

# Zur Phylogenie der Angiospermen.

Von

G. Karsten.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Wie man sich die Vorfahren der jetzt lebenden Angiospermen zu denken hat, gehört zu den noch ungelösten Fragen, wenn auch Versuche dazu von verschiedenen Gesichtspunkten aus unternommen worden sind. Zurzeit stehen sich hier wohl nur zwei Anschauungen gegenüber, deren eine von den einfachen Einzelblüten der Monochlamydeen, also unseren Kätzchenblütlern und den noch mehr vereinfachten der Casuarinen ausgeht, die an den Anfang gestellt den Ausgangspunkt für die mehr und mehr sich vervollkommnenden Blüten der Dialypetaleen bilden sollen, während die andere die Polycarpicae als die sich am besten an die Gymnospermen anschließende Reihe betrachtet, was durch den vielfach spiraligen Aufbau der Einzelblüten bestätigt zu sein scheint, und auch dadurch unterstützt werden kann, daß man jetzt wohl allgemein die Monocotylen durch Vermittelung der Helobiae von dieser Reihe ableitet.

Die erstgenannte Auffassung wird von Engler, Warming, Nawaschin, Wettstein u. a. vertreten. Besonders glücklich hat Wettstein diese Anschauungsweise dargelegt in seinem Handbuch der systematischen Botanik<sup>1</sup>. Ausgehend von der durch Treub zunächst aufgedeckten und als primitiver Charakter angesprochenen Chalazogamie<sup>2</sup> zeigt Wettstein, daß diese von Nawaschin und seiner Schule<sup>3</sup> insbesondere weiterverfolgte Eigentümlichkeit insofern an Verhältnisse der Gymnospermen anknüpft, als beiden ein langes endotropisches Wachstum des Pollenschlauches gemeinsam ist, welcher die männlichen Kerne ohne Hohlräume durchsetzen zu müssen an den Embryosack heranführt. Zu solchen Chalazogamen gehören nun gerade die

Casuarinen, die Betulaceen, Fagaceen, Juglandaceen, Ulmaceen, Urticaceen — also lauter Formen, die in der Einfachheit ihrer zu Kätzchen vereinten Einzelblüten unerreicht dastehen. Wenn nun auch diese Chalazogamie als in ihrem endotropischen Pollenschlauchverlauf dem Gymnospermentypus entsprechend aufgefaßt werden kann, so ist dem doch entgegenzuhalten, daß auch bei hochstehenden Familien, wie die Rosaceen nach dieser Anschauung sein würden, in den Gattungen *Alchimilla* und *Sibbaldia* ebensolch endotropes Pollenschlauchwachstum<sup>4</sup> auftritt, wobei freilich zugegeben werden mag, daß beide Gattungen zu den einfachsten, in mancher Hinsicht reduziert erscheinenden Rosaceen gehören.

Als weiteres wichtiges Moment für den Anschluß gerade dieser Pflanzen an die Gymnospermen nennt Wettstein die eingeschlechtigkeit der Blüten, die ja freilich den Gymnospermen durchweg eigen ist, auch die Anemophilie trifft im wesentlichen zu, während ich das lange Zeitintervall zwischen Bestäubung und Befruchtung nicht überall zu beurteilen vermag; bei *Pinus* ist ja gewiß ein langer Zeitraum eingeschoben, aber bei *Picea* schon kaum, bei *Juglans* ist es mir nicht besonders aufgefallen, und bei *Ulmus* wäre das Gegenteil als sicher anzunehmen, da die Bestäubung günstigenfalls im März bei uns eintreten kann, die reifen Früchte aber bereits bei der beginnenden Belaubung Ende April vom Winde herabgeweht werden.

Besonderes Gewicht kommt nun der Überleitung der Gymnospermenblüten in diejenigen der Angiospermen zu. Der eingeschlechtigkeit sowohl der Gymnospermen wie der angeführten Angiospermenfamilien entsprechend, wird der Aufbau der männlichen und weiblichen Blüte zunächst jede für sich vorgenommen. Aus der einfachen männlichen Infloreszenz einer *Ephedra altissima* läßt sich eine männliche Casuarinablüte ableiten. Die Brakteen der Infloreszenz werden zum Perigon, die zweifächrigen Antheren von *Ephedra* vereinigen sich paarweise zu je einer vierfächrigen Anthere eines dem Perigonblatt vorstehenden Staubblattes. Bei Vermehrung der Staubblätter in weiteren Entwicklungsstadien — wie *Ephedra campylopoda* und *monostachya* Antherenvermehrung zeigen —, werden alternierende Glieder entstehen müssen, deren Beibehaltung bei abermaliger Reduktion

aus Gründen der Blütensymmetrie und nach den Raumverhältnissen in der Knospenlage wahrscheinlicher ist, als diejenige der superponierten Glieder. Andererseits kann durch Umbildung der eingeschobenen Staubblätter in petaloide Staminodien auch das Auftreten der Krone in richtiger Alternation mit dem, dann einen Kelch darstellenden, ersten Perianth gedacht werden.

In analoger Weise soll nun aus einfachsten weiblichen Infloreszenzen mit etwa zwei weiblichen Fruchtblättern eine weibliche Einzelblüte hervorgehen, deren Fruchtblätter sich zum Fruchtknoten vereinigen. Der nun vorliegenden Schwierigkeit aus derartig konstruierten diklinen Einzelblüten die den Angiospermen entsprechenden hermaphroditen und entomophilen Blüten abzuleiten, kommt der Umstand zu Hilfe, daß bei *Ephedra campylopoda* in der Tat, stellenweise regelmäßig, einzelne weibliche Blüten als Abschluß männlicher Infloreszenzen auftreten, und damit Zwitterinfloreszenzen<sup>5</sup> entstehen. In der Tropfenausscheidung der Mikropyle liegt eine der Nektarabsonderung in einem Nektarium entsprechende Tatsache vor, die bei den Zwitterinfloreszenzen von *Ephedra* auch zum reichlichen Besuch fliegender Insekten geführt hat, die einmal den gebotenen Nektar gierig aufsaugen, andererseits den freiliegenden Pollen als Nahrung mit sich nehmen<sup>6</sup>. Gleichzeitig würden die leuchtend gelben Antheren einen wirksamen Schauapparat bieten können. Dieser von Wettstein so vollständig durchgeführte Versuch einer morphologisch verständlichen und ökologisch wahrscheinlichen Ableitung der hermaphroditen Angiospermenblüte von Gymnospermeninfloreszenzen hat etwas Bestechendes, obgleich die weitere Herleitung der den Polycarpicae angehörenden Formen von den Verticillaten auf Schwierigkeiten mannigfacher Art stößt.

