

# Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Verwandtschaften der Angiospermen.

Von **Carl Mez** und **Kurt Gohlke**.

Unser System ist durch induktiven Vergleich, durch Zusammenstellung des Ähnlichen und Abtrennung des Unähnlichen entstanden. Im Bewußtsein dessen, daß alle die Urteile, welche zur Systembildung geführt haben, auf subjektiven Gefühlen von Ähnlichkeit und Unähnlichkeit basieren, wurde neuerdings von mehreren Seiten versucht, auf andere als die bisher für wichtig gehaltenen Ähnlichkeiten hin das System auszubauen, abzuändern, umzustürzen. Ganz allgemein wurden phylogenetische Ansehungen eingeführt und bewußt vertreten: die Systematiker, welche im System nur das Faehwerk zum Unterbringen ihrer Studienobjekte sahen, sind ausgestorben.

So ist eine Gährung in unserer Wissenschaft zu beobachten, die immer dringender nach Klärung verlangt. Mit am undurehsichtigsten sind die phylogenetischen Verhältnisse zwischen den Formenkreisen der Phanerogamen. Immerhin hat die neue Bewegung in der Systematik, nicht zum wenigsten auf die in Einzelheiten oft phantastischen Darlegungen Halliers hin, den Fundamentalsatz aufgestellt, daß die Phanerogamen eine große Reduktionsreihe darstellen. Teils Folgerung hieraus teils weitere Erkenntnis sind die Sätze, daß 1. die Ranales die primärsten Angiospermen sind; 2. daß die Monoeotylen vom Dieotylenstamm abzweigen; 3. daß die Sympetalen nicht monophyletisch sind.

Alles andere aber liegt in jedem Detail bisher unklar. Ob die Gymnospermen mono- oder pleiophyletisch; ob die Monoeotylen tief unter den Ranales oder in der Nähe der Magnoliaceen abzweigen; wie die Reihen der Archihlamydeen an die Ranales ansetzen; wie die Formen mit einfachen und bisher allermeist als primär angesehenen Blüten von den mit reich entwickelten versehenen abzuleiten und die dadurch charakterisierten Reihen einigermaßen wahrscheinlich unterzubringen sind: das alles ist umstritten und jede Meinung vermag, da sie im wesentlichen auf systematischem „Gefühl“ beruht, mit Gründen gestützt zu werden. Von ungleichem Ausgang unter der

Wirkung gleicher formender Einflüsse hervorgebrachte Ähnlichkeiten — Konvergenzen — müssen notwendiger Weise gerade in Reduktionsreihen häufig sein; die Entscheidung, ob Konvergenz oder wirkliche Verwandtschaft gleiche morphologische Ausbildung bedingt, ist in Fällen, wie sie uns besonders im Reich der Dicotylen so überaus häufig begegnen, vielfach gar nicht zu treffen. Und wo, wie dies bezüglich jedes Darstellers der Gesamtheit des Systems geschieht, eine Entscheidung in solchen Fragen *verbis expressis* gefordert wird, wo Systematik als Wissenschaft vorzutragen ist, kommt das Bewußtsein des Nebels, der alles umhüllt, besonders stark zum Eindruck.

Dabei haben wir es bei den Angiospermen mit Verhältnissen zu tun, die an sich für den Aufbau eines phylogenetischen Systems nicht einmal besonders ungünstig liegen. Schon die relativ kurze Differenzierungszeit unserer höhern Pflanzen (seit der Kreide, also in noch nicht übermäßig weit zurückliegenden Perioden scheint die ganze Verzweigung des Stammbaums vor sich gegangen zu sein) läßt uns die Hoffnung begründet erscheinen, daß wir zu einem wirklich objektiven Ergebnis unserer Studien gelangen können. Vergleicht man damit z. B. den Stamm der Insekten mit seiner so unvergleichlich viel älteren Entwicklung, so tritt der Unterschied zwischen unserem und zwischen zoologischen Systemen klar hervor. Tatsächlich existiert kaum eine Familie der höheren Pflanzen, bezüglich deren nicht begründete Meinungen über ihre nähere und entferntere Verwandtschaft geäußert sind. Und wer jemals versucht hat, die Charaktere der Pflanzenfamilien scharf, definitionsmäßig zu fassen, der weiß, daß die vom Typus abweichenden Formen alle Grenzen verwischen. Dies ist aber ein Hinweis darauf, daß wir heute noch dem Ursprung und der differenziellen Entwicklung der Angiospermen nicht allzu ferne stehen. Wir haben weniger, als dies allermeist geschieht, bei unseren Bemühungen mit ausgestorbenen Formen zu rechnen; wir dürfen mit unserem Urteil die große Zaghaftheit, die öfters so wissenschaftlich erscheint, zu überwinden versuchen.

Aus dem Bedürfnis, alles anzubieten, was irgend geeignet erscheint, die Systematik insbesondere der höheren Pflanzen auf eine festere Basis zu stellen, habe ich im Königsberger botanischen Institut unter meiner Leitung und steten Überwachung eine Sammelforschung über die Eiweiß-Verwandtschaft der höheren Pflanzen ins Werk gesetzt. Die vorliegende Mitteilung stellt eine vorläufige Veröffentlichung der ersten, zusammen mit vier Schülern gewonnenen Ergebnisse dar.

Nachdem es als erstem Uhlenhuth gelungen war, die Eiweißstoffe verschiedener Vogeleiern biologisch von einander zu unterscheiden, hatte derselbe Forscher gleichzeitig die Erfahrung gemacht, daß die Eier nahe verwandter Spezies sich auf diesem physiologisch-chemischem

Wege nicht differenzieren lassen. Dieser ersten Verwandtschafts-Feststellung mit Hilfe der Serum-Reaktionen folgten bald die größeres Aufsehen machenden Konstatierungen von Uhlenhuth, Wassermann und Stern, daß die echte „Blutsverwandtschaft“ des Menschen mit den Primaten sich durch serologische Methoden erweisen läßt. Bald folgte durch Kowarski der Nachweis, daß auch pflanzliches Eiweiß auf diesem Wege differenziert werden kann; speziell im Interesse der Untersuchung von Nahrungsmitteln und für die Landwirtschaft wichtigen pflanzlichen Rohstoffen wurde die Methode von Mehreren behufs Differenziation und Wiedererkennung einzelner Objekte erprobt und günstig beurteilt.

Die Erfordernisse der biologischen und ärztlichen Praxis, Unterschiede für auf anderem Wege schwer oder nicht unterscheidbare pflanzliche Organismen zu erhalten, beherrschen die ersten ausgesprochen systematischen Versuche auf dem neuen Gebiete: Ohne Erfolg versuchte Schütze Hefearten, Citron die Favus erregenden Trichophyton-Arten serologisch zu differenzieren. Die von Magnus und Friedenthal aufgefundene Eiweiß-Verwandtschaft von Tuber mit *Saccharomyces* erschien manchen Fachgenossen mehr als Kuriosum wie als positive Erkenntnis, umsomehr, als bei diesen Versuchen die Reaktion zwischen den genannten Formenkreisen nur einseitig und nicht, wie dies logisch notwendig ist, reziprok erfolgte.

Diskreditiert wurde die Methode durch die Veröffentlichung von Mießner, der mit von *Vicia Faba* ausgehend gewonnenem Kaninchen-Immuserum wild durcheinander Reaktionen auf Leguminosen und Gramineen erhalten haben will und dies Ergebnis als sehr beweisend für die Brauchbarkeit der Serum-Diagnostik anpries; die Polemik Dunbars gegen Magnus und Friedenthal folgte; bei Versuchen, auf serologischem Weg die Verwandtschaft von *Adoxa* zu erklären, hatte Sturm keine Ergebnisse. So konnte das Urteil bezüglich der Methode sich in der Botanik wohl bilden und befestigen, „que le feu ne vaut pas la chandelle“.

Unsere ersten und zugleich eingehendsten Untersuchungen waren zunächst auf die Methode an sich zu richten; durch ausgedehnteste Prüfungen mußte zunächst festgestellt werden, ob überhaupt Ergebnisse von einigem Wert erhältlich sind. Dann aber sind durch die medizinische Forschung mehrere Wege gefunden worden, die relativ verschieden und besonders theoretisch recht abweichend sind. Ihre Brauchbarkeit an sich und ihre Verwendbarkeit speziell für unsere botanischen Bedürfnisse mußte zunächst völlig einwandfrei klaggestellt werden.

Bei der Auswahl der anzuwendenden Methoden war demnach in erster Linie ihre allgemeine wissenschaftliche Zuverlässigkeit, in zweiter

aber auch besonders ihre Brauchbarkeit für spezielle botanische Zwecke zu berücksichtigen. Es kann nicht übersehen werden, daß zwischen Betrieb und Arbeitsart von botanischen und medizinischen Instituten nicht nur, sondern auch zwischen der speziellen Vorbildung der Arbeitenden wesentliche Differenzen bestehen. Auch muß, in Anbetracht der an sich geringen finanziellen Ausstattung botanischer Institute, auf die Billigkeit der Methode geachtet werden. Ankauf und Unterhalt sowie die nötige höchst penible Wartung der Versuchstiere erfordern Aufwendungen, die nicht unwesentlich das übersteigen, was normal eine botanische Arbeit kostet.

