

Phylogenie der Blüte

Vorgetragen auf der Botanikertagung in Hann. Münden, Mai 1956

Von

Walter ZIMMERMANN

Aus dem Institut für angewandte Botanik der Universität Tübingen

Mit 9 Abbildungen

Eingelangt am 25. Oktober 1956

I. Methodisches

Als „Phylogenie“ sei verstanden: Die Abwandlung der Organismen in Gestalt und Lebensweise im Verlauf längerer Ahnenketten, wodurch die Nachfahren andersartig als ihre Vorfahren werden. Die Phylogenetik befaßt sich also mit dem „naturwirklichen“, realhistorischen Wandlungsvorgang, der als Lebensprozeß in unserem Fall vom blütenlosen Ahnenzustand zum heutigen Zustand der „typischen“ Blüte (Rose, Nelke usw.) geführt hat.

«Nicht-typische» Blüten (wie die von *Equisetum*, *Lycopodium*, *Cycas* ♀) werden nur als Beispiele des Weges zur «typischen» Blüte berührt.

Wir müssen mit besonderem Nachdruck dies Ziel: die Schilderung des «naturwirklichen» Prozesses der Blütenphylogenie unterstreichen. Denn zahlreiche (positive und negative) Äußerungen angeblich zur Blütenphylogenie beziehen sich gar nicht auf diesen naturwirklichen Lebensvorgang, und gerade wegen dieser verschiedenen Betrachtungsweise kommt es zu großen Meinungsverschiedenheiten.

Es sei hier verzichtet auf eine erkenntnistheoretische Erörterung des «Naturwirklichen». Die für uns entscheidende erkenntnispraktische Antwort, was wir unter «naturwirklichen» Wandlungsprozessen verstehen, kann eindeutig gegeben werden, und zwar negativ: durch Kennzeichnen und Ausschalten «nicht-naturwirklicher» Zutaten, die häufig angeblich phylogenetische Aussagen in Gegensatz zur «naturwirklichen» Phylogenie bringen.

D. h. wir können und müssen drei mit der «Naturwirklichkeit» verwechselte und oft als „Phylogenie“ angesprochene bzw. damit vermengte Menschenwerke ausschalten, um als Naturwissenschaftler den «naturwirklichen» Entwicklungsgang zu erfassen, nämlich:

1. Die Verwechslung eines heutigen Organismus mit dem «wirklichen» Ahn. Das gilt für die ganzen Pflanzen und auch für einzelne Teile bzw. Organe. Heutige Pflanzen werden z. B. noch vielfach von einer nicht-phylogenetischen (manchmal allerdings als „phylogenetisch“ bezeichneten) Taxonomie in Reihen oder ähnliche Stufenleitern gepreßt.

Als Folge dieser Verwechslung von Ahn und heutigen Organismen stoßen wir vielfach auf den Fehlschluß: Hat ein heutiger Organismus A die primitiven Merkmale „X“ und „Y“, so stehe er „am Anfang“ einer Reihe, und daher sei auch sein Merkmal „Z“ primitiv.

Ähnlich werden auch einzelne Organe durch eine weitverbreitete morphologische Betrachtungsweise auf heutige Gebilde zurückgeführt. Das geschieht in sehr vielen als „Phylogenie“ bezeichneten morphologischen Untersuchungen noch heute durch die Frage nach dem „morphologischen Wert“ (z. B. „Achse oder Blatt?“). Denn auch diese Frage preßt die Organe schon von der Fragestellung an in (nach Heutigem geprägte) Begriffskästchen ein. In phylogenetischem Sinne könnte (z. B. für Blütenorgane) diese Frage nach dem „morphologischen Wert: Achse oder Blatt?“ ja nur unter der (meist unausgesprochenen und nicht zutreffenden) Voraussetzung beantwortet werden, daß schon alle in Frage kommenden Ahnengestalten in allen ihren Teilen «typische» Achsen oder «typische» Blätter gewesen seien.