Daher lohnt es sich auch, die andere oben angeführte Möglichkeit, diese Polycarpicae selber an den Beginn des Systemes zu setzen, einer eingehenden Betrachtung zu unterziehen. Daß sie diejenige Reihe darstellen, die im Brennpunkt aller Ableitungsmöglichkeiten sich befindet, wird kaum geleugnet werden können. Ihre Blüten mit so vielen Variationen spiraligen Aufbaues, die langgestreckte Blütenachse, die zahlreichen Staubblätter und nicht zuletzt die apocarpen Fruchtblätter bieten Anhaltspunkte

für morphologisch begründete Ableitungen, die teils bei dieser, teils bei jener Familie der großen Reihe in Erscheinung treten.

So ist es denn nicht verwunderlich, daß auch hier verschiedentlich der Hebel angesetzt worden ist, des Rätsels Lösung zu finden. Der Schrittmacher für den Anschluß der Polycarpicae an die Gymnospermen, resp. an ihre Vorfahren, ist seit langer Zeit H. Hallier, der in zahlreichen Veröffentlichungen<sup>7</sup> immer wieder auf den Versuch zurückkommt alle Angiospermen von dieser Reihe herzuleiten. »Von den Polycarpicae strahlen sämtliche übrigen Reihen in verschiedenen Richtungen auseinander, nach oben zu, schließlich in solchen Reduktionsformen endend wie einerseits die Köpfchenblütler, andererseits die an Windbestäubung angepaßten Kätzchenblütler.« Eine umfangreiche zustimmende Besprechung der ersten Arbeit hat Senn<sup>8</sup> veröffentlicht, die aber auch hier und da mit berechtigter Kritik einsetzt. Auf dem Boden dieser Hallier'schen Ableitungstheorie stehend, haben dann Arber und Parkin<sup>9</sup> ihren bekannten Versuch unternommen die Polycarpicae auf die ausgestorbene Familie der Bennettiten zurückzuführen, wie sie auf Grund erheblich erweiterten Materials durch Wieland<sup>10</sup> bekannt geworden war.

Wenn nun auch zugegeben werden kann, daß viele gemeinsame Baumerkmale die Bennettiten als Vorläufer von Angiospermenblüten kennzeichnen möchten, so das wohlausgebildete Perianth, die zentrale oberständige Stellung der Fruchtblätter über den Staubblättern, so muß sowohl die Ausbildung wie die Stellung der Staubblätter ernste Bedenken erwecken, ob die Bennettiten gerade als Vorläufer der Polycarpicae sich eignen. Denn bei keinem anderen Blütenorgan ist die Spiralanordnung innerhalb der Polycarpicae so gut durchgeführt, wie gerade bei den Staubblättern, und diese allein stehen bei den Bennettiten in Quirlen. Derartige Bedenken sind ja offenbar auch Arber und Parkin aufgestiegen, und sie suchen die Abweichung damit zu erklären, daß die Bennettiten als frühzeitig von der Hauptabstammungslinie der Angiospermen abgezweigt aufzufassen seien. Wenn damit also von den Vertretern der Theorie selbst zugegeben wird, daß eine direkte Abstammungslinie nicht vorliegt, so glaube ich auch auf einem anderen Wege eine Ableitung der Polycarpicae versuchen zu dürfen und möchte vorher nochmals diejenigen

Merkmale der Reihe aufführen, die Anspruch darauf machen können, als von den Ahnen seit Alters her überlieferte, als Anzeichen hohen Alters der Polycarpicae zu gelten.

Nehmen wir vorerst anatomische und morphologische Tatsachen, die für die Primitivität der Polycarpicae in ihrem gesamten Umfange sprechen, ohne jedoch allen Gliedern gleichmäßig zukommen zu müssen, so lassen sich verschiedene derartige Merkmale nennen.

Ein wichtiges anatomisches Merkmal ist darin zu erblicken, daß vier Gattungen *Drimys* und *Zygogynum* (*Magnoliaceae*), *Trochodendron* und *Tetracentron* (*Trochodendraceae*) durch den Mangel echter Gefäße im Holze den Gymnospermen sich nähern, Freilich sucht Wettstein<sup>11</sup>, gestützt auf eine Arbeit von P. Groom<sup>12</sup>, den systematischen Wert dieser Tatsache herabzusetzen; da Groom nachweisen konnte, daß der tracheidale Bau dieser immergrünen Bäume zur Verminderung ihrer Transpirationsgröße dient, so sei der Holzbau durch seine ökologische Bedeutung für diese Pflanzen hinlänglich begründet. Wozu diese Bäume dessen bedürfen, ist freilich nicht ganz klar, da z. B. *Drimys* die feuchtesten Wälder des kalttemperierten Feuerlandes bildet, wie folgender Beleg aus Schimper's Pflanzengeographie<sup>13</sup> beweist: »Es gibt wohl kaum irgendeine Gegend der Welt — die feuchtesten Gebiete der Tropen nicht ausgenommen — die eine üppigere Moosvegetation als die niederschlagreichsten Teile unseres Gebietes aufweisen«. Wenn nun selbst einige physiologische Bedeutung für den Bau zugegeben werden mag, so ist damit die systematische Wertung keineswegs ausgeschlossen, was ja drastisch damit erwiesen wird, daß die dort mit *Drimys* zusammen lebende *Fagus betuloides* ruhig ihren Gefäßbau beibehalten konnte. Somit muß man doch einen verhältnismäßig tiefstehenden anatomischen Bau dieser auf tracheidales Holz beschränkten Polycarpicae anerkennen.

