

Chemosystematische Aspekte der frühen Angiospermen-Differenzierung

KLAUS KUBITZKI, Hamburg

Einleitung

Die frühe Differenzierung der Angiospermen mußte wegen des Fehlens von Fossilformen lange Zeit vor allem an rezentem Material erforscht werden. Hierbei standen blütenmorphologische Untersuchungen im Vordergrund, die in der Aufstellung von Blütentheorien gipfelten. Unter ihnen nahm die Strobilus-Hypothese mit dem *Ranales*-Modell den beherrschenden Platz ein. Alternativen Vorstellungen, wie sie z.B. von NEUMAYER und MEEUSE entwickelt wurden, ist dagegen der Durchbruch versagt geblieben. Diese Hypothesen sind deshalb so beachtenswert, weil sie versuchen, die Kluft in den Reproduktionsstrukturen der Angiospermen und der verschiedenen Entwicklungslinien der Gymnospermen zu überbrücken.

Erstaunlicherweise schienen aber paläobotanische Befunde in jüngerer Zeit die Richtigkeit der Strobilus-Hypothese weitgehend zu bestätigen: Das frühe Auftreten beispielsweise von *Archaeanthus*-Blüten oder Winteraceen-Pollen in der Mittleren bzw. Unteren Kreide stand offenbar im Einklang mit der Annahme einer "ranalischen" Abstammung der übrigen Di- und auch Monocotylen. Dann erkannte man aber, daß neben Formen mit magnolienhaften Blüten schon frühzeitig auch krautige Chloranthaceen- und Saururaceen-artige Formen existiert haben müssen, die sehr einfache Blüten, herzförmige Blätter und meist kriechende Rhizome besaßen. Solche "Palaeoherbs" (TAYLOR & HICKEY 1992) werden als Beweis dafür angesehen, daß die Angiospermen ursprünglich eine Krautpflanzenphase durchlaufen haben. Nach einer anderen Vorstellung, die paläontologisch weniger gut belegt ist, waren die ältesten Angiospermen strauchige, kleinblättrige Formen instabiler Habitats, sog. "Riparian weeds"; hierdurch würde ihre im Vergleich zu ihren gymnospermenhaften Vorläufern starke neotenische Vereinfachung der vegetativen und reproduktiven Merkmale verständlich werden.

Die Beiträge der vergleichenden Phytochemie zu den angeschnittenen Fragen sind gänzlich an Rezentformen gewonnen worden. Zwar hat es nicht an Versuchen gefehlt, moderne analytische Techniken auch in den Dienst einer "Paläobiochemie" zu stellen, doch sind auf diesem Wege vor allem Substanzen wie Lignine und kondensierte Gerbstoffe nachgewiesen worden, deren Anwesenheit für das fossile Material ohnehin postuliert werden mußte.

Vergleich des Chemismus von Gymnospermen und Angiospermen

Wohl der auffälligste Unterschied zwischen beiden Gruppen besteht darin, daß die Vertreter der einzelnen Stoffgruppen sekundärer Pflanzenstoffe bei den Angiospermen viel stärker diversifiziert sind als bei den Gymnospermen. Dies mag zunächst mit der viel geringeren Artenzahl der Gymnospermen zusammenhängen. Im allgemeinen wird jedoch die starke Diversifikation des Sekundärstoffwechsels mit den engen biotischen Abhängigkei-

ten der Angiospermen von Bestäubern und Samenausbreitern in Zusammenhang gebracht, die natürlich auch zur Erhöhung der Artenzahlen der beteiligten Organismengruppen geführt haben dürfte. Auch koevolutive Zusammenhänge mit Herbivoren, die offenbar bevorzugt bei krautigen Pflanzen - solche fehlen den Gymnospermen - eine Rolle spielen, kommen in Betracht. Mit letzterem Umstand mag auch zusammenhängen, daß Alkaloide bei Gymnospermen im allgemeinen stark zurücktreten, wengleich der Shikimat- und Mevalonatweg bei ihnen reich entfaltet ist. Interessanterweise gibt es bei den *Gnetatae* Anklänge an den Chemismus der Angiospermen, und zwar bevorzugt der *Rosiflorae* [Gallussäure (*Gnetum* und *Ephedra*); Oligostilbene (*Gnetum*, *Welwitschia*); C-methylierte Ölsäuren wie Sterculia- und Malvalsäure (*Gnetum*), Benzylisochinolin-Alkaloide (*Gnetum*) (GOTTLIEB & KUBITZKI 1984)]. Diese Übereinstimmungen betrachte ich trotz der weitverbreiteten Annahme einer Schwestergruppen-Beziehung zwischen Gnetaten und Angiospermen als Konvergenzen.

