

Die Sporangiphor-Theorie und die Herkunft der Coniferen.

Von
R. Pilger.

Die Auffassung des Sporangiphors bei Bower (The origin of a Land Flora, 1908) gründet sich auf seine Theorie, daß alle Blätter ohne Unterschied Anhängsel der präexistierenden Achse sind und daher auch keine Regelmäßigkeit in der Anordnung zu zeigen brauchen; ein prinzipieller Unterschied zwischen Makrophyllinen und Mikrophyllinen existiert nicht. Die mikrophyllen Formen sind primär, die großblättrigen *Filicales* sind abgeleitet. Die Anhängsel der Achse (Blätter) brauchen nicht alle denselben Ursprung zu haben; es ist selbst denkbar, daß an derselben Achse Anhänge verschiedener Natur auftreten. Man darf die bei den höheren Pflanzen gewonnenen Kategorien von Achse, Blatt, Emergenz u. a. nicht ohne weiteres auf die Kryptogamen übertragen. So ist für diese ein Terminus notwendig, den es bei höheren Pflanzen nicht gibt, das „Sporangiophor“, „a structure which bears sporangia“. Vielleicht läßt sich das Sporangiphor unter den Begriff der Emergenz im weiteren Sinne unterordnen. In welchem Verhältnis stehen Sporangien, Sporangiphor und Sporophyll zu einander? Bei *Lycopodium*, *Selaginella* und Verwandten trägt die Achse selbst oder das Sporophyll das Sporangium; stets besteht ein regelmäßiges Verhältnis zwischen beiden. Bei Equiseten und Calamarien trägt die Achse Sporangiphore und zwar ist z. B. bei *Equisetum* der Strobilus rein aus Sporangiphoren zusammengesetzt, während bei anderen Formen wechselnde Beziehungen zwischen diesen und Brakteen (= Sporophyllen) vorhanden sind; z. B. hat *Calamostachys* abwechselnde Wirtel von Sporangiphoren und Brakteen, bei *Palaeostachya* stehen die Sporangiphore in der Achsel von Brakteen. Bei den Farnen mit ihrem stark vergrößerten Sporophyll sind noch primitiver die runden Sori mit relativ wenigen, simultan ausgebildeten Sporangien, die einem Sporangiphor etwa von *Equisetum* homolog sind; stärker abgeleitet sind die Sori der Polypodiaceen. „It has been seen that spore-bearing bodies may be borne directly on the

axis or on the appendages; the latter is the case in the Ferns, the chief difference between them and the strobiloid forms being that the appendages here are large and the sori, or sporangiophores, very numerous. Regarded in this light, the Fern-type is not a thing distinct or apart; the difference from other types is mainly one of the degree of development of the sporophyll which bears the sori.“ (p. 151).

Bei dieser Auffassung des Sporangiphors liegt kein Grund vor, es für das Resultat einer Metamorphose eines vorher existierenden Anhangs oder Teiles der Pflanze zu halten. Die Beziehung von Sporangien oder Sporangiphoren zu Brakteen oder Sporophyllen ist gewöhnlich eng und dient dem Schutze und der Erleichterung der Ernährung; notwendig ist die Beziehung nicht.