Die morphologischen Merkmale primitiver Organisation beziehen sich zunächst auf die Blüten. Da kommt als erstes Moment eine verhältnismäßig lange Blütenachse in Betracht, mit einer großen Zahl von einzelnen Blütengliedern besetzt, die in durchweg spiraliger Anordnung stehen. Beispiele dafür bieten alle *Nymphaeaceen*, *Magnoliaceen*,

von den Ranunculaceen besonders *Myosurus*; bei den Anonaceen Monimiaceen und Calycanthaceen ist die lange Blütenachse abgeflacht und in eine horizontale Scheibe oder einen vertieften Blütenboden umgewandelt, also eine abgeleitete Form mit im übrigen ebensolchem Verhalten der Einzelglieder.

Diese Einzelglieder sind untereinander frei, insbesondere die Fruchtblätter völlig apocarp. Die Nymphaeaceen, Magnoliaceen, Anonaceen, — bei denen jedoch bei einigen Formen wie *Xylopia* und *Oxymitra* der innere Periantkreis verwachsene Blätter aufweist — ferner Ranunculaceen, Calycanthaceen und Monimiaceen stimmen in diesem Merkmal überein.

Ferner sind die Blüten strahlig, die bei den Ranunculaceen sich findenden zygomorphen Formen sind abgeleitet, sonst kommen in der Reihe nur strahlige Blüten vor. Dabei ist die Trennung der Blüten von der vegetativen Sphäre des Sprosses nicht scharf. Bei *Anemone* (*Hepatica*), *Paeonia*, *Eranthis* unter den Ranunculaceen, bei *Calycanthus* und *Chimonanthus* unter den Calycanthaceen gehen die Hochblätter oder obersten vegetativen Blätter mit in die Blütenbildung ein. Hier wie auch bei den Nymphaeaceen, Magnoliaceen und den Gattungen *Caltha*, *Trollius* und anderen Ranunculaceen fehlt jede scharfe Sonderung zwischen Kelch und Kronblättern, sie gehen allmählich ineinander über. Auch versehen die Kronblätter andere Funktionen, z. B. als Nektarien bei *Helleborus*, *Eranthis*; die Blütenhülle ist also noch anpassungsfähig.

Auch die Form der Staubblätter ist außerordentlich plastisch, sie tragen über den Antheren ein mehr oder minder großes blattartiges Stück des Konnektives oder der Staubblattachse. Wie bei *Victoria* und *Nymphaea*, Magnoliaceen, *Himantandra*, Anonaceen, *Podophyllum* unter den Berberideen, Calycanthaceen und einigen Monimiaceen. Sie werden in großer Zahl petaloid und staminodial bei Calycanthaceen, *Eupomatia* unter den Anonaceen, ebenso bei *Victoria*, auch bei Magnoliaceen (*Kadsura*).

Die durchweg apocarpen Fruchtblätter sind direkt auf ihrem Scheitel zu pollensammelnden Narben geworden, ein Griffel fehlt also vollkommen; nur bei den Calycanthaceen und einigen Monimiaceen zwingt die vertiefte Form des Blütenbodens zur Entwicklung von Griffeln auf den einzelnen Fruchtblättern.

Weitaus die Mehrzahl der Polycarpicae sind holzige Bäume oder Sträucher, nur bei den Ranunculaceen überwiegen die Stauden und Kräuter, auch Podophyllum gehört zu den Stauden.

Die Blätter sind, wiederum mit Ausnahme der Ranunculaceen, meist derb, lederig und ganzrandig, sie stehen bei den Magnoliaceen, Calycanthaceen, Anonaceen, auch Myristicaceen gehäuft an den Zweigenden oder unter den gipfelständigen strahligen Blüten.

Zieht man endlich noch ökologische Merkmale hinzu, so sind die Angehörigen der Nymphaeaceen, Magnoliaceen, Anonaceen, Ranunculaceen, Calycanthaceen und Monimiaceen wohl durchweg auf Tierbestäubung eingerichtet, nur bei den Menispermaceen kann man zweifelhaft sein, ob die unscheinbaren Blüten nicht vielleicht anemophil sind. Daß nach Burck<sup>14</sup> einige Anonaceen autogam geworden sind, kann die Tatsache des im allgemeinen auf Entomophilie eingerichteten Blütenbaues nicht beeinträchtigen.

Nach den Beobachtungen von Rattray<sup>15</sup>, die in einer Arbeit von Diels<sup>16</sup> angeführt werden, ist für kapländische Cycadeen, nämlich *Encephalartos Altensteinii* und *Encephalartos villosus* eine regelmäßige Bestäubung durch Käfer festgestellt worden. Somit ist für eine weit ältere Gymnospermenfamilie als die bisher allein als entomophil erkannten Gnetaceen Insektenbestäubung gefunden, und man kann daher Anemophilie und Entomophilie als gleichalte Bestäubungsweisen auffassen. Rattray schildert, daß Käfer aus der Gattung *Phlaeophagus* durch den starken Duft der blühenden männlichen Zapfen angelockt werden, hier leben sie vom Pollen, paaren sich und die Weibchen wissen durch ihren Fortpflanzungsinstinkt geleitet die geruchlosen weiblichen Pflanzen zu finden, in deren Samenanlagen sie die Eier ablegen, wobei die Bestäubung erfolgt. Es scheinen sämtliche Samenanlagen bestäubt und befruchtet zu werden, doch entwickelt sich der Parasit in 30—100 % von ihnen. Trotz dieser massenhaften Zerstörung ist aber die Pollenübertragung durch die Käfer die einzige Möglichkeit für Samenansatz und Fortpflanzung der *Encephalartos*-pflanzen. Von Interesse ist, daß die ebendort heimische *Stangeria Katzeri* völlig anemophil ist, dabei aber viel weniger Samenanlagen ihrer Zapfen bestäubt erhält.

In der genannten Arbeit von Diels wird dann die von Alex. G. Hamilton beobachtete Bestäubung von *Eupomatia laurina* geschildert, die ebenfalls durch Käfer erfolgt, die die Futtersäume der Staminodien zur Nahrung erwählt haben. Nach erfolgter Bestäubung fällt hier der gesamte Ring der azyklisch stehenden Staubblätter und Staminodien mit den daransitzenden Käfern zu Boden.

