Ziele und Wege der vergleichenden Embryologie der Blütenpflanzen.

Von **Karl Schnarf**¹⁾.

In der Geschichte unserer Kenntnisse von den Vorgängen, die mit der Befruchtung, der Pollen- und Samenbildung und der Embryobildung der Blütenpflanzen zusammenhängen, lassen sich zwei Perioden unterscheiden. Die erste setzte sich zum Ziele, die genannten Erscheinungen in ihren Grundzügen aufzuklären und gelangte etwa um die Jahrhundertwende zu einem gewissen Abschluß; die zweite — wir wollen sie als die der vergleichenden Embryologie bezeichnen — sucht in die Mannigfaltigkeit der embryologischen Erscheinung Einsicht zu gewinnen und sie zum Ausbau des natürlichen Systemes zu verwerten. Diese zweite Periode schließt sich nicht unmittelbar an die erste an, sie ist eigentlich nur eine ganz selbstverständliche Fortsetzung und Auswertung der ersten und läßt sich zeitlich sehr weit zurückverfolgen. Es ist aber natürlich, daß sich die vergleichende Embryologie erst dann entfalten konnte, als unsere allgemeinen Kenntnisse hinreichend fest begründet waren.

Der vergleichenden Embryologie steht eine ziemlich große Anzahl von Merkmalen zur Verfügung. Diese Merkmale gehören den verschiedensten Entwicklungszuständen an, sie sind der Sporenbildung, der Entwicklung und dem Bau des männlichen und des weiblichen Gametophyten, der Bildung der Samenanlage und der Entstehung des Endosperms und des Embryos entnommen. Es zeigt sich, daß die Verbreitung dieser Merkmale verschieden ist, manche sind sehr weit verbreitet, andere auf kleinere Kreise beschränkt. Ihre systematische Bedeutung objektiv zu beurteilen, ist natürlich die nächste und erste Aufgabe der Forschung. Diese Beurteilung kann nur an der Hand des Systemes

¹⁾ Die folgenden Ausführungen geben den Inhalt eines Vortrages wieder, den der Verfasser aus Anlaß der Verleihung der Rainer-Medaille für das Jahr 1937 am 9. Juni 1937 in der Generalversammlung der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien gehalten hat.

vorgenommen werden. Es könnte zunächst scheinen, daß es grundsätzlich falsch ist, die embryologischen Merkmale an der Hand des Systemes zu werten und sie dann zum Ausbau des Systemes zu verwenden. Ein solcher Zirkelschluß liegt aber dann nicht vor, wenn wir von vorneherein kritisch gegenüber dem gegenwärtigen Zustand des natürlichen Systemes eingestellt sind; wenn wir uns immer und immer wieder fragen, inwieweit die einzelnen Abteilungen des Systemes einheitlich und natürlich sind, und wenn wir immer und immer wieder die Ergebnisse der vergleichenden Embryologie mit den Schlüssen vergleichen, die sich auf andere systematische Methoden stützen.

Embryologische Merkmale von größerer Reichweite und größerer systematischer Bedeutung liefern vor allem das Antherentapetum, die Teilung der Pollenmutterzellen, die Zusammensetzung des Pollenkornes, die Entstehung der Makrosporenmutterzelle, die Samenanlage, bis zu einem gewissen Grade auch die Bildungsweise des Embryosackes und die Entstehung des Endosperms. Keines der daraus sich ergebenden Merkmale ist führend vor den anderen. Es setzt auch den Wert dieser Merkmale nicht herab, wenn wir feststellen müssen, daß eines oder das andere Merkmal in einem bestimmt natürlichen Verwandtschaftskreise versagt. So sind die Hauptarten der Endosperm-Bildung gewiß sehr bedeutungsvoll und innerhalb der meisten Familien finden wir auch nur eine bestimmte Bildungsweise. Bei den *Compositae* kommen innerhalb gewisser Untergruppen die zelluläre und die nukleäre Bildungsweise vor. Hier berühren sich diese beiden eben noch, wie sie sich auch in der Phylogenie berührt haben. Derlei Beobachtungen können meines Erachtens die systematische Bedeutung der embryologischen Merkmale nicht herabsetzen. Maßgebend für die Verwendung aller Merkmale im System ist niemals ein Merkmal für sich allein, sondern das Gesamtbild aller Merkmale. In diesem Sinne habe ich an anderer Stelle für das Gesamtbild der embryologischen Merkmale die Bezeichnung „embryologisches Diagramm“ gebraucht²⁾.

Außer diesen wichtigsten Merkmalen bietet das vergleichende Studium noch eine ganze Reihe anderer, die für engere

²⁾ Vgl. Schnarf in Biol. gen. 9. 1933; ferner Schnarf, Vergleichende Embryologie der Angiospermen (Berlin 1931).