Wegen des unmäßigen Verbrauchs von Versuchstieren mußte zunächst die Methode der Anaphylaxie-Untersuchungen ausscheiden; auch ohne daß die anaphylaktischen Erscheinungen mit Absicht herbeigeführt werden, treten sie leider bei der normalen Immunisation der Tiere oft genug auf und führen zum Verlust von Versuchstieren, auf die nicht nur Kosten, sondern auch, was schwerer wiegt, schon wochenlange Arbeit verwendet worden ist. Wird bedacht, daß bei Anwendung der Anaphylaxie von jeder als Antigen benützten Spezies aus Hunderte von Versuchstieren aufgebraucht werden (wenn sie auch nicht immer sterben, so darf doch der Sauberkeit der Untersuchung wegen kein Tier zum zweitenmal Verwendung finden), so fällt die Verwendung der Anaphylaxie als Arbeitsmethode für botanisch-systematische Zwecke von vornherein weg. Sie wäre aber, selbst wenn diese der Methode innewohnenden Mißstände nicht vorhanden wären, dennoch für den Botaniker nicht geeignet. Denn bei der anaphylaktischen Methode kommt es darauf an, bei den Versuchstieren Krankheitserscheinungen hervorzubringen. Solche können aber vom Botaniker ebensowenig beurteilt werden, wie dieser imstande ist, an einem eingegangenen Tier die Todesursache mit Sicherheit festzustellen.

Auch die Komplement-Bindungsmethode eignet sich nicht für botanische Forschungen. Zunächst erfordert sie zur Bildung der haemolytischen Systeme jeweils noch zwei weitere Versuchstiere anderer Art als das immunisierte; die an sich dem Botaniker fremde Tierhaltung würde demnach noch weiter vergrößert. Ganz besonders aber sind die Ergebnisse der Komplement-Bindungsmethode zu speziell. Mit Hilfe dieser Methode gelingt es am sichersten, das zur Immunisation verwendete Antigen zu diagnostizieren, dagegen versagt sie, wenn das Antigen nicht absolut identisch ist. Sollte, wozu in der Systematik kein allgemeineres Bedürfnis vorliegt, die Frage gelöst werden müssen, ob ein vorliegendes Exemplar oder Teile eines solchen wirklich zu einer bestimmten Spezies gehören, so liefert die Komplement-Bindungsmethode die klarste Antwort. Dagegen versagt sie, wenn es gilt, weitere Verwandtschaftskreise zu umfassen. Daß andererseits die

engste Begrenzung der Wirksamkeit gerade diese Methode für viele Fälle der angewandten Botanik, besonders die Nahrungsmittel-Untersuchung, hervorragend geeignet macht, liegt auf der Hand.

Die beiden anderen noch im Gebrauch stehenden sero-diagnostischen Methoden, die Praecipitation und die Konglutination, sind beide für botanische Untersuchungen geeignet; jede hat ihre besonderen Vorzüge. Die Praecipitation, die älteste dieser Ausarbeitungen, erfordert nur Antigen und Immunserum; sie ist deshalb besonders einfach und wird, selbst wenn die Konglutination als Hauptmethode angewandt wird, mindestens auxiliär stets gebraucht werden. Schon die überaus wichtige Frage, ob bei einem Versuchstier Immunität durch das Antigen erzeugt ist und wie hoch diese Immunität gestiegen ist: mit andern Worten, ob das Versuchstier überhaupt brauchbar geworden ist (was keineswegs immer der Fall ist), diese Frage wird mit Hilfe der Praecipitations-Methode beantwortet. Ein besonderer Vorteil der Praecipitation ist darin zu sehen, daß die Praecipitogene relativ beständig sind, daß also die Verwendung des Serums auf nicht allzu kurze Zeit beschränkt bleiben muß. — Leider haben, was besonders betont sei, unsere Untersuchungen mit pflanzlichen Eiweißarten ergeben, daß die medizinischen Angaben über fast unbegrenzte Haltbarkeit der vor Licht geschützten und im Eisschrank aufbewahrten Immunsera für botanische Zwecke nicht völlig zutreffen. Der medizinischen Forschung sind die für uns maßgebenden Reaktionen in die Ferne nicht geläufig. In dieser Beziehung tritt eine Abschwächung der Wirkung beim Aufbewahren (wie es scheint) immer ein; die entferntesten Verwandtschaften, die mit ganz frischem Serum noch unzweideutig erreicht wurden, vermochten ältere Sera nicht immer erkennen zu lassen. Aber es wird unten zu zeigen sein, daß auf schwache Reaktionen von uns überhaupt keine Schlüsse aufgebaut werden und für die näheren Verwandtschaften (also z. B. von den Magnoliaceae bis zu den Ranunculaceae über Anonaceae, Calycanthaceae, Menispermaceae, Berberidaceae hinweg) reicht auch ein etwas abgeschwächtes Serum immer noch. Dies gilt aber nur für die Praecipitations-Methode. — Der hauptsächliche Nachteil dieser Methode besteht darin, daß ihre Anwendung relativ große Mengen Immunserum erfordert; da ein Tier nur eine begrenzte Menge Serum liefert, die Zahl der damit anzustellenden Reaktionen bei unsern Versuchen aber eine sehr große war, so sind wir mit der Praecipitation nicht weit genug gekommen und haben hauptsächlich aus diesem Grunde wesentlich mit der folgenden Methode gearbeitet.

Die Konglutination ist insofern komplizierter als die Praecipitation, als zu ihrer Anwendung noch das Serum eines Wiederkäuers (wir verwenden Rinderserum) gebraucht wird. Dies ist aber von jedem

Schlachthof mit Leichtigkeit stets frisch erhältlich, und da die Manipulationen bei der Konglutination nicht verwickelter sind als bei der Praecipitation, so ist die Methode gleichfalls für botanische Zwecke wohl geeignet. — Die Vorteile der Konglutinations-Methode bestehen in ihrer idealen Empfindlichkeit, welche die der Praecipitation wesentlich überragt, und besonders in dem dabei auftretenden geringen Immunserum-Verbrauch. Man kommt mit der Konglutination viel weiter und kann von einem immunisierten Tier aus Hunderte von Einzelversuchen machen. Nachteilig ist bei der Methode die rasche Vergänglichkeit der im Rinderserum enthaltenen Konglutine. Deshalb erfordert die Konglutinations-Methode ein durchaus ununterbrochenes Arbeiten.

Man wird aber kein irgendwie wichtigeres Ergebnis für glaubwürdig halten, das nicht auf dem Weg beider Methoden, der Praecipitation und der Konglutination, gesichert wurde.

Denn wer mit Hilfe der Serum-Reaktionen Untersuchungen über Verwandtschaften anzustellen hat, muß sich dessen stets bewußt sein, daß die Fehlerquellen überaus häufig und nur mit größter Vorsicht zu vermeiden sind. Schon die absolute Empirie der gesamten Methoden, die Tatsache, daß wir von den Vorgängen beim Eintritt der Reaktionen auch nicht die geringste Vorstellung haben, muß zur Vorsicht mahnen. Doch gewinnt, wer mit den Methoden gearbeitet hat, bald völliges Vertrauen zu zweifellos ausfallenden Niederschlägen; dieses Vertrauen wird nicht nur gestützt durch die täglich hundertfältige Verifikation, die die sero-diagnostischen Methoden in der ärztlichen und besonders gerichtsarztlichen Praxis erfahren, sondern auch bei botanischen Untersuchungen durch Proben mit dem Arbeitenden unbekanntem Samen, die stets zweifelsfrei das richtige Ergebnis liefern. Diese Art der Kontrolle ist für die Leitung einer größeren Zahl von Praktikanten, bei deren Versuchen man nicht immer dabei sein kann, von absoluter Notwendigkeit; nur dadurch, daß man regelmäßig bei jeder Reaktionsreihe eine Anzahl verdeckter Samenpulver mit bearbeiten läßt, wird zugleich die Aufmerksamkeit der Arbeitenden wach gehalten und die Kritik geschärft. Auto-Suggestionen mit bedenklichen Folgen müssen bei den Serum-Untersuchungen besonders sorgfältig vermieden werden.

Daß die Serum-Diagnostik in der Botanik bisher für systematische Zwecke noch so gut wie garnicht verwendet wurde, hat die großen Schwierigkeiten ihrer dem Botaniker an sich fernliegenden Methoden zur Ursache.

Zunächst ist das Tiermaterial — Kaninchen werden bei uns benutzt — bezüglich seiner Immunisationsfähigkeit sehr verschieden und unzuverlässig. Während das eine Exemplar bereits nach wenigen Antigen-Injektionen brauchbares Serum liefert, bleibt das Blut des

anderen ohne erkennbaren Grund unbrauchbar. Der medizinischen Forschung sind diese von vornherein unerkennbaren individuellen Verschiedenheiten der Tiere gleichfalls wohlbekannt. Als erschwerend kommen bei den zur Verstärkung der Immunisation stets nötigen mehrfachen Injektionen die anaphylaktischen Erscheinungen in Frage, die einen relativ großen Prozentsatz von Tierverlusten herbeiführen.