Durch den *Eupomatia* ähnlichen Blütenbau von *Calycanthus* wird Diels dann veranlaßt diese Blüten genauer zu beobachten. Es fand sich an den innersten Blättern der Blütenhülle und an der Spitze der Staubblätter ein vom sonst dunkelroten Gewebe sich lebhaft abhebendes zartes weißes Spitzchen, das nach seinem Gehalt an fettem Öl und Eiweiß dem Futtersaum von *Eupomatia*-Staminodien vergleichbar erschien, und es gelang Diels auch Käfer beim Besuch der *Calycanthus*blüte zu beobachten und diese weißen Spitzchen fressen zu sehen, während alles andere von ihnen unbeachtet blieb. Daraus ergibt sich die Wahrscheinlichkeit des Käferbesuches bei *Calycanthus* in ihrer Heimat. Zum Schlusse weist Diels auf die Bedeutung dieser ökologischen Beobachtungen für die Auffassung der Phylogenie der Angiospermen hin, da einmal die ältesten Gymnospermen von Käfern bestäubt werden, da ferner die Coleopteren die ältesten Blumen besuchenden Insekten sind, und man berechtigt ist, ein der jetzt herrschenden Proportionalität zwischen Angiospermenblume und zur Bestäubung dienenden Insektenklassen analoges Verhältnis für die früheren Erdperioden, speziell die Kreidezeit anzunehmen, wo die Coleopteren weit stärker als die jetzt überwiegenden Dipteren, Hymenopteren und Lepidopteren entwickelt waren, so dürfte Kantharophilie damals weit verbreitet gewesen sein. *Eupomatia* und *Calycanthus* wären also neben den *Encephalartos*arten noch Zeugen dieser Vergangenheit, wohin speziell *Calycanthus* im Bau der Blüten ja auch morphologisch schon zu deuten scheine, vermöge der bei ihr noch vollkommen erhaltenen Übergangsformen von Laubblättern in Hochblätter und Staubblätter, von Trophophyllen zu Sporophyllen.

Den soweit wiedergegebenen Gedankengängen von Diels hatte ich in einem Referat<sup>17</sup> nur das Bedenken anfügen zu müssen geglaubt, daß doch die embryologische Entwicklung darüber

nicht vernachlässigt werden dürfe. Denn, wenn ein dem von Wettstein hauptsächlich in den Vordergrund geschobenen parallelen Entwicklungsgang des Gymnospermen- und Angiospermen-Pollenschlauchverlaufes gleichwertiges entwicklungsgeschichtliches Moment fehlt, so bleibt eine erhebliche Lücke im Beweismaterial für die Primitivität der Polycarpicae übrig.

Hier schien es nun übel um die Polycarpicaetheorie bestellt zu sein. Und Diels drückt seinen Zweifel aus, ob, nachdem von Strasburger<sup>18</sup> bei *Drimys*, bei den Anonaceen von Oes<sup>19</sup> und bei *Magnolia* von Manneval<sup>20</sup> lediglich der übliche Angiospermenembryosack in stereotyper Entwicklung gefunden sei, überhaupt dieser Weg zum Ziele führen könne.

Dieser pessimistischen Ansicht vermag ich nicht zuzustimmen, und wenn auch die nächstliegenden Familien primitive Merkmale in der Embryosackentwicklung nicht aufweisen, so war durch die Hinweise Diels' auf *Eupomatia* und *Calycanthaceen* eine weitere Möglichkeit eröffnet, die es galt wahrzunehmen. So veranlaßte ich Herrn Stud. Peter auf Grund eines *Monimiaceen*-Materialies (*Kibara coriacea* hort. Bogor) und der aus dem Garten erhältlichen *Calycanthus*arten die embryologische Untersuchung vorzunehmen, und als sich ein günstiges Ergebnis zu zeigen begann, erbat ich *Eupomatia*-Material von Herrn Prof. Dr. Diels und später *Chimonanthus praecox* von Herrn Prof. Dr. Jost. Beiden Herren danke ich bestens für die bereitwillige Zusendung. Die Arbeit des Herrn Peter ist inzwischen soweit gefördert, daß ich sagen kann, abweichend von dem typischen Verhalten der bisher untersuchten *Polycarpicae* hat sich bei *Calycanthus florida* und *Chimonanthus praecox* ein sehr umfangreiches sporogenes Gewebe gefunden und bei *Calycanthus* ist es derart gestaltet, daß der junge Nucellus, dessen inneres Integument etwa halbe Höhe erreicht hat, einem Gymnospermen-Makrosporangium mit zahlreichen im Diakinesestadium befindlichen Makrosporen-Mutterzellen zum Verwechseln ähnlich ist.

Oft bleibt nur eine einzige Wandschicht zunächst erhalten, den ganzen Innenraum füllen die überaus zahlreichen Makrosporenmutterzellen aus. Die beistehende Abb. des Herrn Peter zeigt nun, daß von diesen Makrosporenmutterzellen zahlreiche auch in weitere Entwicklung eintreten. Die Abb. 1a enthält

zunächst noch zwei seitlich gelegene in je vier Teile bereits zerfallene Embryosackmutterzellen; in der Mittellinie außerdem aber zwei Asterstadien von überlebenden Embryosackzellen.



Abb. 1. Zwei Schnitte aus einem Makrosporangium mit (1a) zwei Makrosporenmutterzellen nach vollendeter Tetradenteilung, daneben zwei junge Embryosäcke im Asterstadium des primären Embryosackkernes, und (1b) drei weiteren jungen Embryosäcken im gleichen Zustande. Gez. von H. Peter.

Abb. 1 b, aus demselben Nucellus, zeigt drei weitere im gleichen Stadium befindliche Embryosackzellen, deren Schwesterzellen bereits verschwunden sind, und ein dritter Schnitt aus demselben Nucellus, der hier nicht zur Darstellung gelangt ist, besaß noch weitere drei Embryosackzellen, deren eine im Verfall begriffen

war, wie ihre dunklere Färbung andeutete, während eine zweite wiederum den Asterzustand aufwies und die dritte endlich, bereits einen Schritt weiter entwickelt, die Chromosomen an die beiden Endpunkte der Spindel verteilt hatte. Somit würde dieses eine Makrosporangium etwa mindestens zehn zu weiterer Entwicklung gelangte Embryosackmutterzellen besessen haben, von denen sieben als über die Embryosackbildung hinaus in die Teilung ihres primären Embryosackkernes eingetreten nachgewiesen werden konnten.