Goebel (Organographie der Pflanzen, 2. Aufl. 2. Teil, 1915—1918) lehnt den Sporangiphor-Begriff im Sinne Bower's überhaupt ab. Die Sporangien stehen an Blättern oder homologen Organen, die als Sporophylle zu bezeichnen sind. „Von dem Satze, daß die Sporangien deutliche Produkte von Blättern sind, machen nur die Selaginellen eine Ausnahme. . . .“ „Der Vergleich mit *Lycopodium* legt die Annahme nahe, daß jedenfalls ursprünglich auch die *Selaginella*-Sporangien blattbürtig waren.“ Die Schwierigkeit der Homologisierung bei den fossilen Formen aus der Verwandtschaft der Equiseten ist jedenfalls nicht gering; Goebel streift diese Dinge nur kurz. Ausführlicher geht darauf Hirmer (Handbuch der Palaeobotanik I, 1927) ein. Hirmer unterscheidet zwischen makrophyllen und mikrophyllen Formkreisen (also etwa *Filicales* und *Lycopodiales*). Den Beginn des mikrophyllen Typus sehen wir bei den alten Psilophyten, etwa bei *Asteroxylon*, doch ist gerade bei solchen Formen wie *Asteroxylon* an die Möglichkeit der Entstehung des makrophyllen Typus zu denken, indem der Wedel der Makrophyllinen abgeleitet werden kann von einem System von Seitensprossen in der Art der Fruktifikations-Seitensprosse von *Asteroxylon*. Das ist es dann erklärlich, daß das Sporangium endständig, randständig und flächenständig in den verschiedenen Gruppen sein kann; es findet eine allmähliche Entwicklung des Sporophylles statt. Andererseits ist die Bekleidung mit dornartigen Blättchen bei *Asteroxylon* der Ausgangspunkt für die Mikrophyllie der *Lycopodiales* und *Equisetales*. Nun werden bei diesen Formen, nachdem keine an den Zweigen endständigen Sporangien mehr gebildet werden, die Mikrophyllen Träger der Sporangien = Sporophylle und zwar bleiben sie ungeteilt, mehr oder weniger peltat (*Equisetum*), oder sie werden serial geteilt in einen fertilen Abschnitt (Sporangiphor) und einen sterilen Abschnitt (eigentliche Sporophyll). Die einzelnen Typen sind in dem Werk von Hirmer einzusehen (z. B. p. 468 ff.). Die Sporophylle sind also bei den *Filicales* und *Lycopodiales* verschiedener Natur.

Will man die Gymnospermen mit den Gefäßkryptogamen in Verbindung setzen, so erhebt sich 1) für die Cycadaceen,

2) für die Coniferen die Frage, ob sie mikrophyll oder makrophyll sind, ferner wie ihre Carpelle zu deuten sind und ob Sporangiphore vorhanden sind. Für die *Cycadales* wird man ohne weiteres den Anschluß an die *Filicales* finden: bei der Gattung *Cycas* sind am großen Sporophyll randständige Samenanlagen vorhanden, die Reduktion kann dann der Zapfenform entsprechend bis zur Schildform weitergehen. Für die einfache Sporangiphor-Natur der Staubblätter der Coniferen im Sinne Bower's spricht sich neuerdings Joseph Doyle aus (Notes on the staminate cone of *Larix leptolepis*, Proc. Roy. Irish Acad. XXXVII, Sect. B (1926) 154—169, T. 10—12). Man kann, wie Doyle ausführt, entweder den Typus der Mikrosporophylle der Pinaceen für primitiv halten oder das \pm radial symmetrische Sporophyll, „perhaps somewhat as in *Taxus* or the sporangiophore of *Equisetum*“. Doyle ist für die letztere Ansicht, für die schon die Anlage eines radiären Staubblattes bei *Torreya* mit Abort mehrerer Sporangien, ferner die größere Zahl der Sporangien bei *Araucariaceae* und *Cupressaceae* spricht. Er findet bei *Larix* in der Endschuppe des Stamen zwei Harzlücken, die in keinem Zusammenhang mit dem sonstigen Harzkanalsystem stehen; in ihnen sieht er rudimentäre Sporangien; ebenso stark sind diese Lücken bei *Pseudotsuga* entwickelt, schwach auch bei *Picea* und *Pinus*. Hieraus läßt sich auf die Entwicklung aus einem radiären Typus des Stamens schließen. Die Harzlücken fehlen bei *Cedrus*; dafür laufen Zweige der Hauptkanäle der Blütenachse durch das ganze Stamen; es liegt also hier ein ganz anderer Entwicklungsmodus vor.

Ist also das primitive Stamen der Coniferen und Ginkgoaceen von radial symmetrischem Typus, so war es niemals von Blattnatur, niemals in der Richtung auf eine abgeflachte Lamina entwickelt, sondern von der Natur eines reinen Sporangiphores der *Equisetales* (im Sinne von Bower). Die eventuell früher vorhandenen Brakteen zwischen den Sporangiphoren sind restlos abortiert. Doyle faßt seine Ansicht (p. 167) folgendermaßen zusammen: „Evidence is presented from *Larix* and other Conifers in support of the theory that the primitive stamen of the Conifer and Ginkgo phyla was a radially symmetrical structure, carrying numerous sporangia distally attached, and of a non-foliar sporangiophoric nature, i. e., a modification of a primitive reproductive branching system, upon which the flattened, photosynthetic lamina condition was newer impressed.“ Entsprechend sieht Doyle im primitiven Megastrobilus der Coniferen eine Gruppe von „sporangiophoric structures“; es ist aber der große Unterschied gegenüber dem männlichen Strobilus vorhanden, daß alle Sporangiphore Beziehungen zu einer Braktee haben; die Brakteen sind hier beibehalten. Mit der Fixierung des Sporangiphors (ovular stalk) axillär zur Braktee ergibt sich die Ableitung der verschiedenen Formen des weiblichen Zapfens.