Die größte Schwierigkeit aber, die sich — worauf bereits Magnus und Friedenthal hingewiesen haben — botanischen Serum-Untersuchungen entgegenstellen und dieselben sehr viel schwieriger gestalten als die medizinisch-zoologischen, besteht in der innerhalb der weitesten Grenzen schwankenden und nur auf besondere Weise mühsam bestimmbaren Eiweiß-Konzentration der Auszüge aus unseren Objekten (Samen). Während der Zoologe und Mediziner es stets mit Blut oder Eiweißsubstanz oder einer ähnlichen Masse zu tun hat, die, weil rein aus Eiweißkörpern bestehend, maximale und zugleich damit direkt vergleichbare Konzentration besitzt, hat der Botaniker mit Auszügen aus Pflanzenteilen zu arbeiten, die an sich relativ eiweißarm sind und deren Eiweißgehalt zugleich kaum jemals direkt vergleichbar ist. In dieser Beziehung haben es sich, was übrigens für die ersten Schritte auf einem noch unerprobten Boden selbstverständlich ist, unsere Vorgänger leicht gemacht, indem sie nur Samen (z. B. von Leguminosen und Gramineen) zur Verwendung brachten, die außerordentlich viel Eiweiß an die als Lösungsmittel verwendete physiologische Kochsalzlösung abgeben. In Gegensatz dazu ist die Eiweißmenge im Extrakt der Samen sehr vieler anderer Familien (z. B. der Lauraceen, Myristicaceen, Salicaceen, Casuarinaceen) so klein, daß bisher mit diesen Familien weder eine Immunisation noch auch nur eine Reaktion gelingen wollte. Dies ist ein Anzeichen dafür, daß es nicht auf die absolute Menge von Eiweißstoffen in den Samen (die Eiweiß-Kristalloide der Myristicaceae sind wohl bekannt) sondern nur auf die Menge des in physiologischer Kochsalzlösung löslichen Eiweißes ankommt.

Die Kochsalzlösung durch eine Lösung von neutralem Natriumphosphat zu ersetzen, die bekanntlich auf Eiweißstoffe viel stärker lösend einzuwirken vermag, haben wir versucht, können aber diese Modifikation nicht empfehlen. Zwar wird durch das Natriumphosphat mehr Eiweiß gelöst, aber es treten in diesen klar filtrierten Lösungen dann bei Zusatz von Serum (auch nicht immunisiertem bei Kontrollversuchen) öfters störende Niederschläge auf, die wohl auf Ammonverbindungen der Phosphorsäure zurückzuführen sind. — Auf welche Weise es in einzelnen an sich schwierigen Fällen bereits gelungen ist, größere und reaktionsfähige Eiweißmengen in Lösung zu bekommen, wird mein Mitarbeiter Gohlke, der sich zunächst mit der Methodologie der

botanisch-systematischen Serum-Diagnostik befaßt hat, eingehend darlegen. Hier sei nur angedeutet, daß die Konzentration allzu schwacher Eiweißlösungen im Vakuum sich ermöglicht. Das überschüssige Salz muß dann durch Dialyse entfernt werden.

Die auf Eiweiß-Differenziation und damit auf systematische Unterscheidungen resp. Zusammenfassungen gerichteten Serum-Reaktionen sind sowohl qualitativer wie quantitativer Art. Qualitativ insofern, als eine typisch auftretende Ausflockung, sei es von Praecipitinen sei es von Konglutinen, unter den gleich zu berührenden Vorsichtsmaßregeln auf Eiweiß- (Antigen-) Gleichheit schließen läßt; quantitativ (wie insbesondere auch schon von Magnus und Friedenthal betont wird) insofern, als die Stärke der Reaktion auf nähere oder fernere Verwandtschaft einen Schluß zuläßt.

Was infolge der stets konzentrierten Eiweißarten der zoologischen und medizinischen Forschung dort nicht auf der Hand liegt, tritt bei der botanischen Anwendung der Methoden klar hervor: erstens kann die qualitative Reaktion selbst bei nahe verwandten Formen bei zu geringer Eiweißmenge in den pflanzlichen Auszügen völlig ausbleiben; zweitens kann die quantitative Reaktion trotz naher Verwandtschaft selbst bei sich nahe stehenden Formen infolge geringer Intensität der Ausflockung dann fernere oder selbst ferne Verwandtschaft vortäuschen, wenn der verwendete Auszug eiweißarm ist. Es muß mit besonderem Nachdruck hervorgehoben werden: nur dann können die Serum-Reaktionen Aufschluß über größere oder geringere Eiweiß-Gleichheit (nähere oder entferntere Verwandtschaft) geben, wenn sie alle auf gleichen Eiweiß-Titer gestellt sind. Oben wurde dies bereits gestreift; ein Beispiel möge hier die Frage nochmals illustrieren. *Corylus* liefert ein überaus eiweißreiches, *Quercus* ein sehr eiweißarmes Extrakt. An dem Umstand, daß bei *Quercus* die Reservestoffe wesentlich aus Stärke bestehen, liegt die Differenz nicht allein, denn die stärke-reichen Samen der Gramineen geben sehr viel Eiweiß an das Lösungsmittel ab. Es würde, wenn man einfach die Auszüge von *Corylus* und *Quercus*, ohne sie auf gleichen Titer zu stellen, prüfen wollte, trotz nachgewiesener naher Verwandtschaft ein völlig schiefes Bild bei den Serum-Untersuchungen herauskommen.

Mit diesen Beobachtungen kompliziert sich jede systematisch-botanische Serum-Untersuchung leider sehr. Denn vor jeder Experimentreihe müssen alle zu prüfenden Auszüge nach Esbach auf ihren Eiweißgehalt untersucht und die Eiweißmengen der Lösungen müssen ungefähr wenigstens, sei es durch Verdünnung sei es durch Konzentration, auf den gleichen Titer gebracht werden.

Auf andere nur allzu oft das Ergebnis verschleiernde oder direkt fälschende Umstände, die auch der medizinischen Serum-Forschung

wohlbekannt sind, ohne daß es bisher dort wie bei uns gelungen wäre, sie mit Sicherheit zu vermeiden, wird Herr Gohlke hinweisen; ich habe hier nur die Absicht, mich mit allgemein wichtigen Fragen zu beschäftigen. Zu diesen gehört insbesondere auch als Erschwerung des Arbeitens und Fehlerquelle die Subjektivität der Ablesung der Niederschlagsstärke.

Wenn alle äußern Umstände gleichgestellt sind, so zeigt, wie dies bereits bekannt ist, die Stärke des Niederschlages auf größere oder geringere Verwandtschaft der untersuchten Formen hin. Irgend-eine objektive Messung der Niederschlagsmenge ist aber bisher noch nicht gelungen. Nuttall hat für seine zoologischen Verwandtschafts-Untersuchungen einen Apparat angegeben, in dem das Sediment in einer Kapillare zusammensinkt und dadurch Säulchen bildet, deren Ausdehnung mit dem Horizontal-Mikroskop gemessen und verglichen werden kann. Ohne mir ein Urteil über die Verwendbarkeit dieser Methode für zoologische Untersuchungen (bei denen im allgemeinen, wie oben bemerkt, maximale Eiweiß-Konzentrationen vorliegen) bilden zu können, muß ich betonen, daß sie für botanische Zwecke nicht zu brauchbaren Vergleichen führt. Es hängt dies damit zusammen, daß, wie man ohne weiteres bei Betrachtung entstehender Ausflockungen mit der Lupe konstatieren kann, das Volum der entstehenden Niederschlags-Partikel in weiten Grenzen variiert. Damit verändert sich auch das Volum des Gesamtsediments und verliert bei verschiedener Korngröße der Partikel jede Vergleichbarkeit. — Versuche, durch Zentrifugieren den Niederschlag in Kapillaren zu verdichten, also den Fehler der wechselnden Korngröße auszuschalten, hatten Erfolg; durch das Ausschleudern wird aber (da es sich stets um absolut nur sehr geringe Massen der Niederschläge handelt) die Differenz so sehr verkleinert, daß die Unterschiede so gut wie völlig verschwinden. Auch lassen sich die Kapillaren nach Gebrauch allzu schlecht reinigen; die Anwendung dieser Meßmethode würde nur geringe Vorteile haben, denen bedeutender Aufwand gegenübersteht. Es wird zu zeigen sein, daß auch ohne sie objektive, ja sogar bessere Ergebnisse der Verwandtschafts-Beurteilung sich gewinnen lassen.

Wurden im Vorhergehenden die in der Untersuchungsmethode liegenden Schwierigkeiten summarisch erwähnt, so sei als Ergänzung noch hingewiesen auf die speziell dem Botaniker nicht allgemein geläufige Arbeitsart der serologischen Forschung, die offenbar ein Hemmnis dafür darstellte, daß solche Untersuchungen nicht schon längst in ausgedehnterem Maße begonnen wurden. Das Tierexperiment mit seinen intravenösen, subkutanen und intraperitonealen Injektionen, mit schulgemäß geregelter Blutabnahme etc. muß beherrscht werden; die peinlichste Sterilmachung und Sterilhaltung aller Instrumente und

Gefäße ist noch unumgänglichere Notwendigkeit, als bei der mykologischen Forschung; die exakten Dosierungen kleiner Flüssigkeitsmengen erfordern Übung, die nur bei chemischen Arbeiten gewonnen wird.

Sind aber diese Hemmnisse alle überwunden, so liefert die Serum-Untersuchung höchst befriedigende und objektiv gültige Ergebnisse. Man darf sich nur nicht vorstellen, daß auch stark positive Reaktionen sehr sinnfällig wären: auch im besten Fall handelt es sich bei den Ausflockungen der Praecipitine oder Konglutine um scheinbar schwache Veränderungen in der Flüssigkeit, deren Beurteilung gelernt und in langer Praxis geübt sein will. Nichts beweisende Trübungen und typische Ausflockungen auseinander zu halten erfordert öfters große Unabhängigkeit des Urteils; Autosuggestionen, die ein Resultat für gewonnen ansehen, das erwünscht ist, müssen streng vermieden werden.

Dies wird bei unsern Arbeiten in der Weise erzielt, daß keine Reaktion von nur einem Beobachter, daß die allermeisten von 4—5 in gleicher Richtung arbeitenden Beurteilern unabhängig, oft ohne Kommunikation in verschiedenen Zimmern abgelesen und registriert werden. Ich bin mir der außerordentlichen Gefahr der Suggestion und der großen Fehlerquellen der Methode wohl bewußt und habe sowohl durch eigene Beobachtung wie durch die unabhängigen Ablesungen mehrerer, wie endlich durch die oben angemerkte Verwendung verdeckter Proben mir erst Sicherheit darüber verschafft, daß die Ergebnisse objektiven Wert besitzen.