Man wird hier einwenden, daß ähnliche Verhältnisse mehrerer Makrosporenmutterzellen auch bei *Alchimilla* vorliegen, wo Murbeck ebenfalls ein umfangreiches sporogenes Gewebe nachzuweisen vermochte, das Göbel<sup>23</sup> (p. 801) mit einem Makrosporangium vergleicht. Dazu ist jedoch zu bemerken, daß einmal die Rosaceen unter die nächsten Verwandten der *Calycanthaceen* zu zählen sind, und daß *Alchimilla* eine sehr reduzierte Form der Familie darstellt, in der solche Merkmale wieder neu auftreten könnten. Andererseits aber gehen dort die Zustände nicht bis in die Teilungsstadien der Makrosporenmutterzelle über, während bei *Calycauthus* mehrfach Teilungsstadien in mehreren dieser Mutterzellen, Verdrängung der Schwesterzellen und Embryosackkernteilungen nebeneinander vorkommen.

Mußte vorher der Arber-Parkinsche Versuch der Rückführung der *Polycarpicae* auf die *Bennettiten* aus morphologischen Gründen zurückgewiesen werden, so kommt jetzt der Mangel jeglichen entwicklungsgeschichtlichen Materiales der vermeinten Ausgangsfamilie der *Bennettiten* hinzu, die den Weg als sehr bedenklich erscheinen lassen muß. Inwieweit nun etwa die *Chalazogamie* von *Alchimilla*, die hier auch in ihrer Anlehnung an *Calycauthus* sich als stark reduzierter Typus darstellt, eine Brücke zu den als rudimentär aufgefaßten *chalazogamen Juglandaceen* usw. darstellen könnte, mag dahingestellt bleiben.

Wenn nun versucht werden soll für den Anschluß der *Polycarpicae* an die *Gymnospermen* hier einen Ausgangspunkt zu finden, der dasselbe leistet, was die *Ephedra-Casuarina-Hypothese* Wettstein's für die Anknüpfung der *Quercifloren* und anschließenden *Angiospermen* bedeutet hat, so sind die zu stellen-

den Anforderungen ganz andere. Nach der ökologischen Seite hin ist Hermaphroditismus und Entomophilie zu fordern, nach der morphologischen Seite hin spiraliger Aufbau aus einzelnen freien Blütengliedern, besonders einzeln stehenden Staub- und Fruchtblättern, beide in größerer Anzahl.

Überblickt man nun die solchen Ansprüchen gegenübergestellten Gymnospermenblüten, so bleibt nur die Familie der Gnetaceen übrig und zwar die Gattung *Gnetum*, obgleich gerade diese von Senn (lc. 137), Lotsy<sup>26</sup> u. a. als dazu völlig ungeeignet beurteilt ist.

Mein Augenmerk richtet sich auf die androgynen Blütenstände (vgl. z. B. Strasburger<sup>22</sup>, Taf. XXI, Fig. 1, 2, 5).

Diese Infloreszenzen bestehen aus einer an die vegetative Zone mit ihren lederigen, dekussiert stehenden ganzrandigen Blättern direkt anschließenden Achse, die mit einem in gleicher Stellung angeordneten Brakteenpaar beginnt. Dieses erste Brakteenpaar ist steril, es kann Achselsprosse hervorbringen oder die Infloreszenz bleibt auf die eine Hauptachse beschränkt. Wie ich früher schon beschrieben habe<sup>21</sup>, kann dieses sterile Brakteenpaar durch normale Laubblätter ersetzt werden, wenigstens bei *Gnetum Gnemon*, ein Zeichen für den direkten Übergang des vegetativen in den fertilen Zustand, der Trophophylle in die Sporophylle.

Die in gleicher Anordnung weiter folgenden Brakteenpaare sind zu einem einheitlichen Ringe verwachsen, sie sind fertil und tragen im gesamten Umfange in Spiralen zu  $\frac{8}{21}$  angeordnete Blütenreihen, die mit einer zuerst produzierten weiblichen Blüte beginnen, auf die als basipetale Fortsetzung eine mehr oder minder große Anzahl männlicher Blüten folgen. Die Parastichen treten sehr deutlich hervor und zählen bei *Gnetum Rumphianum* drei, bei *Gnetum Gnemon*, *Gn. latifolium*, *Gn. neglectum* 4 bis 5 Einzelglieder. Zwischen den von ihrem zarten Perigon umgebenen Einzelblüten stehende grobe Haarbildungen haben für uns keine weitere Bedeutung.

Derartige fertile Brakteenwirtel folgen sich akropetal mit mehr oder minder großen Abständen. Die Achse soll nach Strasburger<sup>22</sup> häufig in einer einzelnen weiblichen Blüte als Abschluß gipfeln. Der streng akropetale Aufbau der Gesamt-

infloreszenz, im Gegensatz zu der basipetalen Entwicklung in den einzelnen Brakteenwirteln sei nochmals betont.

Bei dieser somit beschriebenen Infloreszenz nehmen wir als Ausgangspunkt für den hypothetischen Aufbau einer Polycarpicae-Blüte an, daß sie, wie das ja ohne Zweifel vorkommen kann, auf den untersten Wirtel beschränkt sei, d. h. den fertilen aktinomorphen Brakteenwirtel, mit dem unterhalb stehenden sterilen Brakteenpaar — oder Laubblattpaar wie erwähnt —, das als dazu gehörend betrachtet werden mag.

Durch den Abschluß der Achse mit diesem einen Brakteenwirtel ändert sich manches für die in ihm vereinigten Blüten (vgl. dazu die Abb. 2).

