

Beiträge zum Angiospermensystem. 1. Analyse phylogenetischer Entwicklungsvorgänge bei Angiospermen

Autor(en): **Baumann-Bodenheim, M.G.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **64 (1954)**

PDF erstellt am: **25.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-45155>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

1.

**Analyse phylogenetischer Entwicklungsvorgänge
bei Angiospermen¹**

Von *M. G. Baumann-Bodenheim*

Botanisches Museum der Universität Zürich

Eingegangen am 12. Februar 1954

Im Zusammenhang mit den Nachforschungen über die Prinzipien eines neuen Angiospermen-Systems stieß ich auf die *Evolutionsprozesse*. Darunter sind jene Vorgänge zu verstehen, welche zur Unterscheidung verschiedener Rassen, Varietäten, Subspezies und Spezies, schließlich auch zu höheren systematischen Kategorien, wie Gattungen, Familien, Reihen usw., führen.

Die Neubearbeitung der Analysen dieser Entwicklungsvorgänge ergibt, im Zusammenhang mit der Aufstellung von Entwicklungsreihen für jedes einzelne Merkmal, ein mit Englers «Prinzipien der systematischen Anordnung» vergleichbares Fundament einer Neuordnung der Angiospermen.

Meine Analysen erstrecken sich auf über 700 verschiedene Merkmale, die sich an einer Angiosperme unterscheiden lassen. Sie beschränken sich dabei sinngemäß auf die wesentlicheren der synthetischen, d. h. variablen und durch Progressionsreihen miteinander verknüpfbaren Merkmale. Eine große Anzahl konstitutioneller Merkmale der Angiospermen kommen in diesem Zusammenhang eben ihrer Konstanz wegen nicht in Frage.

Die Analysen von Evolutionsprozessen besitzen eine morphologische und eine physiologische Seite. Letztere bezieht sich einesteils auf den hereditären Komplex im zytologischen Bereiche, also auf Plasma und Chromosomen mit Genen und deren Mutanten, andernteils auf die entwicklungsphysiologischen Komplexe im ontogenetischen Sinne, wie Genhormone, Wachststoffe einerseits und Milieu-Einflüsse andererseits, also auf Gen-Phän-Probleme.

Die physiologischen Seiten der Evolutionsprozesse sind mehr oder weniger weitgehend einer experimentellen Analyse zugänglich. Es sei hier an Versuche erinnert, wie sie in der Literatur beschrieben sind, an Versuchsanordnungen mit Veränderungen in den Milieu-Einflüssen,

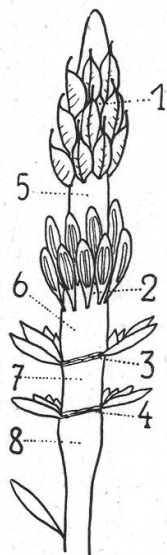
¹ Ausgeführt mit Unterstützung durch die «Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Universität Zürich».

z. B. Licht, oder an Beeinflussungen durch Wachstumsstoffe. Wir werden also mit der Zeit und durch Synthese der physiologischen Befunde mit denjenigen der morphologischen Analysen auch in der Botanik zu einer Entwicklungsmechanik gelangen.

Die morphologische Seite der Entwicklungsprozesse, auf welche ich mich im weitem beschränke, wird analysiert, indem man Merkmal für Merkmal vornimmt, ihre Abwandlungen studiert und dann feststellt, welche Vorgänge im entwicklungsphysiologischen Sinne zu diesen gestaltlichen Änderungen führten. Häufig läßt sich dabei feststellen, daß in der heutigen Morphologie zwei oder gar mehr Merkmalskomplexe, welche unabhängig voneinander variieren, zu unrecht noch miteinander betrachtet werden (Beispiele: Coenocarp, zentralwinkelständig usw.).

Die Evolutionsprozesse lassen sich auf relativ wenige Fundamentalvorgänge reduzieren, und diese können wiederum in vorwiegend komplikative und in vorwiegend reduktive geschieden werden. Die komplikativen Evolutionsreihen hat man als Progressionen, die reduktiven als Regressionen bezeichnet. Oder man kann auch von komplikativen und reduktiven Progressionen sprechen, Progression dann einfach im Sinne des phylogenetischen Fortschreitens, der Weiterentwicklung, gebraucht.

Eine Mittelstellung zwischen komplikativen und reduktiven Evolutionsprozessen nehmen jene Organe ein, welche einem Funktionswechsel unterworfen sind. Ein solcher äußert sich meistens erst in einer vorübergehenden Reduktion, dann in Komplikationen.