Daß zu den Untersuchungen hauptsächlich Samen resp. Sporen benützt werden, ist angesichts dessen, daß diese Pflanzenteile die Eiweißstoffe besonders konzentriert enthalten, selbstverständlich. Doch ist durch unsere Untersuchungen das Ergebnis von Magnus und Friedenthal bestätigt worden, daß andere Pflanzenteile die gleichen Reaktionen geben, daß also spezifische Eiweiß-Gleichheit besteht. Auxiliär können deshalb ebensogut z. B. auch Knospen zur Extraktion verwendet werden.

Von besonderer Wichtigkeit war die Feststellung, daß auch alte, seit mehreren Jahrzehnten in der Sammlung trocken lagernde Objekte in der Wirksamkeit ihres Eiweiß sogut wie nichts eingebüßt haben. Bezüglich der Samen kann ich mich deshalb Magnus und Friedenthal, die ihre von Dunbar abweichenden Ergebnisse dadurch zu erklären versuchen, daß frische und trockene Pollenkörner sich verschieden verhalten sollen, nicht anschließen. — Die Verwendbarkeit von trocken gelagertem Museumsmaterial ist deswegen von besonderer Wichtigkeit, weil dadurch allein die anzustrebende Lückenlosigkeit wenigstens bezüglich der allgemeinen Anordnung des Gewächsreichs

erzielt werden kann. Viele tropische, seltene Familien müßten andernfalls noch Jahrzehnte ununtersucht bleiben.

Auch in Alkohol konserviertes Samenmaterial ist für die Serumuntersuchungen nach Gohlkes Feststellungen verwendbar, wenn es auch nicht mehr ganz so stark zu wirken scheint, wie trocken aufgehobenes; dagegen vernichten die beliebten Konservierungsmittel Formalin und Sublimat leider die Brauchbarkeit, und das gleiche gilt von der seltener angewendeten schwefligen Säure. — Die zur Extraktion von störenden (Fett) oder giftigen Substanzen (z. B. Alkaloiden) angewendeten Lösungsmittel Alkohol, Äther und Benzol wirken auf die spezifischen Eiweißstoffe nicht ein.

Die erste Aufgabe unserer Arbeit war, zunächst die Brauchbarkeit und Zuverlässigkeit der Methoden festzustellen. Die anderwärts gemachten Erfahrungen konnten, da lückenhaft, nicht zum Zweck systematischer Familienverknüpfung angestellt und teilweise mit widerspruchsvollen Resultaten publiziert, uns nicht genügen, um irgendwie darauf zu bauen. Nur eines haben wir als zutreffende Erfahrung unserer Vorgänger mit jeder neu in Angriff genommenen Pflanzenfamilie immer von neuem wieder bestätigen können: daß sich pflanzliches Eiweiß im allgemeinen sero-diagnostisch schwerer differenzieren läßt als tierisches. Diese Erfahrung ist aber der wesentliche Grund für die nicht unbeträchtlichen Erfolge, die wir bezüglich der Feststellung weiter Verwandtschaftskreise erzielen konnten. Denn dies „schwer differenzierbar“ heißt nichts anderes, als daß in sehr weitem Umfang große Eiweiß-, also Antigengleichheit besteht; mit andern Worten, daß die Reaktionen ungeheuer weit reichen (z. B. von den Magnoliaceen bis in die Pinaceen hinein nach unten, bis zu den Ranunculaceen auf dem einen, bis zu den Resedaceen auf dem andern Ast der aufsteigenden, sich in der Nähe der Berberidaceen verzweigenden Hauptlinie des Dikotylenstammes). Wer zu praktischen Zwecken eine bestimmte Spezies, die vielleicht als Mehl vorliegt, mit Hilfe unserer Methode wiedererkennen will, wird diese weite Erstreckung der Reaktionen bedauern; wem es dagegen auf Zusammenfassung, auf Erforschung von Familien-Zusammengehörigkeit ankommt, hat in dieser „schweren Differenzierbarkeit“ der pflanzlichen Eiweißsorten das am meisten fördernde Moment zu sehen. — Auf diese Erscheinung der weiten Erstreckung der Reaktionen über viele Familien hinweg gründe ich den oben vorgetragenen Schluß, daß unsere Angiospermen-Familien unter sich näher verwandt sind, als im allgemeinen angenommen wird. Ihre relativ sehr junge Differenziation bedingt, daß Eiweiß-Gleichheit in weitaus größerer Erstreckung des systematischen Stammbaums vorhanden ist, als dies in der Tierreihe der Fall zu sein scheint.

Die ersten methodologischen Versuche und die darauf folgende Inangriffnahme der ersten Familienreihen bezogen sich ausschließlich auf Formenkreise, über deren Homogenität kein Zweifel bestehen kann. Sollte die Methode als brauchbar sich erweisen, so mußte zunächst nachgewiesen werden, daß sie in keinem einzigen Fall wirklich unzweifelhafter Verwandtschaft versagte. Dazu mußten große Familien gewählt werden, denn nur solche konnten die große Zahl von Spezies liefern, mit denen zunächst das von einer Spezies derselben ausgehend gewonnene Immunserum erprobt werden mußte. Die Familien der Leguminosen (Zentralspezies, als Antigen verwendet: *Ervum lens*), der Cruciferen (Immunisationsspezies: *Brassica Napus oleifera*) und der Compositae (Ausgang von *Helianthus annuus*) boten solche zweifellos homogene, reiche Formenkreise. Der Samenaustausch der botanischen Gärten lieferte das gebrauchte Reaktionsmaterial. Mein Mitarbeiter Gohlke wird die Tabellen veröffentlichen, in denen durch hunderte von Reaktionen gezeigt wird, daß nicht eine einzige untersuchte Leguminose nicht mit *Ervum lens*, daß keine Crucifere nicht mit *Brassica*, daß keine Composite nicht mit *Helianthus* reagierte.

Damit war die Brauchbarkeit der Methode noch nicht erwiesen; sie konnte erst dann als anwendbar gelten, als nachgewiesen war, daß alle untersuchten Rosaceae und Ranunculaceae gleichfalls mit *Ervum lens* positive Reaktion gaben, aber nicht ein einziges Glied einer andern ferner stehenden Familie; daß gleicherweise die Cruciferen mit den Capparidaceae, Resedaceae, Violaceae reagierten, nicht aber z. B. mit den Leguminosae, Rosaceae, Ranunculaceae. Mit diesen Nachweisen erschien der Weg gangbar und zugleich gutes versprechend.

Auf die wesentlichsten bisher gewonnenen Ergebnisse über Antigen-Gleichheit und damit Eiweiß-Verwandtschaft soll nachher eingegangen werden. Zunächst sind noch einige theoretisch wichtige Fragen zu behandeln.

Die Serum-Reaktionen möchte ich mit drahtloser Telegraphie vergleichen: von einem Zentralpunkt aus (dem mit einer beliebigen Spezies gewonnenen Immunserum) sprechen, wenn (siehe oben) alles in Ordnung ist und es gelang, alle Fehlerquellen auszuschalten, sämtliche geprüfte Spezies an, soweit sie innerhalb der Reichweite liegen. Wird nun von einer Spezies aus eine andere fernliegende durch die Reaktion erreicht, so muß gefordert werden, daß beim Ausgang von dieser letzteren aus auch die erstere wieder erreichbar ist; es muß gefordert werden, daß, wie dies tatsächlich der Fall ist, beim Ausgang vom Magnolia-Serum *Nigella* unter den Ranunculaceen, *Pinus* und *Picea* unter den Pinaceen erreicht werden, beim Ausgang von *Nigella* oder von *Pinus* resp. *Picea* auch *Magnolia* positive Reaktion

liefert. Dies ist tatsächlich der Fall und die Reziprozität der Reaktion (siehe oben) konnte überall tadellos gefunden werden, wo mit hoch immunisierten Seris gearbeitet wurde. Ist aber das eine Serum hochwertig, das andere geringwertig, so wird, wie in der drahtlosen Telegraphie die mächtigere Station weiter reicht, das hochwertige Serum noch Antigen-Gleichheiten nachweisen lassen, wo das geringwertige bei reziproker Anwendung nicht mehr zurückreicht. — Jede Abweichung von diesem Fundamentalsatz, daß die Reaktionen reziprok sein müssen, deutet auf Fehler oder Unvollkommenheiten und läßt alle mit dem betr. Serum erzielten Ergebnisse als suspekt erscheinen.

Es kann nicht entgehen, daß mit dieser Forderung der reziproken Reaktionen schon eine ganz wesentliche Kontrolle der Untersuchung und Bestätigung ihrer Ergebnisse gegeben wird. Aber damit ist die relativ sehr große Sicherheit, die den sero-diagnostischen Ergebnissen innewohnt, noch nicht erschöpft. Nicht nur die entferntesten Formenkreise, sondern selbstverständlicher Weise noch viel intensiver die näher stehenden geben Reaktionen und jede reziproke Gegenreaktion bestätigt alle vorher gewonnenen positiven Ergebnisse. Um ein Beispiel anzuführen: Zwischen Ranunculaceae und Magnoliaceae liegen, resp. wurden von beiden aus bisher reaktionsmäßig erreicht, die Familien der Berberidaceae, Lardizabalaceae, Resedaceae, Menispermaceae, Calycanthaceae, Anonaceae, Nymphaeaceae. Demnach muß jede dieser Familien wieder mit Ranunculaceae und Magnoliaceae als Endgliedern und mit jeder genannten Familie als Zwischengliedern der Reihe reagieren. Offenbar erhält bei Eintreten dieser Reaktionen jede einzelne Reaktion eine wesentliche Bestätigung.