1. Die oberen schon im Gesamtverbände ein wenig schräg aufwärts schauenden weiblichen Blüten werden sich über

das freie Achsenende gleichmäßig — ev. unter Bildung einer solchen Gipfelblüte, wie Strasburger sie beobachten konnte — oder unter weiterer Vermehrung ihrer Zahl verteilen. Jede weibliche Blüte des androgynen Blütenstandes besteht aus einem Nucellus, der von zwei Hüllen umgeben ist. Im Vergleich mit dem von drei Hüllen eingeschlossenen Nucellus der fertilen weiblichen Blüten ergibt sich, daß die mittlere bei den sterilen Blüten zwar angelegt aber nicht ausgebildet wird; diese Reduktion dürfte, wie ich früher<sup>21</sup> bereits ausgeführt habe, mit ihrer Funktionsun-

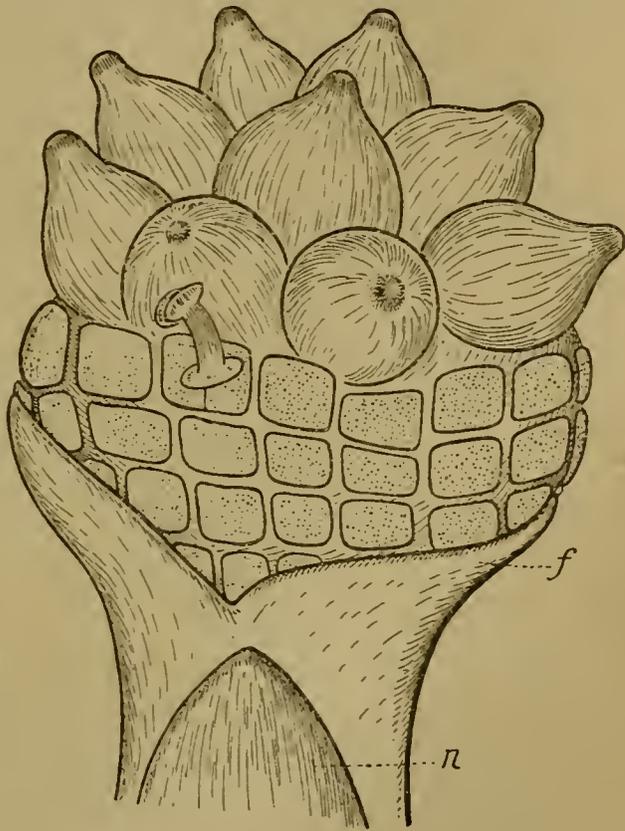


Abb. 2. Eine androgyne, hypothetisch auf einen Wirtel beschränkte Infloreszenz von *Gnetum Gnemon* in Seitenansicht halb von oben. Sie beginnt mit einem sterilen Brakteenpaar (*n*), zu dem das einzige fertile Paar (*f*) dekussiert steht. 20/1.

fähigkeit zusammenhängen, mit wiedergewonnener Funktionsfähigkeit also voraussichtlich aufgehoben werden, wie auch Beccari<sup>27</sup> es annimmt. Da für unsere Hypothese nur fertile Blüten in Frage kommen können, darf mit drei Hüllen gerechnet werden. Die äußerste entsteht weitaus früher als die beiden anderen. Sie ist von Strasburger<sup>22</sup> (112 usw.) als »Fruchtknotenhülle« angesprochen worden und Eichler<sup>28</sup> gab die Möglichkeit dieser Bezeichnung ungerne zu. Später hat freilich auch Strasburger<sup>29</sup> seine Meinung geändert, und neuerdings wird die Hülle als Perigon betrachtet. In ihrem Schutze entstehen in akropetaler Folge die mittlere und die dritte Hülle als äußeres und inneres Integument. Jedenfalls ist also die Deutung der äußersten Hülle nicht ganz einfach und für unsere Hypothese muß aus ihr das Fruchtblatt hervorgehen. Dazu wird angenommen werden dürfen, daß diese äußerste Hülle sich am oberen Rande zusammenschließt, und zum wirklichen angiospermen Fruchtblatte wird, das eine orthotrope, mit zwei Integumenten versehene Samenanlage umschließt. Der Ort der Tropfenausscheidung im gymnospermen Zustande war das innere, kaum über das Perigon hinausragende Integument; beim Abschluß des Perigons und seiner Umwandlung zum Fruchtblatt wird sich am Scheitel diese feucht gehaltene Stelle, die gleichzeitig eine Pollensammelnde und die Insekten anlockende Aufgabe versah<sup>21</sup> (349) zur griffellosen, dem Fruchtblatt direkt aufgesetzten Narbe umbilden können. Daß orthotrope Samenanlagen in den anschließenden weiter entwickelten Formen stets zu anatropen übergehen, muß wie bei Juglandaceen zu den Quercifloren, sich auch bei dem hypothetischen Anschluß der Polycarpicae an Gnetum wiederholen. Die Begründung mag darin gefunden werden, daß ein Wand an Wand gehender Verlauf des Funiculus-Gefäßbündels für anatrophe Samenanlagen günstigere Ernährungsbedingungen für den Embryosack zu schaffen vermag, als orthotrope mit dem nur bis zur Chalaza reichenden Gefäßbündel bieten (doch vgl. auch Göbel<sup>23</sup>, lc. 1901, p. 800, Anm.).

2. Die in schraubenläufigen Reihen direkt an die Fruchtblätter anschließenden männlichen Blüten, die wir unter Vernachlässigung des unscheinbaren Perigons als Staubblätter betrachten können, entstehen basipetal. (Sie sind in Abb. 2 meist noch mit

geschlossenem Perigon dargestellt.) Diese absteigende Reihenfolge ist ja auch den Angiospermenblüten nicht fremd; wir finden sie bei Cistaceen, Rosaceen, Malvaceen<sup>24</sup> vertreten und sehen, daß bei den Rosaceen die Staubblätter in absteigender, die Fruchtblätter in aufsteigender Progression sich entwickeln, daß also innerhalb ein und derselben Blüte ein solcher Wechsel der Entwicklungsrichtung auftreten kann. Es ist eben die Lage der interkalaren Vegetationspunkte und das gegebene Raumverhältnis des Blütenbodens dafür maßgebend, und es kommt der Entwicklungsrichtung keine entscheidende Bedeutung zu, so daß sie sich, event. schon bei Isolierung des Wirtels, auch wohl ändern könnte.

Wenn demnach die Entwicklungsfolge der Staubblätter (oder der männlichen Blüten) keine unüberwindlichen Schwierigkeiten zu bereiten scheint, so ist ein weiterer Umstand zu erörtern, der in der Zahl oder Art der Antheren besteht. Das Gnetumstaubblatt trägt am Scheitel bei *Gnetum Rumphianum* und den verwandten Arten eine einzige ungeteilte Anthere, bei *Gnetum Gnemon* und Verwandten zwei einfächerige Antheren. Vergleichen wir die Verhältnisse bei der verwandten *Ephedra*, so besitzt *Ephedra altissima* zwei zweifächerige, *Ephedra campylopoda* sechs zweifächerige und *E. monostachya* achte desgleichen. Endlich führt *Welwitschia* dreifächerige Antheren.