Figur 1
Abschnitte einer Blüte

Anthophyllose Abschnitte	Perianthophor	5 = Gynophor (unter Gynoeceum)	1 = Carpelliphor (trägt Carpelle)	Sporophyllophore (tragen fertile Anthophylle)	Anthophyllophore
		6 = Androphor (unter Androeceum)	2 = Staminiphor (trägt Stamina)		
		7 = Corolliphor (unter Corolla)	3 = Petaliphor (trägt Petalen)	Perianthophyllophore (tragen sterile Anthophylle)	Anthophyllophore
		8 = Calyciphor (unter Calyx)	4 = Sepaliphor (trägt Sepalen)		

Die Beschriftungen rechts beziehen sich auf diejenigen Abschnitte der Blütenachse, welche Blütenblätter (= Anthophylle) tragen, jene links auf die blattlosen Abschnitte («Internodien»). Floralachse = Anthophyllophore + anthophyllose Abschnitte. Falls das Perianth nicht in Kelch und Krone differenziert ist, kann von einem Perigonophor gesprochen werden

Um nun konkret ein Beispiel behandeln zu können, möchte ich erst das Schema einer Blüte besprechen, um deren verschiedene Abschnitte terminologisch genau auseinanderzuhalten. Ich muß dabei betonen, daß es sich um eine Skizze handelt, hinter welcher nicht direkt eine reelle Form steht (Figur 1).

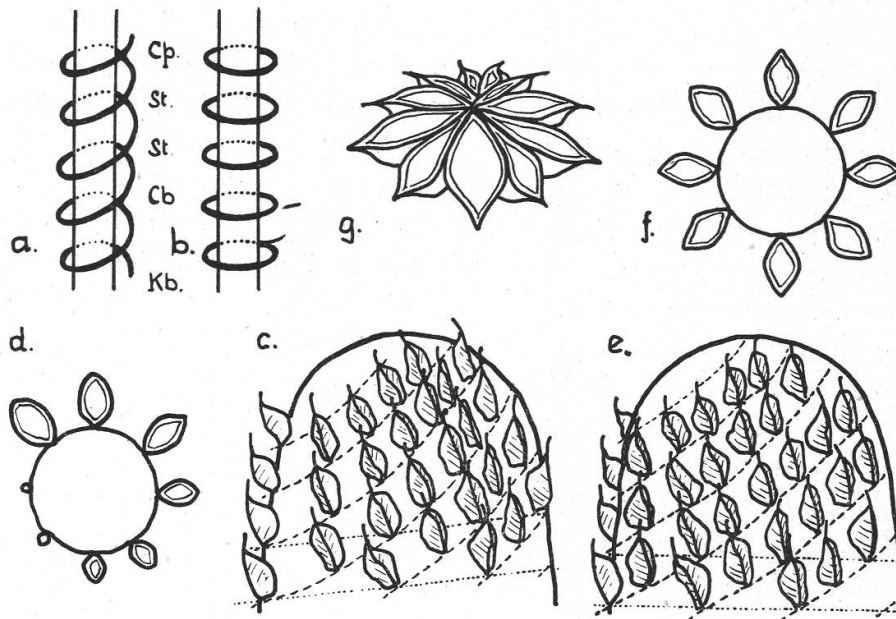
Die Ansicht der Eu-Anthien-(Anthostrobilus-) Theorie, welche hiermit vertreten wird — ohne jedoch die Pseudanthien-Phänomene zu verkennen —, geht nun dahin, daß in relativ ursprünglichen Blüten im Zusammenhang mit dem Vorhandensein vieler Anthophyll-Etagen die Anthophyllophore, also Carpelliphor, Staminiphor und Perianthophyllophore, gut entwickelt sind, während in abgeleiteteren Blüten die genannten Abschnitte im Zusammenhang mit der Reduktion der Blütenblätter auf wenige Etagen auch auf kleine Ausdehnungen verkürzt sind. In solchen Blüten können dann teils drüsen-, teils stielartige blattlose Zwischenstücke zur Entwicklung gelangen. Die Blüten vieler *Capparidaceen* sind also bezüglich ihrer Floralachse nicht als relativ ursprünglich zu bezeichnen, wie das noch etwa geschieht, sondern vielmehr als abgeleitet und in anderer Richtung differenziert als z. B. drüsenhaltige Blüten. In diesem Zusammenhang muß auch darauf hingewiesen werden, daß Blüten mit einem echten Blütenstiel — nach dem Schema ist der Pedicellus identisch mit dem Periantho- bzw. Calyciphor — abgeleitet sind. Eine *Magnolia*-Blüte hingegen weist — wenigstens teilweise — relativ primitive Züge auf: Hier sind die Anthophylle tragenden Abschnitte selber noch wohl ausgedehnt, es kommen reichlich Anthophyll-Etagen vor, und ein eigentlicher Blütenstiel fehlt.