Aber noch weitere Schlüsse können aus den Amplitüden der jeweils von einer Familie aus erreichbaren Reaktionen gezogen werden. Geben, wie dies tatsächlich der Fall ist, die Magnoliaceae mit den Ranunculaceae (Lange) reziproke Reaktionen; geben die Magnoliaceae gleichfalls mit Angehörigen der Pinaceae (Lange, Kirstein) reziproke Reaktionen; reagieren dagegen, wie dies gleichfalls nachgewiesen ist, die Pinaceae nicht mit den Ranunculaceae, so steht die Folgerung fest, daß die Magnoliaceae phylogenetisch zwischen den Pinaceae und den Ranunculaceae stehen.

Je tiefere Stellung ein Formenkreis im natürlichen System einnimmt, um so weiter reichen seine Reaktionen nach unten, umso weniger weit nach oben. Kennen wir sämtliche Reaktionen aller Familien, so ist uns damit unmittelbar das System ihrer Eiweiß-Verwandtschaft gegeben: die Magnoliaceae reichen mit ihren Reaktionen bis zu den Ranunculaceae; die Berberidaceae über die Ranunculaceae hinweg bis zu den Rosaceae; die Ranunculaceae über die Rosaceae hinweg bis zu den Leguminosae; wenn sich die etwas suspekten Rosaceae-

Reaktionen bestätigen, die Rosaceae bis zu den Myrtales in die Höhe.

Aus diesen Darlegungen und Beobachtungen wird verständlich, weswegen oben der scheinbar so wichtigen Frage der Beurteilung, ob beim Eintreten der Serum-Reaktionen eine scharfe Scheidung von nahe oder fernere Verwandtschaft anzeigender starker oder schwacher Ausflockung stattzufinden habe, eine übergroße Bedeutung abgesprochen wurde. Jede Reaktion ist, wenn sie nicht durch Mengen gleichlautender Gegen- und Parallel-Reaktionen bestätigt wird, für unsre systematischen Zwecke als suspekt auszuseiden. Liegen aber die vielen Parallel-Reaktionen (wie oben an dem Beispiel der Verknüpfung der Leguminosae und vielleicht der Myrtales mit den Magnoliaceae gezeigt wurde) vor, so ergibt sich aus dem Vergleich der Reaktionen ohne weiteres, daß das Eiweiß der Ranunculaceae dem der Rosaceae mehr gleicht, als dem der Magnoliaceae; mit andern Worten, daß die Ranunculaceae den ersteren näher stehen, als den letzteren. Doch ist klarer Weise der Intensitäts-Ausfall jeder Reaktion, wenn er nur genügend ablesbar ist, theoretisch notwendiger Weise und in vielen Fällen praktisch tatsächlich eine Bestätigung der durch Vergleich mehrerer Parallel-Reaktionen sicherer zu gewinnenden Ergebnisse. Es ist aber stets, wie oben dargestellt, zu beachten, daß die Intensität der Ausflockung von vielen Fehlern verschleiert werden kann. Auf die wechselnde Konzentration der Eiweiß-Lösungen wurde bereits oben hingewiesen, und dieser Fehler ist wegen der Schwierigkeit, den Titer genau zu stellen, kaum vermeidbar. Die Resultate der Vergleichung der Ausflockungs-Intensität können stets nur approximative sein. Und dazu kann bisher niemand beweisen, daß die Titerstellung nach Ausfall der Esbach-Reaktion wirklich eine Titerstellung der Praecipitine oder Konglutine ist. Diese Reaktion ermöglicht nur eine innerhalb weiter Grenzen ungenaue Eiweißmessung als solche, von der sicher auch (in ihrer Menge unbekannt) inaktive Eiweißstoffe mit betroffen werden.

Liegen nun von zwei oder mehreren Familien die zweckmäßiger Weise immerhin provisorisch in nähere und fernere eingeteilten Ausflockungs-Reaktionen vor, so sind diese zunächst leicht in der Weise in diagrammatische Form zu bringen, daß man auf einer dem Zentrum näher gelegenen Kreislinie die nahen (starken), auf einer entfernter gelegenen die ferneren (schwächeren) Reaktionen einträgt. Eine oder mehrere je zwei Familien gemeinsame Reaktionen bestimmen dann die Lage der Einzeldiagramme zueinander und bilden die notwendige Verknüpfung. Unsere Figur 1 zeigt eine der für die Familien der Leguminosae, Rosaceae, Cruciferae, Papaveraceae, Cucurbitaceae und Compositae möglichen Lagen solcher Diagramme in gegenseitigem An-

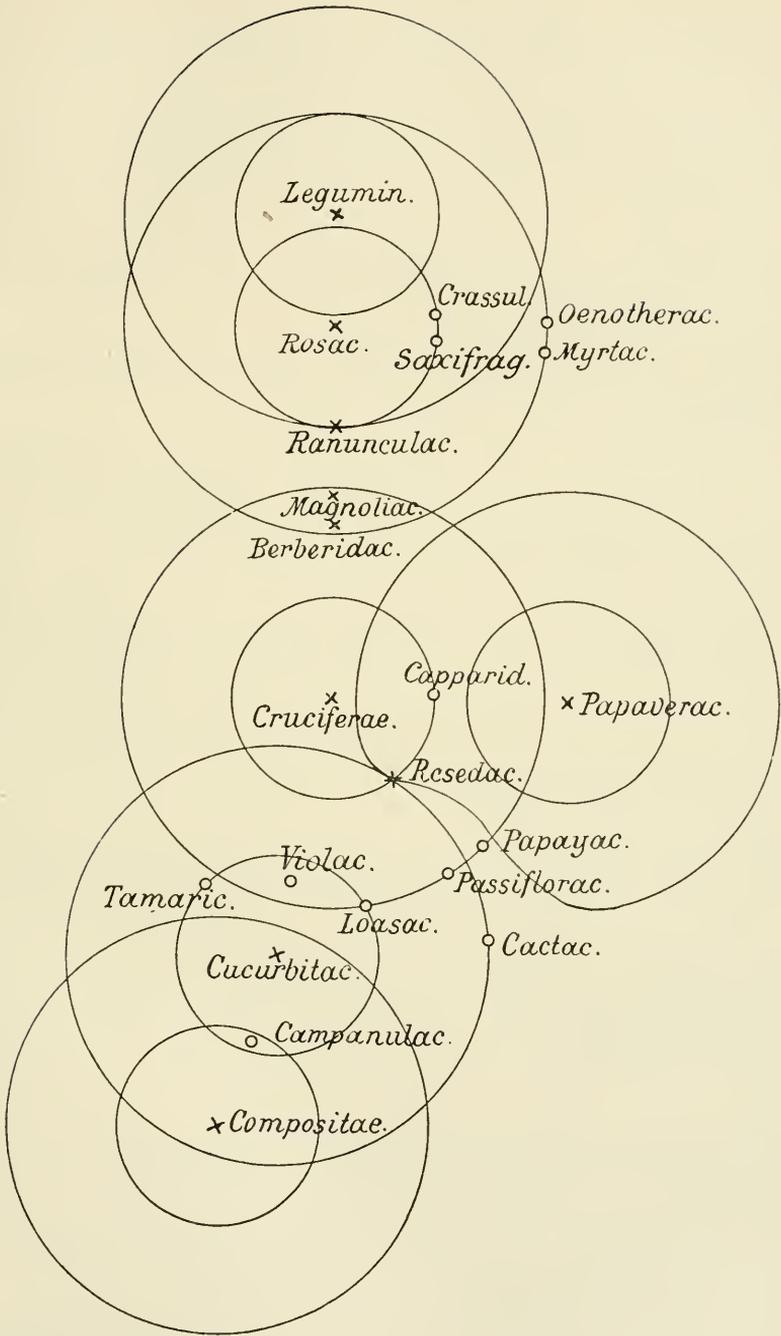


Fig. 1.

schluß (Gohlke). Dabei fällt für die Familie der Papaveraceae auf, daß die gezeichnete äußere Kreislinie nicht völlig gerundet ist. Dies hängt damit zusammen, daß die in Wirklichkeit körperhaft vorzustellende, nach allen Seiten gehende Ausgestaltung der systematischen Verwandtschaft im Diagramm natürlich auf die Ebene gezwängt werden muß. Je mehr Familien in der angegebenen Weise zusammen geordnet werden, umso größer müssen die Unregelmäßigkeiten der Flächendiagramme werden. Eine körperhafte Darstellung mit sich schneidenden Kugeloberflächen würde dagegen ohne weiteres einen verzweigten Stammbaum liefern.