Am besten wird man nun die beiden gipfelständigen Antheren von *Gnetum Gnemon* und Verwandten als Theken auffassen, so daß das Staubblatt eine dithezische Anthere, wie die Angiospermen bekäme. Es muß sodann in der gemeinsamen Vorfahrenreihe der Gnetaceen ein Stadium mit zweifächerigen Theken existiert haben, von dem die zweifächerigen *Ephedra* Antherentheken abstammen, durch Reduktion ist bei *Gnetum* diese Zweifächerigkeit verloren gegangen. So kann es bei der hypothetischen Weiterentwicklung — entsprechend dem Verhalten des mittleren Integumentes bei sterilen und fertilen weiblichen Blüten —, auch wieder auftreten, und wir kämen dann also zu dithezischen, vierfächerigen Antheren, wie die Angiospermen sie besitzen.

Nimmt man das als gegeben an, so finden sich nach dem Gesagten jetzt aktinomorphe, von zwei Brakteen gestützte

perianthlose Blüten vor mit spiralig angeordneten Staubblättern (männlichen Blüten) und zahlreichen apokarpen Fruchtblättern, das sind aber Verhältnisse, die sich vollkommen den neuerdings von Diels geschilderten Blüten von *Eupomatia*<sup>16</sup> und noch mehr denen von *Himantandra*<sup>25</sup> anschließen, deren erstere bei den Anonaceen, die zweite bei den Magnoliaceen ihre nächsten Verwandten finden würden. Man braucht nur eine starke Vergrößerung der beiden Brakteen anzunehmen, so daß sie im Knospenzustand die Blüte umhüllen und bei deren Öffnung abfallen, so wären alle wesentlichen Merkmale von *Himantandra* erfüllt.

3. Demnach ist die Perianthbildung aus den äußeren Reihen der Staubblätter für unsere hypothetische abgeleitete Angiospermenblüte keine von der bei den mit Perianth versehenen Verwandten von *Eupomatia* oder *Himantandra* abweichende, wie sie ja gerade bei den Polycarpicae häufiger vorkommt z. B. *Victoria*, *Calycanthus*, ferner bei allen gefüllten Blüten, wie *Paeonia*, *Rosa* u. a. Mit der Bildung des Perianthes ist dann aber auch der Zeitpunkt gekommen, wo das bisher noch vorhandene, (hier vernachlässigte) unscheinbare Perigon der männlichen Blüten als völlig überflüssiges Gebilde seine Existenzberechtigung verliert und aus dem Entwicklungsgang verschwinden muß.

Der ebenfalls noch vorhandene unterhalb der »Blüte« stehende sterile Brakteen- oder Laubblattwirtel würde dann die direkte Überleitung der Laubblätter zu den Hochblättern ermöglichen, wie ein solcher sehr gut auch bei *Calycanthus* zu beobachten ist.

Bei *Calycanthus florida* reicht das letzte unter der Blüte gelegene Blattpaar nahe an die Blüte heran, etwa wie bei *Anemone Hepatica* oder *Gnetum Gnemon*. *Calycanthus occidentalis* geht darin aber erheblich weiter. Der Strauch besitzt ebenfalls streng dekussierte Blattstellung. Die Blüten sprosse dagegen lassen den spiraligen Blütenbau auf ihre ganze vegetative Achse zurückwirken, so daß (Abb. 3) bereits 3 bis 4 »Blattpaare« unterhalb der gipfelständigen Blüte eine mehr und mehr spiralige Stellung eingenommen wird, wozu noch kommt, daß auch die nach und nach kleiner werdenden Blätter, ihrer Form wie ihrer Stellung nach, direkt in die Kelchblätter übergehen, so daß hier schließlich Trophophylle und Sporophylle in ihrem Übergange unmittelbar

noch zu beobachten sind. Der Strauch scheint bei uns selten zur Blüte zu gelangen, sonst hätte dies höchst auffallende Verhalten nicht unerwähnt bleiben können.



Abb. 3. Blütentragender Sproß von *Calycanthus occidentalis*. Die dekussierte Blattstellung ist 3 bis 4 »Blattpaare« vor der Blüte in eine spiralige übergegangen.

So wäre aus dem untersten, als allein gebildet angenommenen Achsenabschnitt eines androgynen Gnetumblütenstandes eine vollständige Polycarpicaeblüte hergeleitet, die natürlich hypothetisch ist, deren ähnliche reale Entwicklung aber morphologisch möglich und ökologisch verständlich sein würde.

Nachdem nun sowohl für die Verticillatae-Querciflorae, wie

für die Polycarpicae der Versuch einer hypothetischen Überleitung von den Gymnospermen vorliegt, fragt es sich, ob man sich für den einen oder anderen entscheiden muß. Ist es denn überhaupt so sicher, daß der Übergang nur einmal, nur an einer Stelle stattgefunden hat?

Ist es nicht nach der Analogie der verschiedenen Male und auf verschiedenem Wege entstandenen Heterosporie aus Homosporie auch wahrscheinlich, daß die Angiospermie verschiedentlich aus der Gymnospermie hervorgegangen sei? Freilich spricht ja die völlige Übereinstimmung der Embryosackentwicklung gegen eine Ableitung von sehr verschiedenen Seiten her, aber wenn jetzt einmal Ephedra, andererseits Gnetum als mögliche Ausgangsformen hingestellt werden, so ist es ja im Grunde doch nur die Zurückverlegung der monophyletischen Ableitung um eine phylogenetische Stufe, d. h. von den Endgliedern zweier parallel laufender Gnetaceenreihen, auf deren gemeinsame Verfahren. Und es erscheint mir leichter vorstellbar, daß die Verticillatae-Quercifloren eine andere Ableitung haben als die Polycarpicae, als jene auf diese zurückzuführen. Wo sich dann gemeinsame Züge in weiter von den primitiven Formen entfernt stehenden Gruppen finden, wie etwa zwischen den monochlamydeischen Tricoccen und den dialypetaleischen Gruinales und Verwandtenfamilien, da genügt für die Erklärung ja auch deren weiter zurückverlegte verwandtschaftliche Beziehung, die mir besser phylogenetisch verständlich erscheint, als der weite und komplizierte Umweg über die Hamamelidinae. Vor allem scheint mir aber auch die Ableitung der Embryosackentwicklung immer noch am leichtesten von Gnetum oder ihm ähnlich sehenden Entwicklungsstadien aus möglich, wo die richtige Stelle etwa auf halbem Wege zwischen Ephedra und Gnetum liegt; diese ist über das Endziel, den angiospermen Embryosack, hinausgegangen, denn Gnetum erscheint in mancher Beziehung z. B. in der Embryosackentwicklung mehr reduziert als Calycanthus, jene hat dasselbe Endziel noch nicht vollständig erreicht und Welwitschia endlich ist auf einen toten Strang geraten.