Chemie der *Magnoliidae*

Das Besondere und Neue bei den Angiospermen besteht darin, daß der Shikimat-Weg bei den *Magnoliidae*, und zwar ihren holzigen Vertretern, seine volle Ausgestaltung erreicht. Als Ausgangssubstanzen für die Synthese sekundärer Pflanzenstoffe werden auf diesem Stoffwechselweg nicht nur Zimtsäuren und Zimtalkohole (wie bei den Gymnospermen) gebildet, sondern auch die noch stärker reduzierten Allyl- und Propenylbenzyle (Abb. 1). Aus letzteren entstehen die Neolignane, die vor allem für die altertümlicheren holzigen Magnoliiden mit unisulkatem Pollen charakteristisch sind. Bei diesen Formen kommen zugleich oder vikarierend mit ihnen Benzylisochinolin-Alkaloide vor (Einzelheiten s. GOTTLIEB et al. 1989). Hierdurch gestaltet sich die Chemie der altertümlichen *Magnoliidae* recht einheitlich (Abb. 1), mit Ausnahme der Calycanthaceen, Himatandraceen und Eupomatiaceen, die in der Entwicklung von Alkaloiden Sonderwege gegangen sind.

Bei den Formenkreisen, die zu krautigem Wuchs übergegangen sind, finden wir im Zusammenhang mit dem Zurücktreten des Lignins auch ein Schwinden der Proanthocyanidine (kondensierte Gerbstoffe), ein allgemeines Phänomen, auf das bereits BATE-SMITH (1962) hingewiesen hatte. Diese Erscheinung ist bei den *Magnoliidae* zunächst bei den Aristolochiaceen und Chloranthaceen zu beobachten. Darüber hinaus gehen bei den *Ranunculales* Ölzellen und Neolignane verloren, und die Benzylisochinoline erfahren — offenbar koevolutiv, s. o. — eine gewaltige Diversifikation, die ihren Kulminationspunkt bei den Papaveraceen und Menispermaceen (Berberine und Morphine) erreicht. Außerdem kommt es zu einer Akkumulation von Kaffeesäure-Estern (MØLGAARD & RAVN 1988), da offenbar die Phenylalanin-Ammonium-Lyase (PAL) weiterhin Cinnamat anliefert, das nicht zur Ligninsynthese verbraucht wird und für andere Synthesen zur Verfügung steht (KUBITZKI 1987). Interessanterweise ist das gleiche Phänomen, eine Akkumulation von Kaffeesäurederivaten, auch bei den krautigen Formenkreisen der Sympetalen, wie *Scrophulariales* und *Lamiales*, zu beobachten.

Ursprung der nicht-ranalischen Dicotylen

Dies ist eines der schwierigsten Probleme der Angiospermensystematik, das bis heute keine befriedigende Lösung gefunden hat, ja vielfach nicht als Problem erkannt wird. Denn die konventionelle Ansicht, von der Masse der Lehr- und Handbücher unreflektiert

wiedergegeben, und auch den modernen kladistischen Analysen zugrundeliegend, gibt hierauf folgende Antwort:

Der Übergang vom unisulcaten Pollen der holzigen Magnoliiden zum tricolpaten Pollen fand in der Entwicklungslinie zu den *Ranunculales* statt. Von ihnen leiten sich - via niedere *Hamamelidaceae* - die übrigen Dicotylen ab. Dabei hat sich der Übergang vom unisulcaten zum tricolpaten Pollen offenbar als Folge einer Änderung der Symmetrieverhältnisse in der Tetrade vollzogen (HUYNH 1976). Ein Übergang via *Illiciales*-ähnliche Formen, der auch erwogen worden war, scheidet wohl aus, seitdem DOYLE et al. (1990) zeigen konnten, daß der *Illiciales*-Pollen wahrscheinlich nicht echt tricolpat ist, sondern über trichotomosulcate Formen aus Pollen mit einer distalen Apertur hervorgegangen ist.