2. Die Verwechslung von Reihen ontogenetisch «fertiger» Gebilde, die wir Menschen ausgewählt und als „phylogenetische Reihen“ gerafft haben, mit der «naturwirklichen» Entwicklung (Hologenie)¹⁾. In «Wirklichkeit» spielt sich ja die phylogenetische Entwicklung in folgender Weise ab: Entsprechend der Veränderung des Erbgutes entstehen aus embryonalem Gewebe (etwa aus dem Vegetationspunkt) gewissermaßen «umgeschmolzene» Organe mit veränderten und z. T. umgelagerten Geweben,

Diese hologenetische Betrachtung wird vor allem aus folgendem Grunde wichtig: Es verändern sich im Verlaufe der Phylogenie nicht nur die Größenverhältnisse der Organe. Es „wandern“ vielmehr — das wird vielfach übersehen — die determinierenden Reize und wirken in veränderter Art, Lage und Zeitfolge. Dementsprechend ändern sich die Gewebe eines Organs auch in Bau, Lage und Entstehungsfolge. Solche Veränderungen sind namentlich auf den frühontogenetischen Stadien geringfügig (vgl. z. B. Abb. 9). In hologenetischer Betrachtung erscheint das Bild der Entwicklung oft wesentlich einfacher als beim üblichen Aneinanderreihen ontogenetisch «fertiger» Stadien.

3. Die Ursachen und Dichtung der von uns feststellbaren Faktoren zu personifizierten, individuierten Maschinen- oder Kobold-ähnlichen «Kräften».

Auf die Frage nach den phylogenetischen Ursachen kann aus Raum- und Zeitgründen hier nicht eingegangen werden. Umfangreiche und durch ihre bildlichen Darstellungen wertvolle Erörterungen (z. B. von NELSON und VOGEL) kommen infolge dieser Umdichtung zu abwegigen Darstellungen der Evolutionsursachen.

Bei der Fülle des für die Phylogenie der Blüte verfügbaren Materials kann hier nur ein Überblick über die wichtigsten Daten gegeben werden. Das

¹⁾ Unter „Hologenie“ verstehen wir also die lückenlose Folge von ontogenetischen Entwicklungskreisen in Ahnenketten (vgl. z. B. ZIMMERMANN 1955: 45, Abb. 4). Abb. 1, 8 u. 9 symbolisieren Teilerscheinungen der Blütenphylogenie in hologenetischer Darstellung.

Schwergewicht der Darstellung soll in der Schilderung der Zusammenhänge liegen. Denn die Phylogenie ist nur im Zusammenhang und nur als Zusammenhang verständlich.

Der Weg, den wir gehen können, um die Blütenphylogenie erfassen zu können, ist auch hier zunächst die Merkmalsphylogenetik. Alle unsere diesbezüglichen Aussagen — sofern sie zutreffend sein sollen — stützen sich auf merkmalsphylogenetische Zusammenhänge, auf das Verfolgen bestimmter Merkmale (Größen-, Zahlenverhältnisse, Beziehungen in Zeit und Raum usw.).

Im Grunde ist alle exakte Phylogenetik Merkmalsphylogenetik. Dieses mein — auch im vorliegenden Fall notwendiges — Eintreten für die merkmalsphylogenetische Betrachtungsweise ist vielfach mißverstanden worden (z. B. SPORNE 1956), als ob die Merkmalsphylogenie ein selbständiger Prozeß etwa neben der Sippenphylogenie oder der Individuenphylogenie wäre. Es gibt jedoch — das habe ich gleichfalls schon mehrfach und wohl unwidersprochen betont — nur einen natürlichen Zusammenhang verschiedenartiger Organismen, nämlich die Phylogenie, Evolution, Stammesgeschichte, oder wie man diesen Entwicklungsprozeß nennen will.