Gegen die Auffassung Doyle's von der reinen Sporangiphor-Natur der Stamina der Coniferen ohne Zu-

sammenhang mit Blättern (Brakteen, Sporophyllen) spricht zunächst der morphologische Vergleich. Doyle hat die Stellung der Blüte und ihr Verhältnis zum vegetativen Teile der Pflanze ganz außer acht gelassen, nach dem ein reines Sporangiphor nicht vorliegen kann. Zu dieser Auffassung kann man nur kommen, wenn man von Formen mit männlichen Blüten ausgeht, die von der vegetativen Region scharf getrennt sind und aus eigenen Knospen hervorgehen, wie es bei den Pinaceen oder *Taxus* der Fall ist. Je mehr die Blüte vom vegetativen Teil differenziert ist, desto stärker ist auch die Verschiedenheit von Stamen und Laubblatt ausgeprägt. In verschiedenen Gruppen der Coniferen kommen aber männliche Blüten an den Spitzen von Laubzweigen vor, bei denen die Sporophylle sich nur wenig von den Laubblättern unterscheiden und auch die Stellung der Laubblätter fortsetzen; wesentlich sind sie von den Laubblättern eben nur dadurch unterschieden, daß sie Sporangien tragen. Hier muß man doch von Sporophyllen und nicht von Sporangiphoren reden. Vergleichen wir die Podocarpaceen. Hier entsprechen die männlichen Blüten entweder einem Zweig, sind also axillär und von eigener Knospenhülle umgeben, oder sie stehen an Zweigenden, vom sterilen Teil wenig abgehoben; die Form der Stamina ist gegen die der sterilen Laubschuppen des Zweigleins wenig verändert. Ebenso kommen bei den Cupressaceen die terminalen männlichen Blüten mit Übergang zur vegetativen Region vor. Fortschritte zu selbständiger Gestaltung der männlichen Blüte finden sich bei *Juniperus* § *Oxycedrus* und bei *Arceuthos*. Die oft deutlich stielartige Ausbildung der Basis des Sporophylls ist offenbar nur durch das Raumbedürfnis der Sporangien bedingt. So wird man auch dem Stiel des Stamens bei *Araucaria* keine morphologische Bedeutung beilegen, bei welcher Gattung auch die Schuppenblätter in die Sporophylle übergehen können. Bei den Formen mit Übergang von der sterilen Region zu männlichen endständigen Blüten wird man zunächst an die *Lycopodiaceae* erinnert, wenn man die Formen mit „tieferstehenden“ Gruppen in Verbindung setzen will, etwa *Lycopodium* oder *Selaginella*; doch fällt sofort der Unterschied ins Auge, daß hier das Sporophyll nur ein Sporangium trägt (im Gegensatz zu den Coniferen, bei denen die größere Zahl der Sporangien ursprünglich ist), und zwar auf der Oberseite, wobei öfters der Zusammenhang zwischen Sporophyll und Sporangium, der bei den Coniferen außer Zweifel steht, nicht sicher ist. Das Stamen der Coniferen ist stets ein einheitliches Gebilde, also ein Sporangiphor oder Sporophyll (im Sinne der Cycadeen), während im weiblichen Zapfen sich in erstaunlicher Formenmannigfaltigkeit Ausgliederungen des Megasporophylls finden, die auch als reduzierte Achselsprosse aufgefaßt werden. Auf diese in zahlreichen Arbeiten behandelte Streitfrage braucht hier nicht eingegangen zu werden; die ganze Literatur findet sich in der Bearbeitung der Coniferen in der zweiten Auflage von Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, zusammengestellt. Wenn das Gebilde, das als Fruchtschuppe oder