Andererseits ist die Position der *Trochodendrales* ambivalent: Die valvaten Antheren z.B. könnten auf die *Hamamelidaceae* hinweisen, während Idioblasten mit unbekanntem Inhalt (bei *Tetracentron*) als Ölzellreste gedeutet werden können (ENDRESS 1986) und wie das Phytoalexin Magnolol (ein bei den *Magnoliales* häufiges Neolignan) eher auf *Magnoliidae* hinweist.

Gegen das Modell der *Ranunculales*-Abstammung der nicht-magnoliiden Dicotylen (*Hamamelidaceae*-*Dilleniaceae*-*Rosaceae*- oder *HDR*-Komplex) via *Hamamelidales* sprechen aber gewichtige Tatsachen:

(1) Eine scharfe phytochemische Caesur trennt die Magnoliiden, Centrospermen (s. str.) und Monocotylen (1. Hauptgruppe, HUBER 1991; hier als *MCM*-Komplex bezeichnet) vom Rest der Dicotylen, dem *HDR*-Komplex plus *Asteridae* (2. Hauptgruppe). Im *MCM*-Komplex werden Phenylalanin, Zimtalkohole, und Allyl- sowie Propenylphenyle zur Synthese von sekundären Metaboliten wie Neolignanen, Lignoiden, Benzylisochinolin-Alkaloiden, Betalainen usw. verwendet. Im *HDR*-Komplex werden Verbindungen wie Chorismat und Shikimisäure als Intermediärprodukte in den Sekundärstoffwechsel kanalisiert, und trihydroxylierte phenolische Substanzen (Galloylester, Myricetin, Leucodelphinidin usw.) sind besonders charakteristisch (KUBITZKI & GOTTLIEB 1984 a,b). Hierbei scheint den Ellagitanninen nicht so sehr aufgrund ihrer Fähigkeit, Proteine zu binden, sondern vor allem wegen ihres "electron scavenging mechanism" eine besondere Bedeutung zuzukommen. Nach dem Schwenden der Ellagitannine in den höher entwickelten *HDR*-Gruppen wird schließlich - besonders klar in den *Asteridae* - der Shikimatweg zugunsten des Acetat-Mevalonat-Weges fast gänzlich aufgegeben, so daß Produkte wie Polyacetylene, Iridoide und Iridoidalkaloide sowie Sesquiterpenlaktone vorherrschen. Wenn auch ein phytochemischer Übergang vom *MCM*- zum *HDR*-Komplex nicht ausgeschlossen ist, wiegt noch schwerer das Folgende:

(2) Eine ganze Reihe von *HDR*-Taxa tritt erdgeschichtlich sehr früh auf. Schon in der Unteren Kreide sind die *Trochodendrales*, *Platanus* (wahrscheinlich die Schwestergruppe der Hamamelidaceen), aber auch zahlreiche inzwischen gänzlich erloschene Gruppen (*Dewalquea*, *Debaya*, *Sapindopsis*) vertreten, die offenbar an der Basis des *HDR*-Komplexes gestanden haben. Alle diese Gruppen haben in ihren Anfangsgliedern tricolp(or)aten Pollen. Dies deutet m.E. darauf hin, daß der tricolpate Pollen im *HDR*-Komplex unabhängig vom *MCM*-Komplex (*Ranunculales*) entstanden sein könnte.

Wenn sich diese Ansicht als zutreffend erweist, muß dennoch eine gemeinsame angiosperme Ahnenform für die beiden Hauptgruppen angenommen werden, denn zu groß sind die Übereinstimmungen zwischen beiden. Dabei erweist sich die erstgenannte Gruppe (*MCM-Komplex*) als diejenige, in der sich eine größere Zahl altertümlicher (gymnospermenhafter) Merkmale erhalten hat (HUBER 1991).

Ausblick

In den letzten Jahrzehnten ist das Gebiet der Angiospermen-Phylogenie trotz wertvoller neuer Einzelbeiträge durch die Fixierung auf das *Magnoliales*-Modell in eine Sackgasse geraten. In dieser Situation erscheint es vorteilhaft, konkurrierende oder komplementäre Modelle ("Riparian weed" und "Paleoherb"-Konzept, "Hauptgruppen"-Konzept) sorgfältig zu prüfen, anstatt ausschließlich die ranalische ("*Magnolia*") Hypothese auszubauen.