Es wäre nun sehr schön, wenn wir diese Phylogenie an den einzelnen Individuen oder doch wenigstens an Reihen der beteiligten Taxa unmittelbar erkennen könnten. Dazu sind wir aber leider nicht in der Lage, wie hier kaum ausgeführt werden muß.

Selbst dort, wo reiche Fossilfunde vorliegen — man denke an das „Paradepferd“ — stützen sich exakte phylogenetische Betrachtungen immer auf die Merkmalsphylogenetik. Kein Organismus, auch kein noch so gut erhaltener fossiler, trägt ja seinen Stammbaum mit sich herum. Wenn wir ihn in einen Stammbaum einreihen wollen, wenn wir prüfen wollen, ob er einer Stammlinie auch nur nahesteht, wenn wir also entscheiden wollen, ob er nicht nur in eine mehr oder minder entfernte „Seitenlinie“ hineingehört, dann kann man das an ihm nicht unmittelbar ablesen.

Zu solchen „Stammbaumentscheidungen“ brauchen wir vielmehr Klarheit über die merkmalsphylogenetischen Zusammenhänge. D. h., solange wir noch nicht klar sehen, ob sich beispielsweise die nachfolgenden Blütenmerkmale (man denke etwa an die Insekten- oder Windbestäubung) in der einen oder in der anderen Richtung abgewandelt haben, und wie sich in dem gerade betrachteten Zweig diese Wandlung vollzogen hat, ist jeder Versuch, einen Stammbaumzusammenhang aufzustellen, vergeblich. Die Merkmalsphylogenetik ist also keine besondere Wissenschaft, sie ist nicht unabhängig von der sonstigen Phylogenetik. Es wäre daher falsch, wollte man hier — entsprechend mehrfachen Kritiken — auf die Bezeichnung „phylogenetik“ überhaupt verzichten und etwa von „Morphogenetik“ sprechen. Die Merkmalsphylogenetik ist auch vom Standpunkt der Stammbaumphylogenetik eine technische Vereinfachung, eine Vorarbeit zur Ergründung des einen phylogenetischen Lebensprozesses. Wenn wir aber «wirklichkeitsgetreu» diesen phylogenetischen Vorgang erfassen wollen, ist die Erkenntnis der merkmalsphylogenetischen Teilprozesse eine unumgängliche Vorarbeit.

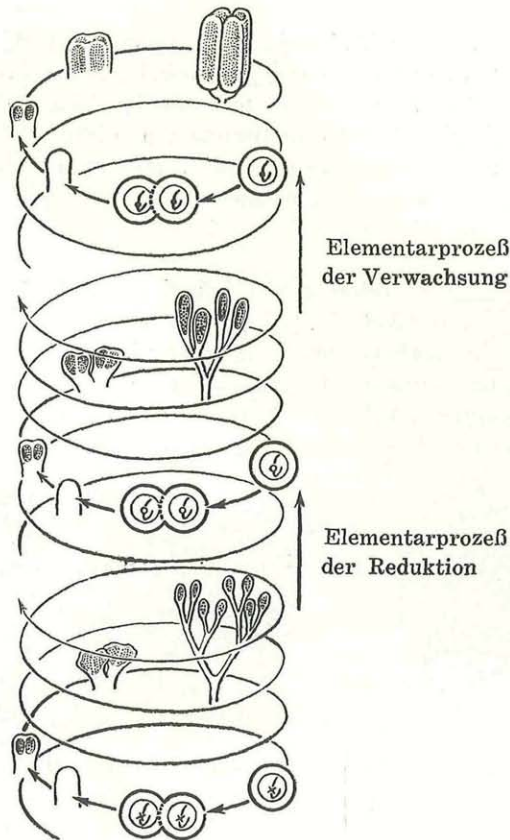


Abb. 1. Hogenie der Elementarprozesse Reduktion und Verwachsung, dargestellt an der Synangienbildung. — Der dargestellte Entwicklungsweg entspricht der Phylogenie des Angiospermen-Staubblattes. — Punktirt das sporogene Gewebe.