Trotz der unvollkommenen Darstellung im Flächendiagramm lassen sich aber doch aus unserer Figur 1 eine ganze Anzahl wichtiger Folgerungen ohne weiteres ablesen:

a) Magnoliaceae und Berberidaceae gehören dem gemeinsamen Stamm der Rosaceae und Cruciferae an. Daraus folgt, daß eine Gabelung des Stammbaums, der als relative Endglieder die Cruciferae und Rosaceae trägt, unterhalb der Ranunculaceae stattgefunden haben muß, und ferner, daß die Berberidaceae phylogenetisch tiefer stehen, als die Ranunculaceae. — Die genauere Lage dieser Gabelung ist aus unserer Figur 1 noch nicht zu ersehen; sie ist dagegen aus weiteren Untersuchungen (Lange), die nicht in das Diagramm eingetragen wurden, weil sie dasselbe zu sehr kompliziert hätten, Untersuchungen, die die Berberidaceae selbst sowie die Ranunculaceae als Zentrum hatten, derart festgelegt, daß sie direkt bei den Berberidaceae selbst liegen muß.

b) Leguminosae und Rosaceae sind tatsächlich allernächst verwandt; erstere stellen eine Auszweigung vom Stamm der letzteren dar. Denn der Rosaceestamm setzt sich zu Crassulaceae und Saxifragaceae, die noch innerhalb der sicher gestellten Fernreaktion von den Leguminosen aus liegen, fort, und geht, wenn sich die etwas suspekten mit den Rosaceae als Zentrum angestellten Untersuchungen (Gohlke) bestätigen werden, noch weiter zu den Oenotheraceae und Myrtaceae, die ihrerseits mit den Leguminosae nicht mehr reagiert haben.

c) Sowohl Resedaceae wie Capparidaceae liegen zwischen Berberidaceae und Cruciferae; da die Resedaceae und Capparidaceae auch mit den Papaveraceae reagieren, dürfte das Zweigstück des Systems zwischen Magnoliaceae und Capparidaceae über die Resedaceae hinweg den Cruciferae und Papaveraceae gemeinsam sein.

d) Dagegen reagierten gegen alles Erwarten die Papaveraceae reziprok nicht mit den Cruciferae; daraus folgt, daß die Cruciferae den Capparidaceae wesentlich näher stehen, als die Papaveraceae (Papaveroideae; Ausgangsspezies: *Papaver somniferum*). Letztere

stellen eine weit vorragende Endentwicklung der Rhoeadalesreihe, deren Basis die Capparidaceae zu bilden scheinen, dar.

e) Die Resedaceae stehen nicht nur den Berberidaceae (nach unten) und den Capparidaceae (Seitenast der Rhoeadales) nahe, sondern auch den Violaceae. Damit ist nicht nur zunächst die Abzweigung der Parietales bei den Berberidaceae von der Ranalesreihe, sondern folgend auch die Abzweigung der Rhoeadales von den Parietales in der Nähe der Resedaceae wahrscheinlich gemacht. Letztere, die stets eine schwankende Stellung zwischen den Parietales (Eichler) und den Rhoeadales (Engler) eingenommen haben, dürften demnach tatsächlich dem Stammbaum sowohl der Rhoeadales wie der höheren Parietales angehören; sie scheinen auf der Hauptlinie des Parietaleszweiges zu liegen und werden deshalb von mir den Cistiflorae zugerechnet, die ich als Unterreihe der erweiterten Parietales (andere Unterreihen: Rhoeadales, Passiflorales, Cucurbitales) auffasse.

f) Die Violaceae stehen nicht nur zu den Resedaceae, sondern auch zu den Cucurbitaceae in unverkennbarem Verhältnis der Eiweißverwandtschaft. Letztere zeigten auch z. B. mit den Passifloraceae, Loasaceae, Cactaceae unverkennbare (doch noch nicht reziprok bestätigte) Reaktion. Bis die Forschung weiter vorgeschritten ist, kann über die nähere Anordnung dieser Passiflorales, die zwischen den Resedaceae und den Cucurbitaceae vom Parietalesstamm abzweigen, noch nichts genaueres gesagt werden.

g) Dagegen steht fest, daß die Cucurbitaceae mit den Campanulaceae und gleichfalls die Compositae (Heliantheae!) mit den Campanulaceae nahe reagieren. Demnach bilden tatsächlich die Campanulaceae die Verbindung zwischen den Cucurbitaceae und den (monophyletischen!) Compositae.

Auf diesem hier nur kurz skizzierten Wege, dessen Details von meinem Mitarbeiter Gohlke bald veröffentlicht werden, ist es also gelungen, durch Serum-Reaktionen eine Verknüpfung zwischen dem Anfang der Dicotylen (Magnoliaceae) und dem Ende derselben (Compositae) zu finden. Dies positive Ergebnis wird durch viele negative noch bereichert; ich erwähne darunter besonders die Feststellung, daß die Dipsaceae weder mit den Compositae noch mit den Campanulaceae eiweißverwandt sind. Es tritt die klarste Konvergenz bei der so ähnlichen Ausbildung der Compositae und Dipsaceae nun beweisenermaßen entgegen.

Haben die bisher ausführlich dargestellten mit Gohlke gemachten Serum-Reaktionen den Weg der Eiweißverwandtschaft von den Magnoliaceae zu den Compositae geklärt, so haben die mit Kirstein gemachten Untersuchungen positive Reaktionen von den Pinaceae zu den Selaginellaceae und zu den Magnoliaceae ergeben und bei der

Untersuchung der Ranales mit Lange wurde von uns auch der Anschluß der Amentales und Urticales an diese Hauptreihe der Dicotylen festgestellt. Die Chenopodiaceae reagieren über die Nyctaginaceae, Aizoaceae, Phytolaccaceae mit den Berberidaceae einerseits, über die Polygonaceae mit den Juglandaceae anderseits. Der Reaktionskreis der Juglandaceae (Gohlke) aber reicht bis zu den Fagaceae, den Moraceae und Ulmaceae und anderseits über die Myricaceae zu den Piperaceae (letztere Reaktion bisher noch nicht reziprok festgestellt).

Wir würden dementsprechend die Centrospermae in der Nähe der Berberidaceae (bei den Lardizabalaceae?) vom Ranalesstamm abzweigen sehen; dieser Centrospermenast scheint unter Gabelung von den Caryophyllaceae und Portulacaceae als Endgliedern gekrönt zu werden; die Polygonaceae scheinen auf einer Abzweigung des Centrospermenstammes in der Nähe der Chenopodiaceae-Amarantaceae zu stehen; bei den Juglandaceae (die als Knotenpunkt der Amentales-Piperales-Urticales zu betrachten sind) scheinen diese letztgenannten Reihen abzuzweigen. — Leider hat Casuarina infolge großer Eiweißarmut der Samen kein reaktionsfähiges Extrakt gegeben; sonst würde vielleicht gleich bei unserer ersten Publikation über die erhaltenen Ergebnisse die von manchen angenommene primäre Stellung der Casuarinaceen im Dicotylensystem noch unzweideutiger geklärt sein, als dies jetzt schon durch den Nachweis der Eiweißverwandtschaft zwischen den Pinaceen und Magnoliaceen der Fall ist. Denn alle unsere Untersuchungen bestätigen bisher, daß die Dicotylen eine mit den Magnoliaceen beginnende Reduktionsreihe sind; von den Betulaceae aus, die mit den Juglandaceae und Fagaceae tatsächlich eiweißverwandt sind, erscheint der Weg zu den Casuarinaceae wahrscheinlicher als eine diphyletische Entstehung der Dicotylen wäre.

Mit diesen bisher dargestellten Ergebnissen ist aber der Kreis der bisher gemachten Erfahrungen noch nicht völlig dargestellt.

Zunächst sei erwähnt, daß die Aristolochiaceae mit den niedersten Ranales, insbesondere den Nymphaeaceae und Magnoliaceae, positive Reaktionen geliefert haben (Lange). Damit ist zum erstenmal ein begründeter Hinweis für den Anschluß dieser so solitären Gruppe gewonnen worden.

Dann haben die Alismataceae mit den Magnoliaceae positiv reagiert (Lange, Meineke); damit erscheint der Anschluß der Helobiae an die niedersten Ranales nun definitiv gesichert.

Ferner haben die Pinaceae mit den Nymphaeaceae und Magnoliaceae sowie mit den Taxaceae und Gnetaceae, nicht aber auch mit den Araucariaceae, Ginkgoaceae und Cycadaceae deutliche Ausflockung gegeben (Kirstein).

Endlich ist der unzweifelhafte Anschluß (vor der Hand leider noch nicht reziprok, sondern erst von oben herab) der Pinaceae an die Selaginellaceae gewonnen (Kirstein).

Es fragt sich nun, inwieweit man diesen nicht unwichtigen Ergebnissen bezüglich der Beurteilung der phylogenetischen Verwandtschaft Vertrauen schenken darf. Mit Nachdruck betone auch ich den von Janchen eingenommenen Standpunkt und mache ihn ausdrücklich zu meinem eigenen, daß die Serum-Reaktionen an sich nichts über Verwandtschaften aussagen, sondern nur Eiweißgleichheiten, also physiologisch-chemische Übereinstimmungen resp. Abweichungen kennen zu lehren vermögen. Unter keinen Umständen haben wir in den Serum-Reaktionen das systematische Panacée in der Hand — wir würden uns sonst zu sehr von Goethes satirischem Wort betreffend die Wissenschaft getroffen fühlen müssen: „Und wer nicht denkt, dem wird sie geschenkt, er hat sie ohne Sorgen“ — sondern wir sehen nur einen neuen Weg der Forschung geöffnet, dessen Ergebnisse mit denen der andern systematischen Methoden verglichen werden müssen und nicht als wertvoller, sondern nur als ebenso beachtenswert in die Wagschale fallen.

Nun ist es für die bisherigen Resultate der botanisch-systematischen Serumforschung nicht ungünstig, daß bisher kein einziges unter ihnen dem, was wir bisher als möglich, ja wahrscheinlich anzusehen pflegten, widerspricht. Im Gegenteil, es bleiben auch nach unsern Forschungen die großen Reihen der Monocotylen, der Ranales, Rosiflorae, Centrospermae, Amentales, Parietales, Campanulatae gut beisammen und nur über ihre gegenseitige Verknüpfung werden Aussagen gemacht. Auch andere Reihen — besonders die Umbelliferales und Contortae wurden bisher geprüft — bleiben völlig im bisherigen Bestand; nur ihr Anschluß an das Netz der bisher einigermaßen festgelegten Gruppen ist noch nicht gefunden. Ich teile deshalb über diese Formenkreise vorläufig noch nichts mit. Auch mache ich noch keine Angaben über die aus den bisher geprüften Reihen ausscheidenden Familien und über ihren Anschluß. Dies sei den Detail-Veröffentlichungen meiner Schüler vorbehalten.