Halle, März 1918.

---

## Literatur.

1. Wettstein, R. von, Handbuch der Systematischen Botanik. II. Aufl. Wien. 1911. 466ff.
2. Treub, M., Sur les Casuarinées et leur place dans le système nat. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. 1891. 10.
3. Nawaschin, S., Zur Embryobildung der Birke. Mémoires de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg. 1892. VII. sér. 12, Nr. 12.  
Derselbe, Über das Verhalten des Pollenschlauches bei der Ulme. Bull. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg. 1898. 8;  
Derselbe, Corylus Avellana. Ibidem. 1899. 10.  
Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen Juglans regia und I. nigra. Mém. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg. 1913. VIII. sér. 31, 9.  
Benson, M., Sandry E., und Berridge, E., Contrib. of the embryolog. of Amentif. Transact. Linn. Soc. 2. sér. 1906. 7.  
Zinger, N., Cannabineen. Flora. 1898. 85.  
Schweiger, J., Euphorbiaceen. Flora. 1905. 94.  
Modilewski, S., Urticifloren. Flora. 1908. 98.  
Wolpert, J., Alnus und Betula. Flora. 1910. 100.
4. Murbeck, S., Über das Verhalten des Pollenschlauches von Alchimilla arvensis und das Wesen der Chalazogamie. Lunds. Univ. Arsskr. 1901. 36, 6.  
Strasburger, E., Die Apogamie der Eualchimillen. Pringsh. Jahrb. 1904. 16, 134.
5. Wettstein, R. v., Über das Vorkommen zweigeschlechtlicher Infloreszenzen bei Ephedra. Festschr. nat. Ver. Univ. Wien. 1907.
6. Porsch, O., Ephedra campylopoda eine entomophile Gymnosperme. Ber. d. bot. Ges. 1910. 404.
7. Hallier, H., Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren und Ebenalen, den polyphyletischen Ursprung der Sympetalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt. Abh. a. d. Gebiete der Naturw. Hamburg. 1901. 16.  
Derselbe, Beitr. zur Morphologie der Sporophylle und der Trophophylle usw. Jahrb. d. Hamburger wissenschaft. Anstalten. 19. Arb. d. Hamb. bot. Inst. 1902.  
Derselbe, Über die Verwandtschaftsverhältnisse bei Englers Rosalen, Parietalen, Myrtifloren usw. Abh. a. d. Gebiete d. Naturw. Hamburg. 1903. 18.  
Derselbe, Provisionel scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants. New Phytologiste. 1905. 4, 7.  
Derselbe, L'origine et le système phylogénétique des Angiospermes exposés a l'aide de leur arbre généalogique. Arch. Néerland. d. sc. exactes et nat. 1912. ser. III B. 1.
8. Senn, G., Die Grundlagen des Hallier'schen Angiospermensystems. Beih. Bot. Centralbl. 1904. 17.
9. Arber und Parkin, Der Ursprung der Angiospermen. Autorisierte Übers. von von O. Porsch. Österr. bot. Zeitschr. 1908. Nr. 3.
10. Wieland, G. R., American fossil Cycads. Carnegie Inst. Washington. 1906.
11. Wettstein, R. von, Handbuch der systematischen Botanik. S. 473.

12. Groom, P., Remarks on the oekology of Coniferae. *Ann. of bot.* 1910. **24**, 241ff.
13. Schimper, A. F. W., *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage.* Jena. 1898. S. 618.
14. Burck, W., Über Kleistogamie im weiteren Sinne.  
u. das Knight-Darwinsche Gesetz. *Ann. d. Buitenzorg.* 1890. **8**, 122.
15. Rattray, G., Notes on the pollination of some S. A. Cycads. *Transact. Roy. Soc. South Afrika.* 1913. **3**, 259.
16. Diels, L., Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen. *Ber. d. d. bot. Ges.* 1916. **34**, 758.
17. Karsten, G., Referat über 16. *Zeitschr. f. Bot.* 1917. **9**, 407.
18. Strasburger, E., Die Samenanlage von *Drimys Winteri.* *Flora* 1905. Erg.-Bd. 215.
19. Oes, A., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Anonaceen. *Verhandlungen der Naturf. Ges. Basel.* 1914. **25**, 168.
20. Manneval, W. E., The development of *Magnolia* and *Liriodendron* etc. *Bot. Gaz.* 1914. **57**, 1.
21. Karsten, G., Zur Entwicklungs-Geschichte der Gattung *Gnetum.* *Cohns Beitr. z. Biologie der Pflanzen.* 1893. **6**, 339.
22. Strasburger, E., *Coniferen und Gnetaceen.* Jena. 1872. 158.
23. Goebel, K., *Organographie der Pflanzen.* Jena. 1901. **2**, 2. 809.
24. Derselbe, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. *Bot. Ztg.* 1882. **40**, 386 und *Organographie.* S. 719.
25. Diels, L., Über die Gattung *Himantandra*, ihre Verbreitung und ihre systematische Stellung. *Botan. Jahrb. für Systematik, Pflanzengesch. u. Pflanzengeographie.* 1917. **55**, 126.
26. Lotsy, J., Contrib. to the life-history of the genus *Gnetum.* *Ann. jard. bot. Buitenzorg.* 1899. 2. ser. **1**, 46ff.
27. Beccari, O., Della organogenia dei fiori feminei del *Gnetum Gnemon.* *Nuov. giorn. bot. ital.* 1877. **9**, 91.
28. Eichler, A. W., *Blütendiagramme.* Leipzig. 1875. **1**, 62.
29. Strasburger, E., *Gymnospermen und Angiospermen.* Jena. 1879.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Karsten George

Artikel/Article: [Zur Phylogenie der Angiospermen. 369-388](#)