Betrachten wir nun das in diesem Zusammenhang wichtige Merkmal der Carpellstellung: Allgemein werden die spiralige und die zyklische Carpellstellung unterschieden. Dabei muß betont werden, daß sich dieses Merkmal bei Blüten mit nur einem Carpell logischerweise nicht feststellen läßt. Der monocarpellate Zustand wird sich aber doch in den meisten Fällen vom zyklischen durch Reduktion der Gliederzahl ableiten. Dies sieht man schön z. B. bei der Gattung *Delphinium*: *D. elatum* besitzt neun bis drei Carpelle in einem Wirtel, *D. consolida* hingegen nur noch eines.

Allgemein ist auch die Ansicht, daß die zyklische Stellung der Fruchtblätter sich von der spiraligen ableitet, und es gibt in der Tat innerhalb der *Magnoliales-Ranales* und *Alismatales* viele Belege dafür. Es sei hier nur an die Gattung *Ranunculus* erinnert, welche bei *R. falcatus* noch *Myosurus*-ähnliche, vieletagige Carpelliphore besitzt, während letztere bei *R. bulbosus* auf ein Köpfchen verkürzt erscheinen und bei dem auch sonst abweichenden *R. arvensis* auf \pm einen Carpellwirtel reduziert sind.

Aber die Ableitung der zyklischen Stellung von der spiraligen wurde, wie mir scheint, verkehrt vorgenommen. Man stellte sich ein-

fach vor, ein Wirtel gehe aus einer komprimierten Spirale hervor (vgl. Fig. 2 a und 2 b). Dies mag für die genetische Spirale zutreffen, nicht aber für die primären Parastichen, welche ich als die eigentlichen Spiralen betrachte. Betrachtet man die Stellung der Carpelle auf dem Carpelliphor einläßlich, so kann es einem deutlich werden, daß nicht die eine genetische Spirale das Primäre in der Gestaltung des Gynoceums darstellt, sondern eben die in größerer oder kleinerer, oft in Fünf- bis Zweizahl vorhandenen primären Parastichen das Wesentliche sind.



Figur 2

Übergang der spiralgigen zur zyklischen Carpellstellung

Schematische Darstellung der Stauchung der ontogenetischen Spirale in einzelne Kreise.

Figur 2 a Ontogenetische Spirale, in Figur 2 b zu einzelnen Kreisen gestaucht (Cp = Carpelle, St = Stamina, Cb = Kronblätter, Kb = Kelchblätter).

Schematische Darstellung der Zyklenbildung, von Parastichen (----) ausgehend Figur 2 c und d. Die einzelnen, einander entsprechenden Glieder verschiedener Parastichen (-·-·-) sind der ontogenetischen Spirale entsprechend gegeneinander verschoben: Schiefe Etage (.....).

Figur 2 e und f. Die einzelnen entsprechenden Glieder der verschiedenen Parastichen (-·-·-) sind durch partielle Carpelliphorstauchung zu horizontalen Etagen (.....) geordnet.

Figur 2 g. Frucht von *Illicium*

Diese Parastichen-Spiralen sind, der Entstehungsfolge der Carpelle am Vegetationskegel entsprechend, nach bestimmten Gesetzmäßigkeiten gegeneinander verschoben. Das ursprüngliche Verhalten dürfte etwa darzustellen sein, wie in Figur 2 c und 2 d gezeigt. Eine größere Anzahl von gegeneinander verschobenen Parastichen umwinden das Carpelliphor. Die einem Spiralengang der genetischen Spirale entsprechenden Glieder der verschiedenen Parastichen bilden eine schiefe Etage. Ord-

nen sich diese Glieder jedoch in eine horizontale Etage (Fig. 2 e und 2 f, 2 g ähnlich *Illicium*), so liegt zyklische Stellung vor.

Die Konsequenzen dieser Feststellungen bestehen darin, daß

1. der Übergang der sog. spiraligen Carpellstellung zur sog. zyklischen bezüglich seines Evolutionsprozesses auf einer partiellen Carpelli-phorstauchung beruht,
2. dadurch entsprechende Glieder verschiedener primärer Parastichen in eine horizontale Etage gebracht werden,
3. durch Verkürzung des Carpelli-phors ein einziger Carpellwirtel, wie wir es in den meisten Fällen bei den Angiospermen antreffen, entsteht und
4. die Carpelle eines sog. Wirtels, was die primären Parastichen anbelangt, immer noch spiralig stehen, wir dies aber nicht feststellen können, da von jeder Spirale nur noch je ein Glied vorhanden ist. Damit hängt aber zusammen, daß bei *Punica* oder bei «doppelten» Orangen, Äpfeln, Tomaten der obere Carpellkreis mit dem untern alterniert.