Mit dem bisher Ausgeführten wird nun noch nicht gegeben, was diejenigen, die bisher meinem Faden folgten, von mir zu erwarten berechtigt sind: durch Aufrißzeichnungen läßt sich jede wirkliche phylogenetische Verwandtschaft darstellen und nur solche geben einen klaren Überblick über das Wissenswerte.

Wenn ich in Fig. 2 versuche, die Eiweißverwandtschaft in Stammbaumform zu geben, so ist folgendes vorauszuschicken:

Klarer Weise deutet die Reaktion, ob nah oder fern anzeigend, nur auf innerhalb gewisser Grenzen liegenden gemeinsamen Ursprung



der verschiedenen Formen. Sie gibt eine Linie von geringerer oder größerer Länge, sagt dagegen nichts darüber, ob diese Linie als Gerade verläuft oder ob sie ein- bis mehrfach gebrochen ist. Ob demnach der Antigen-Formenkreis, der als Ausgangspunkt der Reaktion dient und das Immunserum geliefert hat, geradlinig oder durch gebrochene Linien mit den Formenkreisen zu verbinden ist, die Reaktion ergeben, geht aus der Reaktion an sich nicht hervor. Nur durch Kombination mehrerer von verschiedenen Ausgangspunkten aus erhaltener Reaktionen kann erschlossen werden, wo Abzweigungen von der Hauptlinie des Stammbaums vorhanden sind.

Was als Hauptlinie zu betrachten ist, wird dadurch charakterisiert, daß oberhalb der Abzweigung noch Formen vorhanden sind, die mit denen unterhalb der Abzweigung durch auffallend gleichartige morphologische Charaktere verknüpft sind. Ich betrachte als Hauptlinie des in Fig. 2 dargestellten Verknüpfungsbaumes die von den Magnoliaceae zu den Myrtales führende Linie deshalb, weil auf ihr oberhalb der bei den Berberidaceen stattfindenden Abzweigungen noch die wie die Berberidaceen zu den Ranales gehörigen Ranunculaceae liegen.

Weshalb bei den Berberidaceae mehrere reagierende Familien auf Abzweigungen liegen, dort also bisher zwei große Äste des Dicotylenreiches als Seitenlinien ansetzen, geht ohne weiteres aus der Reaktionsamplitude der Chenopodiaceae einerseits (Centrospermenast), der Cruciferae anderseits (Parietalesast) hervor. Keiner dieser Äste reagiert, da die Anfangsglieder derselben noch nicht untersucht sind, bisher mit einer Form des andern. Sie werden nur durch gemeinsame Reaktion mit den Berberidaceae bisher untereinander verbunden. Doch ist mit Sicherheit zu erwarten, daß, wenn, was in kurzer Zeit der Fall sein wird, die Resedaceae und Phytolaccaceae als Centra verwendet werden, diese Familien gegenseitig und damit die Anfangsglieder der Äste der Centrospermen und der Parietales miteinander Ausflockung geben werden. Durch die bisherigen Reaktionen ist aber der gebrochene Lauf der Linien von den Magnoliaceae zu den Phytolaccaceae und von den Magnoliaceae zu den Cruciferae bereits festgestellt, mit andern Worten, es steht fest, daß diese Familien auf Seitenästen des Eiweißverwandtschafts-Stammbaums liegen.

Es wäre wünschenswert, aus der Stärke der Reaktion die Entfernung der einzelnen Familien untereinander mit etwas größerer Sicherheit ungefähr wenigstens bestimmen zu können; dann würde, gewissermaßen automatisch, die Länge der einzelnen geraden oder gebrochenen Verbindungslinien zwischen den Familien aufgezeichnet und dadurch ein Stammbaum der Eiweißverwandtschaft gegeben werden können, der mit dem hypothetischen natürlichen die größte

Übereinstimmung zeigen würde. Leider ist dies nicht mit Sicherheit möglich. Aus den oben auseinandergesetzten Schwierigkeiten der Methode, insbesondere aus der völlig unkontrollierbaren verschieden starken Immunisationsfähigkeit der Versuchstiere ergibt sich die Unsicherheit der diesbezüglichen Versuche; nur die Reaktionen von verschiedenen und möglichst vielen Ausgangspunkten aus können, wie oben dargestellt, in dieser Beziehung sicher zum Ziele führen.

Immerhin wurde in unserer Figur 2 die Reaktionsstärke, wenn auch nur provisorisch, in der Länge der Linien berücksichtigt. In dieser Beziehung wurden aber auch die anderwärts bekannten systematischen Einteilungsprinzipien mit in Rechnung gezogen: wir sind froh, von den Selaginellaceen zu den Pinaceen, von diesen zu den Magnoliaceen, von diesen zu den Alismataceen überhaupt unzweideutige Reaktionen erhalten zu haben. Wie lang oder wie kurz die Linien zwischen diesen Formenkreisen in unserer Aufrißzeichnung auszufallen haben, ist dem gegenüber vor der Hand irrelevant. Man kann also nach unsern Ergebnissen nicht sagen, daß die Verwandtschaft zwischen Rosaceae-Magnoliaceae und Pinaceae-Magnoliaceae gleichweit sei, oder daß ebenso lange Zeiträume erforderlich waren, um aus einer Pinacee eine Magnoliacee, wie aus dieser wieder eine Ranunculacee entstammen zu lassen; wenn auch das gleiche Immunserum von den Magnoliaceae aus sowohl die Pinaceae wie die Rosaceae erreichte, so zeigt doch die allgemeine Morphologie unzweideutig, daß die Distanzen dieser Familien gegenseitig sehr verschiedene sein müssen. Diesen Erwägungen wurde in der Figur Rechnung getragen.

Unsere Figur 2 soll kein Definitivum darstellen; sie ist ein Extrakt aus Tausenden von Reaktionen, aber doch immer nur von einem verschwindenden Bruchteil der notwendigen. Auf dem Centrospermenast z. B. liegen die Familien der Phytolaccaceae und Aizoaceae den Berberidaceae näher als alle andern Familien. Diese Aufzeichnung widerspricht nicht der von den Chenopodiaceae vor der Hand erst allein gefundenen Reaktion, sondern steht mit ihr in Übereinstimmung; anderseits entspricht sie unsern allgemeinen Vorstellungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Centrospermen und wurde deshalb provisorisch so gemacht. Die Anklänge an Apocarpie bei den Phytolaccaceae, die totale Fächerung des Gynoeceums der Aizoaceae lassen diese Familie schrittweise den Ranales näher verwandt erscheinen. Bis sie als Ausgangscentra für Reaktionen selbst benützt und geprüft sein werden, nehmen sie ihre Stellung nur provisorisch ein.

Die unternommenen Untersuchungen müssen klarerweise völlig voraussetzungslos weiter geführt werden; aber jede definitive Festlegung der Stellung einer Familie an dem nach morphologisch-syste-

matischen Gründen vorausgesagten Fleck stellt eine Bekräftigung der Untersuchungsergebnisse unserer Methode dar. Und hier sei auf das nicht zu unterschätzende Ergebnis ganz besonders hingewiesen, daß unsere Untersuchungen bisher noch in keinem einzigen Fall etwas ergeben haben, was mit vernünftigen morphologisch-systematischen Erwägungen in Widerspruch stünde. Im Gegenteil: Die wohlcharakterisierten Reihen bleiben alle beisammen; die Verknüpfung derselben ist mehrfach genau so, wie sie von den urteilsfähigsten Bearbeitern dargestellt wurde.

Eine Anzahl von allgemeinen interessanten Erörterungen sind noch an die hier dargestellten Resultate zu knüpfen:

1. Die Reaktion von den Pinaceae zu den Selaginellaceae ist positiv, zu Ginkgo und den Cycadaceae negativ. Die Eiweißverwandtschaft zeigt, daß der Stammbaum der höheren Pflanzen nicht von den Filices eusporangiateae zu den Cycadofilices—Cycadales—Bennettitales—Magnoliaceae geht, sondern daß die Linie Muscineae—Lycopodiales eligulatae—Lycopodiales ligulatae—Coniferales—Magnoliaceae eingehalten wurde.

2. Damit wird überwiegend wahrscheinlich, daß die Gymnospermen diphyletisch sind, daß zwar die Cycadales und Bennettitales von den Cycadofilices abstammen, nicht aber die Coniferales.

3. Dadurch, daß die Reaktion von den Pinaceae zu den Gnetaceae (Ephedra) positiv ist, wird zum Überfluß nochmals die Gymnospermie der Gnetales und ihre Verwandtschaft mit den Pinaceae festgestellt, ihre Zusammengehörigkeit mit den Santalales dagegen beseitigt. Der Anschluß der Gnetales an den Coniferenstamm ist eine wertvolle Bereicherung unserer Kenntnisse.

4. Da die Blüte der Lycopodiales ligulatae, die als Aszendenten der Pinaceae in Frage kommen, nämlich der Selaginellaceae resp. Sigillariaceae oder Lepidodendraceae eine wirkliche Blüte ist, kann auch der Zapfen der Pinaceae keine Infloreszenz, sondern muß eine Blüte sein. Es entfallen die Spekulationen über den Zweigcharakter der Fruchtschuppe der Pinaceae wie auch der Gegensatz, der zwischen den Pinaceae einerseits, den Araucariaceae andererseits insofern konstruiert wurde, als letztere echte Blüten, erstere dagegen Blütenstände haben sollen.