Verwandtschaftskreise Bedeutung gewonnen haben, wie z. B. die Zellteilungsfolge bei der Entstehung des zellulären Endosperms, die Haustorienbildung, die Entstehung der generativen Zelle im Pollenkorn usw. Andere Merkmale dieser Art werden vielleicht erst nach genauerer Kenntnis ihrer Verbreitung größere Bedeutung erlangen und zweifellos wird ein eingehendes Studium noch manche systematisch verwertbare Einzelheit zutage fördern.

Unter den Merkmalen, die systematische Bedeutung haben, wurden diejenigen nicht genannt, die die Entwicklung der Eizelle zum Keimling bietet. Diese Merkmale sind in ihrer Bedeutung recht verschieden. Die Suspensormerkmale wechseln auch innerhalb einer und derselben Familie sehr bedeutend, wie die *Papilionaceae* und *Orchidaceae* zeigen. Dagegen sind die Beziehungen, die zwischen den einzelnen Zellen des proembryonalen Zellfadens und den Regionen des Keimlings bestehen, im allgemeinen in einer Familie konstant. Gewisse Eigentümlichkeiten in der Art, wie die Oktantenzellen des Embryos geteilt werden oder wie die Histogene angelegt werden, scheinen nicht verwertbar zu sein. Trotz der außerordentlich mühsamen, gründlichen und wichtigen Untersuchungen, die wir Souèges verdanken, sind wir vorläufig noch nicht imstande, die Bedeutung der proembryonalen und embryonalen Merkmale für die Systematik zutreffend einzuschätzen. Vorläufig möchte ich die Meinung vertreten, daß die Entwicklung der Eizelle zum Proembryo und Embryo in hohem Maße formbar und von den Bedingungen in der Umgebung beeinflussbar ist und daher auch nicht in solchem Grade durch die Stammesgeschichte fixiert ist, daß die natürliche Verwandtschaft zum Ausdrucke kommt.

Daß im allgemeinen die embryologischen Merkmale vor anderen den Vorzug voraus haben, daß sie in sehr hohem Maße dem Einfluß der Außenwelt entzogen sind, ist zweifellos richtig. Dies leuchtet uns besonders ein, wenn wir Pflanzen, die den extremsten Lebensbedingungen angepaßt sind, auf ihre embryologischen Verhältnisse hin untersuchen. Es zeigt sich dabei, daß so einseitig angepaßte und morphologisch und anatomisch in ganz besonderer Weise umgestaltete Pflanzentypen wie *Rafflesia*, *Podostemoneae* und *Cactaceae* in ihren embryologischen Merkmalen mit den gewöhnlichen Angiospermen übereinstimmen. Sie zeigen den-

selben Grundtypus ihres männlichen und weiblichen Gametophyten, dieselbe „doppelte“ Befruchtung und auch ihre weitere Entwicklung liegt in keiner Weise außerhalb der Variationsbreite der typischen Angiospermen. —

Zu den Leistungen der vergleichenden Embryologie übergehend, müssen wir zunächst fragen, ob wir von ihrem Standpunkte aus zu den Grundfragen der Stammesgeschichte der Blütenpflanzen Stellung nehmen können. Diese Grundfragen sind in erster Linie: Sind die Gymnospermen, sind die Angiospermen ihrer Abstammung nach einheitlich oder nicht? Ferner: In welchem Verhältnis stehen diese beiden Gruppen zu einander?

Was zunächst die *Gymnospermen* betrifft, so treffen wir bei ihnen Eigentümlichkeiten an, die allen gemeinsam sind. Es sind dies diejenigen, die mit dem Generationswechsel zusammenhängen und auf irgendwelche Pteridophyten-Ahnen hinweisen, vor allem die Sporen und Prothallienbildung, die Makrosporenmembran u. dgl. Im übrigen bestehen aber hinsichtlich der Entwicklung des männlichen und des weiblichen Gametophyten weitgehende und zum Teile auch sehr tiefgreifende Unterschiede. Wie verschieden ist doch die Zusammensetzung des Pollenkornes in den einzelnen Abteilungen der Gymnospermen! Wie verschieden ist die Entwicklung des weiblichen Gametophyten und der Gameten bei *Gnetum* und *Welwitschia* im Vergleich zu den übrigen Gymnospermen und wie groß der Unterschied in den mit der Befruchtung zusammenhängenden Erscheinungen. Eine Wertung der embryologischen Befunde führt vor allem zu der Vorstellung, daß *Gnetum* und *Welwitschia* durch eine sehr tiefe Kluft von den übrigen Gymnospermen geschieden sind, daß aber auch diese wieder aus anscheinend sehr alten, seit langem isolierten Entwicklungslinien bestehen. Bildlich ausgedrückt: Die Gymnospermen erscheinen uns als eine Anzahl Zweige, die mehr oder weniger künstlich, mehr der praktischen Übersicht wegen als aus inneren Gründen unter einer Bezeichnung zusammengefaßt und den Angiospermen gegenüber gestellt werden.