Die Unterschiede zwischen spiraliger und zyklischer Stellung bestehen also eigentlich darin, daß — wie schon angedeutet — die entsprechenden Glieder verschiedener Spiralumgänge in eine horizontale Etage zu stehen kommen, statt schief gegeneinander verschoben zu bleiben, und daß man, sofern man's genau nimmt, statt von spiralig und zyklisch, eher von schief- und horizontaletagiert sprechen muß!

An Evolutionsprozessen haben wir gefunden:

1. die Stauchung, Comprimation — in diesem Falle des Carpelli-phors —, welche die entsprechenden und der Entstehungsfolge nach etwas gegeneinander verschobenen Glieder der verschiedenen primären Parastichen in horizontale Etagen bringt;
2. eine Verkürzung, Abbreiatur, welche das Carpelli-phor so weit verkleinert, daß von vielen Etagen schließlich nur noch eine übrigbleibt, und schlußendlich
3. eine Verdünnung, Diminution, des Carpelli-phors im Zusammenhang mit dem Rückgang der Gliederzahl durch Abort innerhalb einer Etage, einer Reduktion der Parastichenanzahl entsprechend.

Den phylogenetischen Hintergrund zu dieser Interpretation bieten einerseits Fossilien, wie die *Lepidodendren*, andererseits aber auch rezente Gewächse. Sehr schön sieht man dies bei den rautenförmigen großen Blattnarben an den Stämmen der *Baumfarne* (die Orthostichenbildung stellt eine weitere Progression dar) oder an den die ganze Achsenoberfläche bedeckenden Blattfüßen der *Araukarien*.

Dieselben Tatsachen gelten nun in entsprechender Weise auch für die Staubblätter sowie für Kelch- und Kronblätter. Auch hier gehören die verschiedenen Blätter einer einmal entstandenen Etage (eines Wir-

tels) verschiedenen primären Parastichen ein und derselben Formation an. Damit sind auch die Alternanzerscheinungen, welche in den Blüten herrschen, verständlich.

In Erweiterung auf das vegetative System möchte ich nur feststellen, daß die dichte Stellung der Laubblätter, wie wir's bei vielen Angiospermen vor allem tropischer Klimate finden, zum Beispiel bei vielen *Myrtaceen* und *Araliaceen*, als relativ ursprünglich zu interpretieren ist für die Fälle ausgedehnter Achsen und nicht als Hemmungsbildung, wie bei Rosettenpflanzen oder einer Reihe subarktischer Gewächse. Die landläufig bekannten distant-alternierenden oder quirligen Laubblattstellungen sind durch kontinuierliche oder gequantelte Internodienstreckung von der dichten Stellung abzuleiten. So versteht sich, daß die Laubblätter, als morphologisch weitgehend selbständig gewordene Bildungen jüngerer Datums als die Achse mit ihren Blattfüßen die Achse berinden.

Über 700 Angiospermenmerkmale habe ich auf ähnliche Weise analysiert, ihre verschiedenen Ausbildungen typisiert, sie in typologisch-phylogenetische Reihen angeordnet und dann die Evolutionsprozesse festgestellt. Es führte zu weit, um alle diese komplikativen und reduktiven Progressionen hier namhaft zu machen. Es seien hier nur die hauptsächlichsten *Evolutionsprozesse*, welche zu unterscheiden sind, genannt und mit ausgewählten Beispielen verständlich gemacht. Dazu möchte ich noch vorausschicken, daß das, was als «Organisation» bezeichnet (z. B. Zahl und Stellung) und meist als höher wertiger Gegensatz zu «Ausbildung» (z. B. lang und kurz, dick und dünn) gebraucht wird, in der Natur eher einem Grenzfall der Ausbildung gleichkommt und nicht wesentlich, sondern nur graduell verschieden ist.

Evolutionsprozesse

I. Vorwiegend komplikative Evolutionsprozesse

A. Ausbildungen

1. Formen

a) Wachstumsverschiebungen

Comprimation (Stauchung). Hierher die Bildung horizontaler Etagen (Quirle) von Carpellen, Stamina, Perianth durch entsprechende Stauchung des Carpelliphors, Staminiphors oder Perianthophylliphors sowie die Etagenvereinigung, z. B. die Vereinigung zweier Staminalkreise in einen einzigen.