Epimatium bezeichnet wird, als eine „Ligula“ angesehen wird, so ist offenbar der Vergleich mit den ligulaten *Lycopodiales* für diese Auffassung maßgebend gewesen; das wird ausdrücklich in den serologischen Arbeiten der Schule von Mez hervorgehoben. Nun ist von vornherein auffallend, daß nur das Megasporophyll der Coniferen eine Ligula erzeugt, während die Laubblätter keine Spur einer solchen besitzen, im Gegensatz zu den *Lycopodiales*, die entweder ligulat oder eligulat sind. Die Blätter von *Lepidodendron* etwa zeigten eingesenkt in einer besonderen Grube im Blattpolster eine scharf abgesetzte kleine Ligula. In den Blütenzapfen findet sich vor dem Sporangium an der Stelle, wo die Sporophyllspitze scharf umbiegt, eine kleine Ligularschuppe, die deutlich abgesetzt mit dem Sporangium in keiner Verbindung steht. Bei den samenähnlichen Gebilden *Lepidocarpon* ist die Ligula gleichfalls getrennt und es bleibt zweifelhaft, ob die integumentartige Bildung dem Integument der Samen der *Cycadofilices* zu vergleichen ist. Sollte man bei den Coniferen von einer Ligula reden, so wäre anzunehmen, daß diese überall geschwunden und nur im Megasporophyll erhalten geblieben ist, wo sie eine eigenartige Ausbildung erfahren hat. Morphologisch vergleichbar wäre allenfalls die Ausbildung bei *Saxegothaea* und *Microcachrys*; bei *Araucaria* liegen die Verhältnisse ganz anders, da die „Ligula“ dort ein die Samenanlage einhüllendes Gebilde ist. Bei *Agathis* fehlt die Ligula ganz, und es ist keineswegs bewiesen, daß eine Verwachsung oder Reduktion vorliegt. Die Mez'sche Schule sieht den Zusammenhang mit den ligulaten *Lycopodiales* als erwiesen an. Entsprechend den Ergebnissen von Kirstein (1918 und 1922; vergl. Nat. Pflanz.-Fam. p. 147) hat Mez (Drei Vorträge über die Stammesgeschichte der Pflanzenwelt (1925) p. 32—33) den Gedankengang kurz programmatisch dargestellt: Der Hauptstamm des Pflanzenreiches hat sich vom Devon bis zum obersten Jura entwickelt in der Linie *Psilotales* → *Selaginellaceae* → *Pinaceae* → *Wielandiellaceae*, welche letztere von den *Bennettitaceae* prinzipiell verschieden und als eigene Familie und Reihe aufzustellen sind.“ „Demgemäß sind meine früheren Thesen, wonach die heutigen Gymnospermen pleiophyletisch und die Dikotylen über die Pinaceen von den *Lycopodiales* abzuleiten sind, durch die Serologie weiter und weiter bekräftigt worden.“ „Auf dem Hauptstamm des Pflanzenreiches stellt die Vermehrung der zusammengestellten Sporophylle (niedrige Blüte) bis zu den *Pinaceae* hinauf eine Progressions-, von da ab eine Reduktionsreihe dar.“ „Aus der (niedrigen) Blüte der *Selaginellaceae* - *Pinaceae* hat sich die höhere Blüte der *Wielandiellaceae* - *Magnoliaceae* phylogenetisch entwickelt.“ „Meine These, daß die Fruchtschuppe der *Abietineae* homolog sei der Ligula der *Lycopodiales ligulatae*, steht unerschüttert; sie eröffnet das Verständnis für die Blüte der *Coniferales* wie dem zufolge der *Angiospermae*.“

Das sind lapidare Sätze, die, wenn man den Stand der serologischen Forschung über den Gymnospermen-Ast überblickt

und den morphologischen Vergleich heranzieht, mehr als Behauptungen dastehen, als daß sie sich zwingend aus den Tatsachen ergeben. Otto Eisenträger (Untersuchungen über die Brauchbarkeit der Serodiagnostik für die Verwandtschaftsforschung in der Botanik, insonderheit innerhalb der Klasse der Gymnospermen, unter Anwendung der Präzipitationsmethode wie der Konglutinationsmethode nach Mez, Diss. 1928), stellt die tatsächlichen Gegensätze in den Ergebnissen der Forscher zusammen und kommt zu dem Schlusse, dem man sich nach Einsicht der verschiedenen Resultate kaum entziehen kann: „Die vergleichende Gegenüberstellung sämtlicher serologischer Befunde der verschiedenen Forscher auf dem Gebiete der Gymnospermen offenbarte Differenzen, die durch ihre diametrale Art eine einheitliche Festlegung der betreffenden Pflanzen in einem phylogenetischen System unmöglich machten. Diese Gegensätze stehen an Größe und Vielheit in keiner Weise denjenigen nach, die sich innerhalb der Gymnospermen durch die Ergebnisse der vergleichenden Morphologie und der übrigen Disziplinen gebildet haben.“ Besonders inbezug auf die Stellung von *Ginkgo* erscheinen die Gegensätze unüberbrückbar. Ich habe keine Veranlassung, mich etwa an dieser Stelle über Wert oder Unwert der serologischen Methode, mit der ich nicht praktisch gearbeitet habe, für die großen phylogenetischen Zusammenhänge zu äußern, darf aber die Behauptung wagen, daß ihre bisherigen widersprechenden Resultate inbezug auf die Gymnospermen nicht geeignet sind, Anschauungen, die auf der Basis der vergleichenden Morphologie gewonnen sind und die etwa vom Königsberger Stammbaum abweichen, für widerlegt zu halten.