II. Die Ahnengestalt (blütenlose Ahnen)

Als Methoden zum Auffinden der Ahnenmerkmale werden nachfolgend verwendet:

1. Statistisch-phylogenetische Auswertung der fossilen Überlieferung (einschließlich Bewertung der vorangehenden und der anschließenden Organismen);
2. Methoden der Subordinationsbewertung;
3. Methoden der Spezialisationsbewertung;
4. Methoden des „Biogenetischen Grundgesetzes“
u. a. m. (vgl. W. ZIMMERMANN 1953 und 1955).

Die vorgenannten, voneinander unabhängigen Methoden insgesamt beweisen mit völliger Sicherheit als weit (300—350 Millionen Jahre) zurückliegende Ahnen isospore, thallöse Urandpflanzen

vom Habitus der Psilophyten (Sporangienstände ähnlich wie Abb. 1 unten), bzw. des *Rhynia*-Typs (wobei *Rhynia* selbst einer der letzten Nachzügler ist); vegetative und fertile Telome sind durch Homotopie und anatomische Übereinstimmungen offensichtlich homolog. Solche dichotom verzweigte Telomstände („Syntelome“) sind noch nicht durch Planation in eine Fläche eingertickt. (Nähere Erläuterungen z. B. ZIMMERMANN 1949.)

Frühzeitig treten schon bei diesen altpaläozoischen Psilophyten Synangien auf (Abb. 1), z. B. bei *Yarravia* aus dem O. Silur = Gotland und bei der vorherrschend unterdevonischen *Taenioocrada*. Auch andere Psilophyten tragen als „Ausnahmen“ gelegentlich Synangien; vgl. *Horneophyton* (Abb. 2). D. h. infolge „Reduktion“ der selbständigen Sporangienstiele erscheinen die Sporangien „verwachsen“.

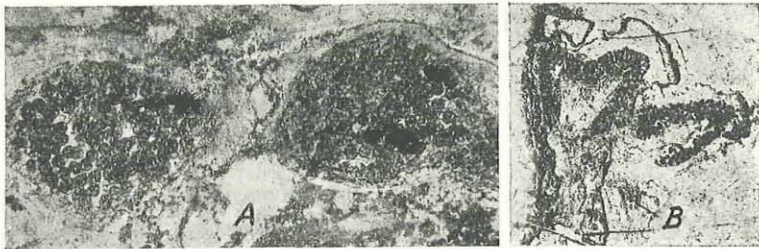


Abb. 2. Synangien von *Horneophyton Lignieri*, M. Devon; A quer, B längs.
30/1 und 9/1.

Aus ZIMMERMANN 1930: 109 und KIDSTON & LANG 1921: Taf. IX, Fig. 58.

Gerade solche schon geologisch früh erscheinenden „Synangien“ (Abb. 2) zeigen sehr anschaulich den «wirklichen» hologenetischen Entwicklungsablauf der Verwachsung. Die Determination des Archesporgewebes erscheint gewissermaßen in den sich gabelnden Vegetationspunkt verlagert. D. h. als eine Art „Neotenie“ bildet sich das Sporengewebe schon auf einem ontogenetisch früheren als normalen Stadium aus: die Telome des sich gabelnden Vegetationspunktes wachsen nicht mehr als selbständige Telome aus. Wir haben damit den Fall eines (phaenisch erzielbaren oder auch phylogenetisch wirksamen) „Wanderns“ des determinierenden Faktors in Zeit und Raum¹).

¹) Gleichzeitig ist dies Beispiel (Vergleich eines einfachen gestielten Sporangiums, vgl. ZIMMERMANN 1930: Abb. 41 a, mit Synangien) ein Beleg für den unabhängigen Verlauf der Elementarprozesse. Die beiden Elementarprozesse (Umrißgestaltung, d. h. Gabelung der Telome und Gewebedifferenzierung, d. h. Sporenbildung) lassen sich zeitlich gegeneinander verschieben. Es handelt sich also um ähnliche Vorgänge, wie ich sie beispielsweise bei der Blütenbildung von *Euphorbia cyparissias* beschrieben habe (ZIMMERMANN 1935: 234 ff.).