Prolongation (Verlängerung). Die sekundäre Streckung von Androphor oder Gynophor oder beider bei *Capparidaceen*. Pedicellusbildung durch Verlängerung des Calyciphors.

Insection (Unterschiede im Wachstum flächiger Organe). Entstehung der zentralen Plazentation aus der zentralwinkelständigen.

Peltation (basale Vereinigung lateraler Ränder). Entwicklung peltater Carpelle.

Excavation (Aushöhlung). Das Konkavwerden von Blütenachsen- oder Infloreszenzachsen-Cupulae.

Position (Stellung). Hierher die Symmetriephänomene, die Bildung von Pseudinfloreszenzen, Ästivation.

Planation (Abflachung). Latisepte Carpellform, bandförmige Griffel.

Curvatur (Krümmung), und zwar Re- oder Incurvatur. Hakenbildung von Griffelchen. Eingeschlagene Kronblattzipfel usw.

Torsion (Verdrehung), z. B. des Fruchtknotens bei den meisten *Orchidaceen*.

Ramifikation und Übergipflung. Ableitung cymöser Achsenverzweigung von razemöser.

Emersion von flügeligen, rippigen oder mehr linealen Bildungen (Emergenzen, Trichome).

Buckelbildung, z. B. der Carpelle bei den *Labiaten*, bullate Laubblätter.

b) Inhaltsstoffe

Color (Färbung) von Filamenten, des Pericarps, der Kronblätter usw.

Konsistenz von Pericarp, Testa, persistierendem Perianth usw.

2. Funktionen

Scission (Spaltung) des reifen Pericarps auf längs oder quer zur Frucht orientierten Bahnen.

Duratio (Dauer) von Kelch oder Krone, von Griffel und Narbe.

Nutrition (Ernährung), Übergang von der autotrophen zur heterotrophen Lebensweise.

B. Verwachsungsbeziehungen

1. Zunehmender Zusammenhang

Verklebung entweder gleicher Organe (Kohärenz) oder verschiedener (Adhärenz).

Verwachsung (Fusion)

Connation (Verwachsung gleicher Organe), z. B. von Carpellen unter sich.

Adnation (Anwachsung) z. B. der Staubblätter mit den Kronblättern, Fruchtknotenversenkung.

2. Trennung

Separation, die sekundäre Trennung verwachsener Carpelle (Apocarpoidie), das Freiwerden von Carpellrändern (Paracarpie), ventricide und carpellicide Spaltenbildung bei der Fruchtdehiszenz.

C. Neubildungen

Formation von Diskus- oder Drüsenbildungen, von Coronae usw.

II. Funktionswechsel

Scutellumbildung aus Keimblatt, Nektarienbildung aus Staubblatt.

III. Vorwiegend reduktive Evolutionsprozesse

A. Abort (Verlust, Fehlschlag)

Reduktion der Stichenzahl von Carpellern, Stamina oder Perianthblättern (fünf-, vier-, drei- oder zweizählige Wirtel), Bildung eingeschlechtiger Blüten, Verminderung der Anzahl der Samenanlagen.

B. Ausbildungen

1. Formen

Diminution (Verkleinerung) z. B. bei beginnender Getrenntgeschlechtlichkeit das Pistillodium.

Abbreviatur (Verkürzung) der anthophylltragenden Abschnitte der Floralachse im Zusammenhang mit einer Reduktion der Etagenzahl von Carpellern, Stamina und Perianthblättern oder die Verkürzung der Plazenta auf geringe Ausdehnung.

Rudimentation der Kelchblätter, der Sporophylle bei diklinen Blüten, des Endosperms, Delignifikation beim Übergang verholzter Gewächse zu Kräutern.

Simplifikation (Vereinfachung) von Formen.

2. Funktionen

Sterilisation von Sporophyllen.

Dehiszenzreduktion ventricider oder carpellicider Spalten.

Diese Analysen führen zu einer Vertiefung der Morphologie im typologisch-phylogenetischen und also wesensmäßigeren Sinne, im Gegensatz zu rein typologisch-descriptiven Aufzählungen, wie sie leider meist immer noch die Grundlagen der Florenwerke bilden. Parkin hat ganz recht mit der Feststellung, daß Taxonomie ohne Phylogenie vergleichbar sei mit Knochen ohne Fleisch daran... Trotz aller Unsicherheiten und Spekulationen, trotz der geringen paläontologischen Stützen bringt die phylogenetische Fragestellung eine ungeheure Spannung ins botanische und überhaupt ins biologische Forschen.