Infolge der neueren Entwicklungen auf Gebieten wie Pflanzenbiochemie und Entwicklungsbiologie stellt sich uns der Evolutionsprozeß heute komplizierter als bislang vermutet dar. So darf beispielsweise der antagonistische Einfluß von Substanzen wie Kaffee- und Vanillinsäure gegenüber Gallussäure auf die Aktivität der Phenylalanin-Ammonium-Lyase (BOUDET et al. 1972) nicht übersehen werden, weil hier möglicherweise die Weichen für alkaloid- bzw. phenolreiche Sekundärchemie gestellt werden, wie sie für ganze Stammbaumäste (*Magnoliidae* gegenüber *Rosidae*) charakteristisch ist. Es wird auch immer deutlicher, wie naiv der Versuch ist, Stammesgeschichte anhand von Merkmalstransformationen von der Ahnenform zum Deszendenten nachzeichnen zu wollen, wenn man beispielsweise die Möglichkeit der Aktivierung "stiller" Gene und die Existenz von Transposons mit in Betracht zieht (KUBITZKI et al. 1991). Durch derartige wachsende Einsichten der Entwicklungsbiologie wird die phylogenetische Rekonstruktion in Zukunft nicht erleichtert werden.

Literatur (ausführlichere Angaben in KUBITZKI 1993)

- BATE-SMITH, E.C. (1962): The phenolic constituents of plants and their taxonomic significance. I. Dicotyledons. - J. Linn. Soc. (Bot.) 58, 95-173.
- BOUDET, A., RANJEVA, R. & GADAL, P. (1971): Propriétés allostériques spécifiques des deux isoenzymes de la phénylalanine-ammoniaque lyase chez *Quercus pedunculata*. - Phytochemistry 10, 997-1005.
- DOYLE, J.A., HOTTON, C.L. & WARD, J.V. (1990): Early Cretaceous tetrads, zonaulcate pollen, and *Winteraceae*. I, II. - Amer. J. Bot., 1544-1568.
- ENDRESS, P.K. (1986): Floral structure, systematics, and phylogeny in *Trochodendrales*. - Ann. Missouri Bot. Gard. 73, 297-324.
- GOTTLIEB, O.R. & KUBITZKI, K. (1984): Chemosystematics of the *Gnetatae* and the chemical evolution of seed plants. - Planta Medica 1984, 380-385.
- GOTTLIEB, O.R., KAPLAN, M.A.C., KUBITZKI, K. & TOLEDO BARROS, J.R. (1989): Chemical dichotomies in the Magnolialean complex. - Nord. J. Bot. 8, 437-444.
- HUBER, H. (1991): Angiospermen. Leitfaden durch die Ordnungen und Familien der Bedecktsamer. Stuttgart, G. Fischer.
- HUYNH, K.-L. (1976): Arrangement of some monosulcate, disulcate, dicolpate, and tricolpate pollen types in the tetrads, and some aspects of evolution in the angiosperms. In: FERGUSON I.K. & MULLER J. (Eds.), The evolutionary significance of the exine, pp. 101-124. - London, Academic Press.

- KUBITZKI, K. (1987): Phenylpropanoid metabolism in relation to land plant origin and diversification. - J. Plant Physiol. 131, 17-24.
- (1993): Introduction. In: KUBITZKI K. (Ed.), The families and genera of vascular plants. Vol. 2. - Heidelberg, Springer.
- KUBITZKI, K. & GOTTLIEB, O.R. (1984 a): Micromolecular patterns and the evolution and major classification of angiosperms. - Taxon 33, 375-391.
- & — (1984 b): Phytochemical aspects of angiosperm origin and evolution. - Acta Bot. Neerl. 33, 457-468.
- KUBITZKI, K., v. SENGBUSCH, P. & POPPENDIECK, H.-P. (1991): Parallelism, its evolutionary origin and systematic significance. - Aliso 13, 191-206.
- MØLGAARD, P. & RAVN, H. (1988): Evolutionary aspects of caffeoyl ester distribution in dicotyledons. - Phytochemistry 27, 2411-2421.
- TAYLOR, D.W. & HICKEY, L.J. (1992): Phylogenetic evidence for the herbaceous origin of angiosperms. - Pl. Syst. Evol. 180, 137-156.

Adresse des Autors: Prof. Dr. KLAUS KUBITZKI, Institut für Allgemeine Botanik und Botanischer Garten Hamburg, Ohnhorststraße 18, W-2000 Hamburg 52, BRD.