der Angiospermen scheint uns jedoch durch diese Frage nicht berührt.

Mutation.

Während wir den Gang der Entwicklung in der Regel als einen langsamen und schrittweisen Variationsprozeß betrachten, ist uns gegenwärtig die Annahme geläufig geworden, daß hin und wieder auch Perioden sprunghafter Entwicklung auftreten¹⁾. Zu demselben Schlusse gelangen auch Theorien, welche die Entwicklung der anorganischen Natur zum Gegenstande haben. Die Katastrophenlehre wurde ersetzt durch die Lehre gleichmäßig stetiger Fortentwicklung, auf die wieder eine Theorie folgte, welche annimmt, daß die Naturkräfte zu gewissen Perioden mit größerer Intensität gearbeitet haben als heutzutage.

Daß Mutation bei der Entwicklung der Angiospermen im Spiele war, ist immerhin möglich; denn die Pötzlichkeit, mit der diese Gruppe sich in der Kreide- und Tertiärflora zur Stellung eines dominierenden Typus erhebt, ist vielleicht durch eine andere Annahme schwer zu erklären, außer durch die Unvollkommenheit der geologischen Ueberlieferung in dieser Beziehung.

Eine der Hauptschwierigkeiten, die sich aus unserer noch so unvollkommenen Kenntnis der mesozoischen Floren ergibt, liegt darin, daß wir gegenwärtig in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle bloß mit der Belaubung dieser Pflanzen vertraut sind. Unter den hiehergehörigen Blattabdrücken ist das Fehlen irgendwelcher

¹⁾ De Vries (1901, 1906).

unverkennbarer Zwischenformen zwischen den Angiospermen und einer anderen Gruppe auffallend und diese Beweistatsache läßt — obgleich vielleicht nicht von großer Bedeutung — wohl eher die Möglichkeit der Mutation zu als jene schrittweiser Variation. Andererseits ist ein zu freier Gebrauch dieses Prinzips zu verwerfen, da sonst Gefahr besteht, daß die Mutation zum letzten Auskunftsmittel des hilflosen Phylogenetikers herabsinkt.

Ursprüngliche Charaktere bei rezenten Angiospermen.

Die Strobilus-Theorie der Angiospermen-Fruktifikation.

Die Grundlage unserer Theorie über die Natur der typischen Angiospermenblüte bildet die Annahme, daß dieselbe im wesentlichen aus einem Zapfen oder Konus besteht¹⁾.

Wir betrachten die einfacheren eingeschlechtigen Blüten inklusive der apetalen Formen als von amphisporangiaten²⁾ Zapfen durch Reduktion abgeleitet. Der Ausdruck „Blüte“ wurde in sehr verschiedenem Sinne gebraucht³⁾. Wir möchten jedoch seine Anwendung auf die Angiospermen allein beschränken, da die durch das Wort ausgedrückte Vorstellung ursprünglich von diesen Pflanzen genommen wurde. Unserer Meinung nach ist Bestäubung außerhalb der Samenanlage, wobei das Fruchtblatt oder die Fruchtblätter die Hauptrolle beim Pollensammeln spielen, das wesentliche Merkmal einer Zwitter- oder weiblichen Blüte. Wir betrachten eine Blüte als typisch, wenn sie Mikro- und Makrosporangien und ein Perianth besitzt, welches in vielen Fällen als Schauapparat fungiert.

Eine Blüte ist nach unserer Ansicht eine spezielle Form eines Zapfentypus, welcher sowohl den Angiospermen als gewissen mesozoischen Pflanzen gemeinsam ist und als Antho-Strobilus bezeichnet sein mag. Der Anthostrobilus der hypothetischen mesozoischen Vorfahren der Angiospermen und ihrer vermutlich nahen Verwandten — der Bennettiten — unterschied sich von der Blüte der Angiospermen in gewissen unwesentlichen Details, speziell in der direkten Bestäubung, wobei das Megasporophyll keine Rolle spielte. Es dürfte vielleicht zweckmäßig sein, diesen als Pro-Anthostrobilus zu unterscheiden und die eigentliche Blüte im engeren Sinne, als Eu-Anthostrobilus, wie aus der folgenden Gegenüberstellung ersichtlich.