Der Zusammenhang der Coniferen mit den Selaginellen oder Proselaginellen ist nicht erwiesen; vielmehr stammen nach meiner Ansicht die Coniferen von makrophyllen Reihen ab; entsprechend ist die Deckschuppe der Ligula der Selaginellen nicht homolog und sind keine Sporangiochore im Sinne der mikrophyllen Lycopodiales vorhanden.

Betrachten wir zunächst die Anatomie, so ergibt sich keine phylogenetische Beziehung zu einer bestimmten Gruppe der Pteridophyten. Thomson (vergl. Nat. Pfl.-Fam. p. 261) spricht dem Umstand besondere Bedeutung zu, daß den *Lycopodiales* die bei den Cycadeen und Coniferen vorhandenen Blattspur-Unterberechnungen fehlen. F. J. Meyer weist in seiner Studie: „Die diaplektischen Leitbündel der Lycopodien im Lichte der vergleichenden Anatomie und der Palaeobotanik nebst einem Ausblick auf die übrigen Pteridophyten“ (Engl. Bot. Jahrb. LX, 317—344) auf die selbständige Entwicklung der Leitbündeltypen in den einzelnen Gruppen der Pteridophyten etwa aus dem alten Psilophyten-Typus hin: „In allen genannten Fällen ist die leitbündelanatomische Organisation also bereits so fest in bestimmte Bahnen geleitet, daß die Erscheinung des sogenannten normalen sekundären Dickenwachstums, wie es die Koniferen und Dikotyledonen aufweisen, nicht mehr erreicht werden kann.“ Wenn sämtliche Gruppen nach ihrer

Stammanatomie nicht auf der „Hauptlinie des Stammbaumes“ stehen können und sich nach dem in der Arbeit gegebenen Schema drei Hauptreihen der Entwicklung aus dem ursprünglichen Typus ergeben, so besagt also die Anatomie für den Zusammenhang der Coniferen mit einer bestimmten Pteridophyten-Gruppe nichts besonderes.

Dann kommt die Entwicklung der Samen in Frage. Wir kennen Samen, die sich mit denen der Coniferen vergleichen lassen, nur bei Makrophyllinen der Pteridospermen-Reihe. Diese Samen sitzen auf Blättern vom Makrophyllen-Typus und besitzen ein Integument, das aus mehreren Einheiten zusammengesetzt ist, deren Ursprung und morphologische Bedeutung zweifelhaft ist (vergl. De Haan, Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments, in Rec. Trav. Bot. Néerl. XVII, 1920). Von den Samen der *Cycadofilices* geht offenbar eine Reihe aus bis zu den Samen der Cycadeen, Ginkgoeen und Coniferen (vergl. De Haan), besonders *Torreya*, *Cephalotaxus*, *Taxus*, während von den *Lycopodiales* nichts ähnliches bekannt ist. *Lepidocarpon* ist eine ganz andere Bildung.

Von großer Bedeutung ist ferner der Modus der Verzweigung und das Auftreten der Knospen im Zusammenhang mit Blättern, der sich nur in der Makrophyllinen-Reihe herausbildet. Bei den *Lycopodiales* ist die dichotome Verzweigung von den Mikrophyllen unabhängig und im Durchschnitt schwach entwickelt. Ein Zusammenhang von Knospe und Blatt ist nur bei den Makrophyllinen vorhanden und es ist denkbar, daß sich dieser regelmäßige Zusammenhang aus blattbürtigen Knospen der Farne entwickelt hat. Auch bei den Cycadaceen ist eine stärkere Verzweigung aus blattachselständigen Knospen nicht vorhanden; die \pm starke Verzweigung, die *Cycas revoluta* gelegentlich aufweisen kann, geht aus Adventivknospen auf dem unteren Teil der persistierenden Blattbasen hervor. Erst bei *Ginkgo* ist die reichere Verzweigung normal axillär.