„Wandert“ ein solcher determinierender Faktor innerhalb des Vegetationspunktes noch weiter zeitlich „rückwärts“, sodaß sich das Archespor bereits im ungeteilten Vegetationspunkt ausbildet, so haben wir die vollständige „Verwachsung“ solcher Telomstände zu einem einzigen Telom (vgl. unter „Reduktion“, Abb. 1). Solche Verwachsungs-, bzw. Reduktionsvorgänge spielen sich grundsätzlich in gleicher Weise auch bei anderen Abwandlungen von Blütenorganen ab.

III. Die phylogenetische Weiterentwicklung zur Blüte

A. Vorstufen zur Angiospermenblüte

Folgende Stufen (Abb. 3) legen den Entwicklungsgang fest:

1. Die genannten Urlandpflanzen;
2. die seit dem Devon sich entwickelnden isosporen und
3. die seit dem Oberdevon nachgewiesenen heterosporen makrophyllen Pterophyten;
4. die anschließend im Karbon zur Herrschaft kommenden Pteridospermen;
5. die von ihnen nur schwer abtrennbaren frühmesozoischen Cycadopsiden;
6. die seit der Unterkreide nachgewiesenen Angiospermen.

Jeweils ein Ahn und ein Nachfahre legen auch in diesen Stufen die große Linie der Phylogenie fest, so wie in der Mathematik zwei Punkte den Verlauf einer Geraden. Das phylogenetische Problem auch in unserem Fall lautet damit: Verließ die Phylogenie wirklich „geradlinig“? Oder haben wir berechtigte Gründe zur Annahme, daß in nennenswertem Maße Umwegentwicklungen oder Rückentwicklungen stattgefunden haben? Kennzeichnen also etwa die zuvor genannten sechs Stufen der Entwicklung zur Blüte einen einigermaßen geradlinigen Verlauf?

Ein Überprüfen der geologischen Zeiten für die genannten Stufen spricht für eine relativ geradlinige Entwicklung ohne große Umwege. Die morphologischen Differenzen von Stufe zu Stufe¹⁾ sind — wie wir noch sehen werden — erheblich kleiner als die Differenzen innerhalb der einzelnen Stufen. Dementsprechend sind auch die geologischen Zeitspannen (vgl. Abb. 3), in denen die jeweiligen

¹⁾ Z. B. von den *Rhyniaceae* zu den *Protopteridiales*, von diesen zu den heterosporen *Primofilices*, zu primitiven *Pteridospermae*, zu frühmesozoischen *Cycadopsida* und zu spätmesozoischen *Angiospermae*. Diese geradlinige Entwicklung gilt natürlich nur für die „Hauptlinie“ der Blütenphylogenie; in einzelnen Seitenlinien kam es auch zu Rück- und Umwegentwicklungen einzelner Merkmale.

Stufen geherrscht haben, durchweg größer, als etwa noch bestehende zeitliche Lücken von Stufe zu Stufe.

Allerdings sind die meisten bisher bekannt gewordenen Vertreter wohl Glieder von „Seitenlinien“. Sie weichen darum in einzelnen (hier