Ganz anders die *Angiospermen*, deren embryologische Merkmale sich innerhalb eines sich deutlich ausprägenden, gemeinsamen Grundplanes einordnen lassen. Der Bau des männlichen Gametophyten ist bei allen derselbe, schwankend ist nur

der Zeitpunkt derjenigen Mitose, die die männlichen Gameten erzeugt. Der weibliche Gametophyt besteht aus den die ganzen Angiospermen kennzeichnenden Vierergruppen, das sind Gruppen von drei Zellen und einem freien Kerne; die verschiedenen Entwicklungstypen, die zu solchen Gametophyten führen, zeigen durch ihren morphologischen Zusammenhang und ihre Verbreitung, daß sie nur als eine Streuung um einen Grundtypus — den Normaltypus — aufzufassen sind³⁾. Für alle Angiospermen ist ferner dieselbe Art der Befruchtung kennzeichnend und das Endosperm, das durch seine Entstehung zeigt, daß es etwas ganz anderes ist als das, was man bei den Gymnospermen auch als Endosperm zu bezeichnen pflegt.

Die Erkenntnis von der Einheitlichkeit der Angiospermen-Klasse ist als solche durchaus nicht neu. Was aber hier betont zu werden verdient, ist der Umstand, daß unter allen Gründen, die für diese Ansicht angeführt werden können, die Tatsachen, die von der vergleichenden Embryologie gebracht werden können, den am meisten einleuchtenden und zwingenden Beweis erbringen.

Vom Standpunkte der vergleichenden Embryologie aus sehen wir in den Angiospermen einen einzigen Stamm, der zu den Gymnospermen keine näheren Beziehungen besitzt. Denn wir suchen unter den einen wie unter den anderen vergeblich nach irgendwelchen Zwischengliedern. Auch unter den Monochlamydeen suchen wir vergeblich nach einem embryologischen Typus, der irgendwie mit heute lebenden Gymnospermen in Verbindung gebracht werden könnte. Es soll damit nicht geleugnet werden, daß in dieser Angiospermengruppe primitive Merkmale vorkommen. Was aber hier betont werden muß, ist der Umstand, daß sich unter ihnen kein embryologischer Typus findet, der aus der Variationsbreite der übrigen Angiospermen herausfällt. Außerdem finden sich die als primitiv angesehenen Merkmale auch in anderen Gegenden des Systemes. Wir suchen bei den gegenwärtigen Angiospermen eben vergebens nach einem ursprünglichen Zweig. Die Angiospermen können wir uns unter dem Bilde eines mäch-

³⁾ Die wenigen Fälle, wo Angiospermenembryosäcke nicht aus Vierergruppen bestehen, können die Geltung dieses Satzes nicht stören und bedürfen sicher zum Teil der Nachuntersuchung. Vgl. im übrigen Schnarf K., Contemporary Understanding of Embryosac-Development among Angiosperms (Bot. Review 2. 1936. 565—585).

tigen Baumes mit komplizierter sympodialer Verzweigung vorstellen; bei einem solchen Baume muß es sinnlos erscheinen, nach einem Endzweig zu suchen, den man als die direkte Fortsetzung des Hauptstammes, also als den Hauptträger primitiven Erbgutes bezeichnen könnte. Primitive Eigenschaften gibt es auch unter den heutigen Vertretern, aber sie sind in sehr verschiedenen Zweigen zerstreut.

Mit dieser Auffassung verliert die vielfach erörterte Frage, ob die primitivsten Formenkreise unter den *Monochlamydeae* oder unter den *Polycarpicae* zu suchen seien, ihre Bedeutung.

Diese Auffassung dürfte aber auch in hohem Grade die Richtung bestimmen, die die vergleichende Embryologie der Angiospermen einzuschlagen hat. Es kann sich nicht darum handeln, mit ihrer Hilfe nach ursprünglichen und abgeleiteten Formenkreisen zu suchen, sondern darum, die Variabilität der embryologischen Merkmale zu einer möglichst einwandfreien Abgrenzung natürlicher Einheiten zu verwerten.