Bei den Coniferen sind in mehreren Gruppen noch große Blätter vorhanden, besonders bei *Araucaria*, *Agathis*, *Podocarpus* § *Nageia*. Es ist nicht anzunehmen, daß diese Formen Fortbildungen aus dem mikrophyllen Typus darstellen, besonders wenn man den wichtigen Umstand bedenkt, daß die \pm parallel verlaufenden Blattnerven sich häufig gabeln, ohne daß Quernerven vorhanden sind, was ganz dem Verhalten von *Ginkgo* entspricht. Die Bemerkung von Mischke nach Goebel (Bot. Archiv XI [1925] 127): „Blätter, deren Nervatur eine „offene“ ist, kommen nur bei Farnen, Cycadeen und *Ginkgo* vor; bei allen anderen Samenpflanzen mit verzweigten Blattnerven zeigen die Nerven Querverbindungen“ ist also nicht richtig.

Eine ausführliche Darstellung dieser Tatsachen findet sich schon bei Tison (Sur la persistance de la nervation dichotomique

chez les Conifères, in Bull. Soc. Linnéene de Normandie 6e sér. IV (1913) 30—46, T. 4—5). Tison verfolgt bei einigen Arten von *Araucaria*, *Agathis*, *Podocarpus* § *Nageia* die reiche Dichotomie der Nervatur und weist darauf hin, daß ebenso bei dem Carpell von *Araucaria* und *Agathis*, sowie in den Fruchtschuppen der Coniferen die Nerven dichotom geteilt sind. „Il résulte des faits signalés ci-dessus que, dans les feuilles végétatives des Conifères, toutes les fois que la réduction n'a pas été poussée jusqu' à produire l'unité de nervure la nervation est nettement dichotomique. Il en est de même dans les feuilles spécialisées des strobiles femelles (bractées mères, écailles ovulifères).“ Die Persistenz einer solchen Nervatur bei den Coniferen ist von großem Interesse, da sie alten filicinen Ursprunges ist und sich besonders bei Farnen, Cycadeen, *Ginkgo* erhalten hat.

Die Serologen bringen auch *Welwitschia* in enge Beziehungen zu den Coniferen; hier wäre eine merkwürdige Entwicklung des mikrophyllen Typus zu Riesenblättern zu verzeichnen, wobei auch noch an die Tatsache zu denken ist, daß Axillarknospen aus der Achsel der Keimblätter die starke Krone bilden. Die Parallelnerven von *Welwitschia* zeigen eigenartige Querverbindungen, die an den Typus mancher Farne erinnern.

Die Nadeln und Schuppenblätter der Coniferen sind also reduzierte Makrophylle. Auch in zweifellos makrophyllen Gruppen zeigt sich oft starke Reduktion der Blätter; das gilt nicht nur für die Sporophylle (*Cycadaceae* und extrem *Ginkgo*), sondern auch für die vegetative Region. Bei den Cycadaceen wechseln ausgebildete Laubblätter mit reduzierten Niederblättern ab und bei *Ginkgo* sind Knospenschuppen vorhanden mit Übergang zu Laubblättern. Die Form der Laubblätter variiert bei den Coniferen außerordentlich. Abgesehen von den Knospenschuppen haben wir vielfach, besonders in der Blütenregion Übergänge von Nadelblättern zu reduzierten Schuppenblättern. Bei einem verhältnismäßig so alten Typus wie *Pinus* ist schon die scharfe Scheidung von dünnen Schuppenblättern an den Langzweigen und langen Nadelblättern an den Kurzzweigen vorhanden, bei *Phyllocladus* sind überhaupt nur winzige Schuppenblätter vorhanden und die Zweige werden blattartig (sie geben uns eine Vorstellung davon, wie überhaupt die Entstehung eines makrophyllen Typus möglich ist); bei *Sciadopitys*, auch einem alten Typus mit einer einzigen heute lebenden Relikt-Art ist die Scheidung noch stärker ausgeprägt als bei *Pinus*, wobei überhaupt die morphologische Natur des Nadelzweigs nicht sicher ist. Die Coniferen sind makrophyller Abstammung und damit ist ihre phylogenetische Verbindung mit Selaginellaceen oder verwandten Gruppen hinfällig. Der Hauptstamm des neuesten Stammbaumes von Ziegenspeck (49. Ber. des Westpreuß. Bot. Zool. Vereins [1927] 59) *Psüophytales* - *Proselaginellales* - *Proaraucariaceae* - *Protaxodiales*, von dem dann die *Taxodiales* als Hauptast der Coniferen abgehen, während die Zweige schließlich in *Cupressaceae* und *Gnetales* gipfeln, erscheint wenig solide; seine Tragfähigkeit, die