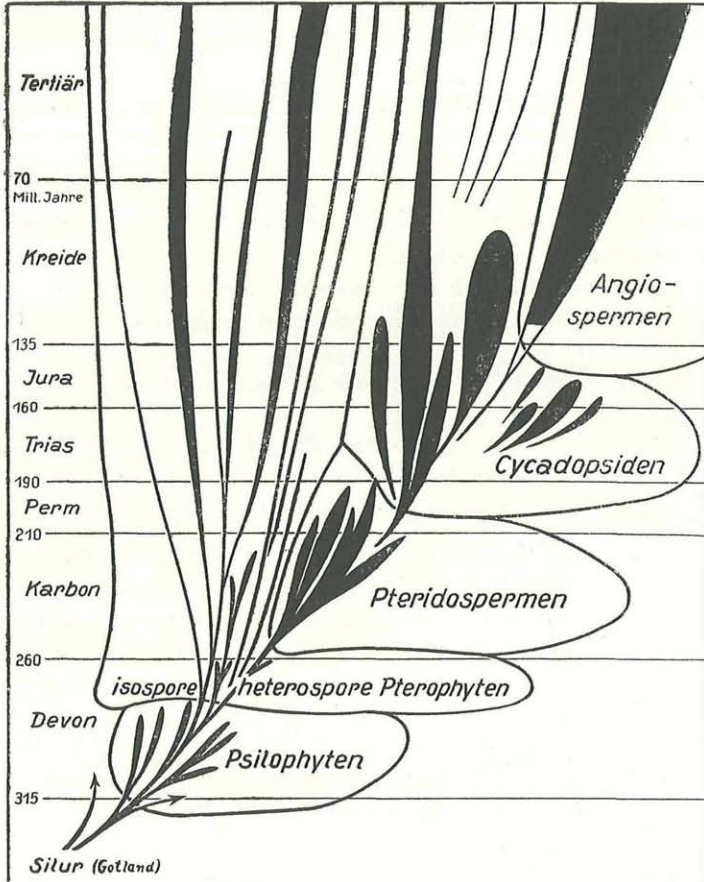


Abb. 3. Stammbaum der Pterophyta in absolutem Maßstab. Fünf Hauptstufen sind hervorgehoben.

nicht näher zu behandelnden) Merkmalen durch Spezialeigentümlichkeiten vom Entwicklungsweg zur «typischen» Blüte ab. Nur in ihrer Gesamtheit repräsentieren daher auch hier die älteren Vertreter der Stufen jeweils die Ahnenmerkmale auf diesem Weg zur «typischen» Blüte im Sinne der oben skizzierten Merkmalsphylogenetik.

Der Weg ist ferner im ganzen ausgezeichnet durch Einfachheit. Einfach war schon die undifferenzierte thallose Ausgangsgestalt.

Einfach ist die geringe Zahl der Elementarprozesse²⁾, die (ähnlich wie bei der vegetativen Gestaltung — und oft mit ihr identisch —) die Blüte gestaltet haben. Einfach ist der Weg auch insofern, als Komplikationen durch die oben besprochenen phylogenetischen Umwege usw.