5. Demnach ist die Fruchtschuppe der Coniferenblüte der Ligula des Makrosporophylls der Lycopodiales ligulatae analog, die Trag-schuppe dem Makrosporophyll selbst.

6. Es würden demnach die Pinaceae phylogenetisch tiefer stehen als die Araucariaceae — falls letztere, die noch keine Reaktion mit den Pinaceae gegeben haben, nicht überhaupt nur eine den Pinaceae konvergente Gruppe darstellen. Wieviel auf das „hohe geologische

Alter“ der Araucariaceae gegenüber dem rezenteren Auftreten der Pinaceae zu geben ist, steht dahin; doch verweise ich darauf, daß die Reste der Monocotylen (Palmen) unzweifelhaft aus älteren Schichten vorliegen, als die nun zweifelsfrei als anzeustraler nachgewiesenen niedersten Dicotylen (Ranales).

7. Schon bei den Gymnospermen setzt die Blütenreduktion ein: Die Taxaceae haben positive Serum-Reaktion mit den Pinaceae gegeben. Bei *Taxus* ist demnach die männliche Blüte ursprünglicher gebaut als die weibliche (interessanter Gegensatz zu *Cycas*).

8. Der azyklische Bau und die Dreizähligkeit der Blütenhülle sind nun nachgewiesenermaßen den Helobiae von den Ranales übernommen. *Magnolia* hat mit *Alisma*, nicht aber z. B. mit *Potamogeton* reagiert. Demnach sind die Alismataceae, Butomaceae, Juncaginaceae die primärsten Monocotylen.

9. Auch bei den Monocotylen setzt die Blütenreduktion, und zwar erkennbar in zwei Reihen, ein: die Pandanales, denen die von den Helobiae abzulösenden Potamogetonaceae zugezählt werden müssen, zeigen Apokarpie unter Reduktion des Perianths, die andere, zu den Farinosae—Liliiflorae aufsteigende Reihe zeigt Sympokarpie unter Beibehaltung des Perianths.

10. Das Normaldiagramm der Spadiciflorae und Spathiflorae ist das fünfkreisige Liliaceen- etc. Diagramm; in Anbetracht dessen, daß dieses Diagramm bereits bei echten Helobiae vorliegt, ist seine Bezeichnung als typisches Monocotylen-Diagramm auch in genetischer Hinsicht durchaus gerechtfertigt. Die Reduktion bei den Spadiciflorae und Spathiflorae liegt auf der Hand; eine Annäherung der Araceae an die Piperales unter den Dicotylen kann garnicht in Frage kommen.

11. Auch die Ableitung der Gramineenblüte vom Liliaceen-Diagramm ist gerechtfertigt.

12. Innerhalb der Ranales versagt die jetzt beliebte Einteilung nach den Sekretzellen. Es ist natürlicher, in dieser Reihe, die wohl danach in zwei Reihen zu trennen wäre, die azyklischen resp. hemizyklischen Formen den euzyklisch vielkreisigen (resp. bei den Myristicaceae, Lactoridaceae reduzierten) entgegenzustellen. — Die Gefahr einer Überschätzung der anatomisch-systematischen Methode liegt hier wie anderwärts nahe.

13. Die einst von mir gegebene, sich an Eichler anlehende Erklärung des Lauraceen-Gynoeceums als aus drei Blättern sympokarp ziehe ich ausdrücklich zurück. Sie war eines der besten Beispiele einer Suggestion durch den überwiegenden Einfluß eines Lehrers. Denn ich habe einst in meinen Darstellungen ausdrücklich betont, daß, wenn bei den Lauraceae mehrere Karpelle als Abnormität auftreten, diese neben dem normalen Fruchtknoten als stielartige Ge-

bilde aus der Blütenaxe herauskommen. Dies ist der klarste Beweis für die Apokarpie der Lauraceae, mit andern Worten dafür, daß deren normaler Fruchtknoten ein einziges, in sich geschlossenes Karpellblatt ist. Die häufig auftretende Dreilappigkeit der Narbe erklärt sich ohne weiteres aus dem Druck, innerhalb der nach der Dreizahl gebauten Blüte. — Die Lauraceae verhalten sich demnach zu den Monimiaceae genau ebenso, wie die Leguminosae zu den Rosaceae.

14. Höchst beachtenswert ist die Serum-Reaktion der Magnoliaceae etc. zu den Aristolochiaceae. In Anbetracht der bisher völlig isolierten Stellung der Aristolochiaceae (sie sind eine der ganz wenigen Familien, bei denen die Bearbeitung in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ auch nicht einmal eine Vermutung über den Anschluß enthält) ist dies Ergebnis wertvoll. — Damit ist aber nur bezüglich dieser einen „Hysterophyten“-Familie (die demnach den Namen Hysterophyt garnicht verdient) etwas ausgesagt; die im System angeschlossenen Rafflesiaceae, Balanophoraceae etc. sind noch ebenso unsicherer Stellung, wie bisher.

15. Der in vergleichend-morphologischer Beziehung überaus wichtige Übergang von der 3- zur 5-Zahl der Blüten vollzieht sich in der Hauptreihe des Stammbaums im eng geschlossenen Formenkreis der Berberidaceae-Ranunculaceae. Da aber die Centrospermae mit 5-Zahl zu beginnen scheinen (Phytolaccaceae), da in der Mitte des Centrospermenastes (Rumicoideae etc.) 3-Zähligkeit herrscht, die bei weiter entwickelten Formen (Urticales) wieder der 5-Zähligkeit weicht, so dürfte das Merkmal der 3-Zähligkeit für phylogenetische Betrachtungen keine überwiegende Bedeutung haben. Die 5-Zähligkeit scheint in mehreren Reihen erworben zu sein, wie sie ja auch bekanntlich in vielen Familien wieder abändert.

16. Die morphologische Natur der Blumenblätter und ihre Bedeutung für die phylogenetische Systematik ist sehr verschieden. Wie bisher allgemein angenommen, sind die primärsten Blüten der Siphogamen perianthlos resp. nur mit indifferentem Protagma versehen (Coniferae); die Perianthentwicklung der Bennettitaceae und Magnoliaceae ist als Konvergenz zu deuten. Bei diesen ist aber gleicherweise (insbesondere bei den Ranales, um nur von rezenten Formenkreisen zu sprechen) jedes Perianthblatt und demnach bei den höheren Formen klarerweise auch jedes Blumenblatt im allgemeinen ein ganzes Phyllo. Bei den heterochlamydeischen höheren Archichlamydeen, die sich von den heterochlamydeischen Ranales ableiten (z. B. Rosaceae) ist die Sache natürlich genau ebenso. Dagegen liegt in den Centrospermen eine Reihe vor, die von Anfang an (Phytolaccaceae) typisch homochlamydeisch ist. Von ihr bilden die höchsten Caryophyllaceae

(Silenoideae) die Spitze; deren Heterochlamydie ist demnach prinzipiell verschieden von der Heterochlamydie der andern Archichlamydeae und ich verweise mit Nachdruck auf die früheren Untersuchungen meiner Schüler, nach denen die Blumenblätter der Silenoideae aus serialem Dedoublement der äußeren Stamina entstanden sind. Gleichfalls mache ich darauf aufmerksam, daß die vom Centrospermenstamm abzweigenden Amentales und Urticales primär monochlamydeisch sind, daß sich also ihre Ableitung von einem heterochlamydeischen Formenkreis nicht bestätigt.

17. Es ist anzunehmen, daß die 4-zähligen, als Rhoeadales zusammengefaßten Formen der Parietales von 5-zähligen abstammen. Unter den Rhoeadales sind die Capparidaceae die primärsten; ihnen stehen die Cruciferae am nächsten. Die Papaveraceae dagegen haben sich von den Capparidaceae aus als besonderer Zweig entwickelt.

18. In Anbetracht der nahen Verwandtschaft der Rosaceae mit den Ranunculaceae ist durch neue entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen die Entstehung des polyandrischen Rosaceen-Andröceums (ob zyklisch oder azyklisch?) von neuem zu prüfen; ein gleiches gilt von den polyandrischen Blüten der niedersten Parietales, bei denen jetzt schon teilweise Azyklie angenommen wird. Zu diesen Untersuchungen ist die objektive Bornsche Plattenmethode heranzuziehen, denn die bisher geübte Lupenbeurteilung im Entstehen begriffener Gewebehöcker ist bei polyandrischen Blüten absolut unzuverlässig, und entwicklungsgeschichtliche Daten über solche werden, wie ich aus vielfältiger Erfahrung weiß, fast in der ganzen Systematik beistimmend zitiert, wenn sie zu den Meinungen des Bearbeiters passen, andernfalls aber ohne Bedenken angezweifelt.

19. Die von Schumann aufgenommene Ansicht Bentham-Hookers über die nahe Zusammengehörigkeit der Aizoaceae und Cacteeae ist irrig; hier liegt typische Konvergenz vor.

20. Über die Pleiophylie der Sympetalen kann kein Zweifel mehr herrschen. Wie kein Anschluß der Tubiflorae, die unter sich teils sehr nahe verwandt befunden wurden, an die unterständigen Formen gefunden werden konnte, so geben nicht einmal sich scheinbar so nahe stehende Familien wie die Compositae und Dipsaceae miteinander Reaktionen.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Biologie der Pflanzen](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [12\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Mez Carl, Gohlke Kurt

Artikel/Article: [Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Verwandtschaften der Angiospermen 155-180](#)