Anthostrobilus	{	Pro-Anthostrobilus der mesozoischen Vorfahren
		der Angiospermen und der Bennettiten.
		Eu-Anthostrobilus (Blüte der Angiospermen).

¹⁾ Coulter und Chamberlain (1904), p. 9.

²⁾ Wieland und andere Autoren gebrauchen die Ausdrücke „hisporangiat“ und „ambisporangiat“. Wir betrachten diese Ausdrücke als nicht einwandfrei und schlagen an ihrer Stelle „amphisporangiat“ vor als Gegensatz zu „monosporangiat“.

³⁾ Coulter und Chamberlain (1904), p. 9.

Die Notwendigkeit dieser neuen Termini ergibt sich aus der Tatsache, daß das Wort „Blüte“ in sehr verschiedenem Sinn angewendet wurde, beispielsweise sogar für die Zapfen der *Coniferales*; weiters daraus, daß, wie wir hier zu zeigen hoffen, die Angiospermen von mesozoischen Vorfahren abstammen, welche nahe Beziehungen zu einer Gruppe fossiler Pflanzen aufweisen, deren gegenwärtig wohlbekannte Fruktifikation tatsächlich, wenn auch unserer Meinung nach mit Unrecht, als Blüte bezeichnet wurde.

Wir werden später ausführlicher die Beweise für die Ableitung des *Eu-Anthostrobilus* vom *Pro-Anthostrobilus* erörtern — von Zapfentypen, welche, wie wir glauben, verschiedene Entwicklungsstadien der Fruktifikation ein und derselben Entwicklungslinie darstellen.

Der Zapfen oder Konus ist natürlich ein sehr alter Fruktifikationstypus, vielen getrennten und bloß sehr entfernt verwandten Entwicklungslinien gemeinsam. Andere Zapfenformen fanden sich bei Pflanzen, welche in einer viel früheren geologischen Periode auf ihrem Höhepunkt standen als die hier besprochenen anthostrobilaten Formen. Der *Anthostrobilus* ist von allen diesen geschieden und aller Wahrscheinlichkeit nach in geologischer Beziehung die neueste Modifikation oder Neu-Schöpfung der strobilaten Fruktifikationsform. Er unterscheidet sich von allen übrigen Zapfen darin, daß er typisch amphisporangiat ist, daß die Megasporophylle stets auf der Achse des Zapfens oberhalb der Mikrosporophylle (also näher der Spitze des Zapfens) zusammengedrängt sind, und durch die Ausbildung eines getrennten Perianths unterhalb der fertilen Sporophylle, dessen Funktion allem Anschein nach gänzlich oder teilweise die des Schutzes ist. Mit anderen Worten, die Schutzfunktion, welche in den Sporophyllständen vieler Pteridophyten durch die Aneinanderreihung der fertilen Sporophylle selbst verrichtet wird, erscheint bei dem *Anthostrobilus* gegen die Basis des Zapfens zu lokalisiert und wird hier von sterilen Blättern geleistet. Um die wesentlichen Charaktermerkmale des *Anthostrobilus* klarer hervorzuheben, wollen wir ihn kurz mit einem heterosporen Zapfen vom alten Typus, wie z. B. jenem von *Lepidodendron Hibbertianus* Binney aus dem untern Karbon Schottlands vergleichen ¹⁾.

L. Hibbertianus Binn. *Anthostrobilus*.

Verlängerte Achse	zylindrisch	mehr oder weniger konisch.
Lage der Megasporophylle	basal im Verhältnis zu den Mikrosporophyllen.	apikal im Verhältnis zu den Mikrosporophyllen.
Schutzorgan	die distalen Enden beider Typen der fertilen Sporophylle.	sterile, basale, blattähnliche Organe.

(Fortsetzung folgt.)

¹⁾ Scott (1900), p. 162, Fig. 65.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische
Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische
Botanische Zeitschrift = Plant Systematics](#)

and Evolution

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 058

Autor(en)/Author(s): Arber E. A. N., Parkin J.

Artikel/Article: Der Ursprung der Angiospermen. 89-99