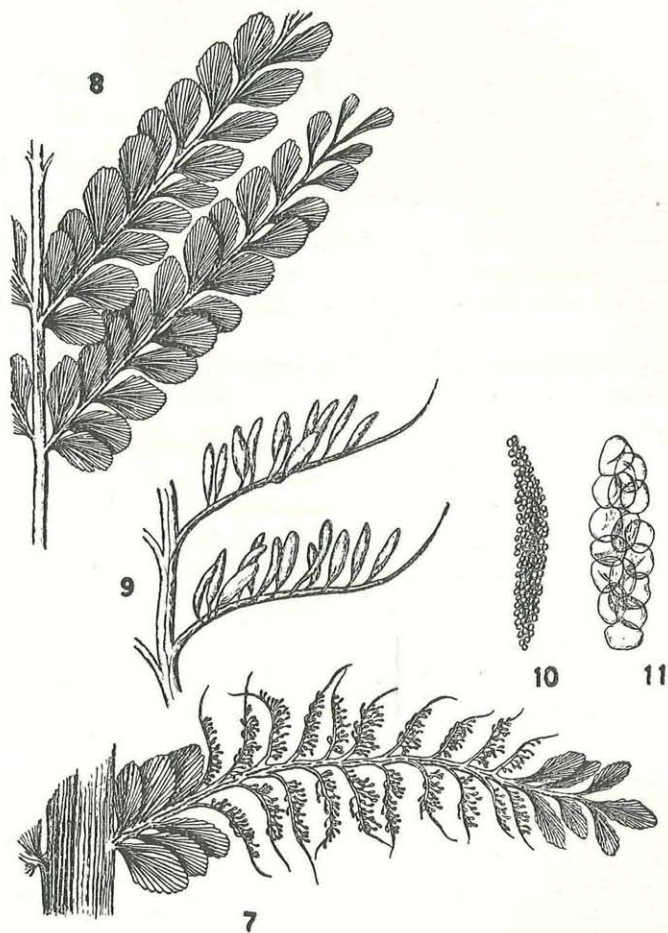


Abb. 4. *Archaeopteris*. — 7 *A. hibernica* FORB., fertile Fieder 1. Ordnung. 8 und 9 *A. latifolia*, sterile und fertile Wedelteile. 10 und 11 Mikro- und Megasporenmassen, vergesellschaftet mit Wedeln von *A. latifolia*. — (Aus ANDREWS 1948: 21).

kaum belegt sind. Die fossilen Ahnengruppen schließen in den entscheidenden Merkmalen fast unmittelbar zu einer direkten Abwandlungsreihe aneinander.

²⁾ Vor allem: Übergipfelung, Planation, Verwachsung und Inkurvation.

Vorgetäuscht werden Komplikationen durch Parallelentwicklungen (beispielsweise Heterosporie 5—6mal, Samen- und Fruchtbildung 2- bis 3mal, Zusammenschluß der Sporophylle zum Strobilus 3—5mal usw.). Auch das Nicht-Beachten der Hologenie hat vielfach übersehen lassen, wie geringfügig manche Umbildungen auf frühontogenetischen Stadien sind.

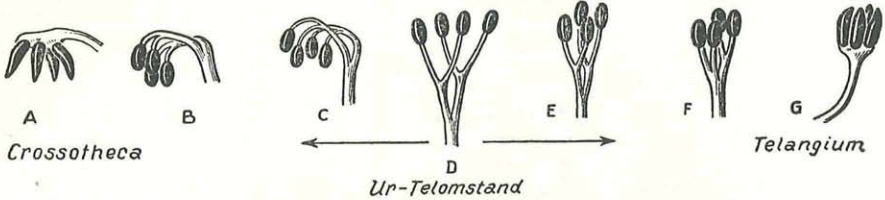


Abb. 5. Mikrosporangienstände der Pteridospermen und ihre Herleitung vom Urtelomstand. (Aus ZIMMERMANN, Phylogenie der Pflanzen, 2. Auflage.)

Einige charakteristische Stufen seien angedeutet (P s i l o p h y - t e n, vgl. oben S. 165):

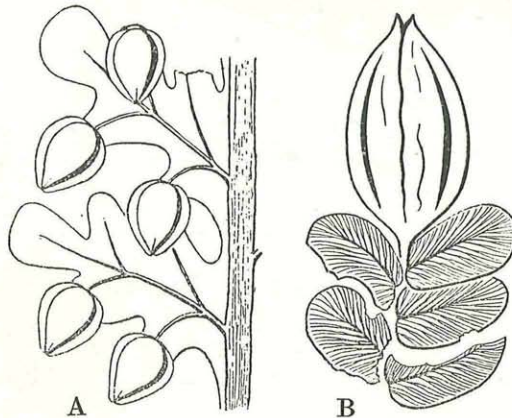


Abb. 6. Makrosporophylle der Pteridospermen; A *Pecopteris Pluckenetii*, B *Neuropteris tenuifolia*. (Aus ARNOLD 1947: 221.)