sich auf serologische Ergebnisse, morphologischen Vergleich und rasche Konstruktionen aus fossilem Material stützt, ist gering. Sind die Coniferen makrophyll, so muß an eine ursprünglich enge Verbindung von Mikrosporangien und Samenanlage mit dem Sporophyll gedacht werden; Sporangiphore im Sinne der Mikrophyllinen sind nicht vorhanden. Für die männliche Blüte bleibt diese enge Bindung stets wie bei Cycadeen bestehen; wir haben ein Sporophyll, das ursprünglich eine größere Zahl von wohl zunächst randständigen und dann auf die Unterseite verlegten Sporangien trägt. Für den weiblichen Zapfen der Coniferen ist bei den weiter entwickelten Gruppen die lockere Bindung der Samenanlage an das Carpell (Deckschuppe) charakteristisch; auch hier waren die Samenanlagen wohl zunächst randständig und wurden dann auf die Oberseite verlegt, wo sie allein der Bestäubung zugänglich waren; ihre Zahl ist auch bei den ältesten Gruppen schon gering (wenige bei den Taxodiaceen, eine bei den Araucariaceen), die Vermehrung bei einigen Cupressaceen ist wohl sekundär. Die Bindung der Samenanlage an das Carpell ist besonders ausgeprägt bei den Araucarien, wo dieses stets noch wesentlich die Zapfenbildung bedingt, und bei einigen Podocarpaceen. Bei den letzteren aber zeigt sich dann der Fortschritt, daß die Samenanlage ganz von Carpell frei wird und auf den immer mächtiger werdenden Auswuchs des Carpells, das Epimatium, übertritt (vergl. näheres in den Nat. Pfl.-Fam.). Es entstehen so Bildungen, die der flachen Fruchtschuppe der Pinaceen homolog sind, die auch das Ende einer entsprechenden Entwicklungsreihe darstellen muß, von der wir frühere Glieder nicht kennen. Die lockere Bindung der Samenanlage an das Carpell zeigt sich auch bei den Juniperaceen, Verschiebungen, wie bei *Juniperus* selbst, sind möglich. Sind die Coniferen nicht mikrophyll, ist also der Vergleich mit der Ligula der Selaginellen hinfällig, so ergibt sich, daß die Fruchtschuppe, der Fruchtswulst oder das Epimatium eine Eigenentwicklung der Coniferen zum Schutz und zur Verbreitung der Samen darstellen, die von erstaunlicher Mannigfaltigkeit ist. Von den heutigen Coniferen führt keine Brücke zu den Angiospermen, bei denen mit dem Schluß des Carpells ein ganz anderer Weg zur Erleichterung der Bestäubung und zum Schutz der Samenanlage eingeschlagen wurde. Wo weder große zum Zapfen zusammenschließende Carpelle, noch große Emergenzen des Carpelles vorhanden sind, sondern die Samen mehr oder weniger freistehen, da sind die Samen durch harte Schalen geschützt und auch Arillar-Gebilde vorhanden (*Taxus*, *Torreya*, *Cephalotaxus*, *Phyllocladus*). Immer noch zweifelhaft bleibt die morphologische Natur des Blütenprobehens von *Taxus* und *Torreya* mit der endständigen einzelnen Samenanlage; alle als möglich erscheinenden in den Nat. Pfl.-Fam. eingehender dargestellten Erklärungsversuche verschiedener Forscher, die irgendwie den Zusammenhang mit einem Carpell herstellen wollen, sind Konstruktionen, die bei dem Fehlen von Übergangsgliedern und von beweiskräftigem fossilem Material einstweilen problematisch bleiben.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [BH_56](#)

Autor(en)/Author(s): Pilger Robert

Artikel/Article: [Die Sporangio-phor-Theorie und die Herkunft der Coniferen 93-101](#)