Diese Aufgabe kann natürlich die vergleichende Embryologie nur in dem Maße erfüllen, als die embryologische Durchforschung der Angiospermen fortschreitet. Wenn wir auch noch weit davon entfernt sind, auch nur für die wichtigsten Familien ein Gesamtbild ihrer embryologischen Verhältnisse zu geben, das nicht eine vorschnelle Verallgemeinerung ist, können wir doch auch heute schon sagen, daß Umfang und Inhalt der Familien durch die Berücksichtigung der Embryologie keine wesentliche Umgestaltung erfahren werden. Immerhin dürfte bei bestimmten Familien die Umgrenzung wesentlich geändert werden, z. B. bei den *Liliaceae*. Diese Familie, in dem Umfang der „Natürlichen Pflanzenfamilien“ genommen, weist in der Embryologie ihrer Unterabteilungen und Gattungen Unterschiede auf, wie sie sonst erst innerhalb größerer systematischer Einheiten auftreten⁴⁾. Es ist hier von sehr großem Interesse, daß in neuerer Zeit von verschiedenen Systematikern, darunter auch von solchen, die der vergleichenden Embryologie ganz ferne stehen, eine wesentlich

⁴⁾ Vgl. diesbezüglich Schnarf in Sitzb. Akad. Wien, m.-n. Kl. 138 (1929); ferner Schnarf, Vergl. Embryologie (1931), S. 232—244; Wunderlich in Öst. Bot. Ztschr. 85 (1936); Wunderlich in Flora 132 (1937).

andere Auffassung von der Umgrenzung dieser Familie vertreten wird.

Es wäre jedoch ein Irrtum zu glauben, daß die embryologischen Merkmale nur für die Umgrenzung der Familien und noch größerer Einheiten Bedeutung hätten. Es zeigt sich vielmehr, daß ein genaueres Studium auch zu einer natürlicheren Gliederung innerhalb der einzelnen Familien beitragen kann. Bei genügend eingehender Erforschung gelingt es, auch zwischen Arten einer und derselben Gattung Unterschiede festzustellen.

Viel bedeutsamer dürften aber die Ergebnisse der vergleichenden Embryologie für die Klärung der Frage werden, inwieweit die gegenwärtig angenommenen Ordnungen als natürlich gelten können. Schon jetzt können wir bei einzelnen Ordnungen eine weitgehende Einheitlichkeit in ihren wichtigsten embryologischen Merkmalen feststellen. Eine solche embryologische gleichartige Einheit bilden z. B. die *Centrospermae*, denen allem Anscheine nach auch die *Cactaceae* mit vollem Rechte angeschlossen werden können. Andere Ordnungen erweisen sich dagegen vom vergleichend-embryologischen Standpunkte aus als ungleichartig. Dies gilt z. B. für die Ordnung der *Synandrae*, wo zwischen den *Campanulaceae*, *Lobeliaceae*, *Goodeniaceae* einerseits und den *Compositae* andererseits sehr auffallende Unterschiede, ja geradezu Gegensätze in embryologischer Hinsicht festgestellt worden sind. Ähnliches gilt auch für andere Ordnungen und wir gewinnen den Eindruck, daß das natürliche System hinsichtlich der Abgrenzung der Ordnungen eine wesentliche Umgestaltung erfahren dürfte, wenn die vergleichende Embryologie die Berücksichtigung erfährt, die sie verdient. Wenn die embryologische Durchforschung nach und nach die Lücken ausfüllt, die heute noch bestehen, werden ihre Ergebnisse auch die Hindernisse überwinden, die dem Fortschritt in der phylogenetischen Systematik überhaupt im Wege stehen. Wir sehen nämlich vielfach, daß ein gewisser konservativer Zug, teilweise durch den Unterricht und die praktische Verwendung des Systemes bedingt, teilweise auf falsch verstandener Pietät beruhend, ein augenblicklich anerkanntes „natürliches System“ erstarren läßt. Eine solche Erstarrung äußert sich unter anderem auch darin, daß bisweilen völlig einwandfreie Ergebnisse der vergleichenden Embryologie nicht berücksichtigt werden.

Der die vorangehenden Ausführungen durchziehende Grundgedanke, nicht das Einzelmerkmal, sondern die Gesamtheit der embryologischen Merkmale für die Systematik zu verwerten, darf nicht dazu führen, daß die vergleichende Embryologie in den Vordergrund des methodischen Apparates der Systematik geschoben werden sollte. Ich möchte vielmehr hier zum Schlusse betonen, daß es überhaupt keine führende Merkmalgruppe gibt, daß wir trachten müssen, unter Vermeidung jeder Einseitigkeit das Gesamtbild der Pflanze als Grundlage für das natürliche System zu benützen. Wenn wir dies uns vor Augen halten, handeln wir auch im Geiste meines großen Lehrers, Richard von Wettstein.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1937

Band/Volume: [86-87](#)

Autor(en)/Author(s): Schnarf Karl

Artikel/Article: [Ziele und Wege der vergleichenden Embryologie der Blütenpflanzen. 140-147](#)