Heterospore Pteridophyten: Beispiel *Archaeopteris* (Abb. 4) aus dem O.-Devon zeigt (gleich den etwas älteren isosporen *Protopteridiales*) den Beginn der Sporophyllbildung durch Übergipfelung. Alle — also vegetative und fertile (♂ und ♀) — Telome sind noch deutlich homolog. Die Sporangienstände sind noch nicht in Blüten zusammengezogen.

Pteridospermen: Bei altertümlichen Vertretern herrschen noch einfache thallöse Sporangienstände, bzw. Sporophylle (Abb. 5). Später finden wir Verwachsungen zur Sporophyllfläche mit randständigen (noch

später auch flächenständigen) Sporangien (Abb. 6). Es kommen allerdings auch Sporophylle mit ähnlicher Sporangienstellung wie bei vielen heutigen Pteridophyllen vor (Flächenstellung, Becherindusien usw.). Die Mikrosporangien sind meist Synangien. Auch die Makrosporangien zeigen deutlich synangialen Charakter, da die Telome des Integuments (und der Kupula) als „Kragen-Syntelome“ noch mehr oder minder isoliert und mit Leitbündeln versehen sind. Vielfach besteht noch große Ähnlichkeit der ♂- und ♀-Organe. Die Sporangienstände sind noch nicht in eine Blüte zusammengezogen.

Die **mesozoischen Cycadopsiden** bringen als neue Merkmale auf dem Wege zur »typischen« Blüte

1. den Zusammenschluß der Sporophylle zu Blüten (z. B. *Beania* und die *Bennettitales*);
2. Zwitterblüten (z. B. bei den späteren *Bennettitales*);
3. besondere Blütenhüllen;
4. Umhüllung der Makrosporangien bzw. Samenanlagen durch das Sporophyll (*Caytoniales*).

Keine bisher bekannte Cycadopside vereinigt alle diese Merkmale (sonst würde sie wohl zu den Angiospermen gerechnet); aber das Vorkommen dieser Merkmale zeigt doch, daß in dem (namentlich seit der Trias/Jurawende sich sehr stark entwickelnden) Formenkreis der Cycadopsiden s. l. auch der unmittelbare Ahn der Angiospermen stecken muß (Blattreste, Pollen, Holz mit Angiospermenmerkmalen sind seit Rhät und Jura nachgewiesen). D. h. auch hier müssen wir uns auf die Betrachtung der merkmalsphylogenetischen Zusammenhänge und der phylogenetischen Verknüpfung der großen Pflanzengruppen beschränken.

Der Zusammenschluß von Sporophyllen zu einer Blüte vollzog sich im Bereich der Cycadopsiden (vgl. z. B. bei *Beania*) im Prinzip wie bei den Pteridophyten durch die beiden Elementarprozesse „Internodienreduktion“ und „Reduktion“ der Sproßvegetationspunkte, d. h. durch ihre Umstimmung lediglich zur Sporophyllbildung unter Aufbrauchen alles embryonalen Materials.

Grundsätzlich läßt sich eine solche Umbildung nur hologenetisch verstehen (Abb. 7): Infolge der phylogenetischen Umbildung des Genotypus „wandern“ die determinierenden Reize und erfassen am Vegetationspunkt jeweils andere embryonale Bereiche¹⁾. Zwei solche Beispiele auf dem Wege zur Blüte seien skizziert:

¹⁾ Alle diese in Abb. 7 skizzierten Stufen der Blütenbildung sind noch heute nebeneinander vertreten. Daher erlaubt der Vergleich der heutigen Vertreter Rückschlüsse entwicklungsphysiologischer Art.

Auf der Pteridospermen-Stufe (Abb. 7 A, viele Farne überliefern diese Stufe noch im Merkmal der Sporophyllstellung) hatten die Sporophyll-determinierenden Faktoren offensichtlich noch nicht den ganzen Sproß-Vegetationspunkt erfaßt. Das ergibt sich daraus, daß nur Teile des Sprosses zu Sporophyllen wurden. Auf der Stufe der Blüten bilden-

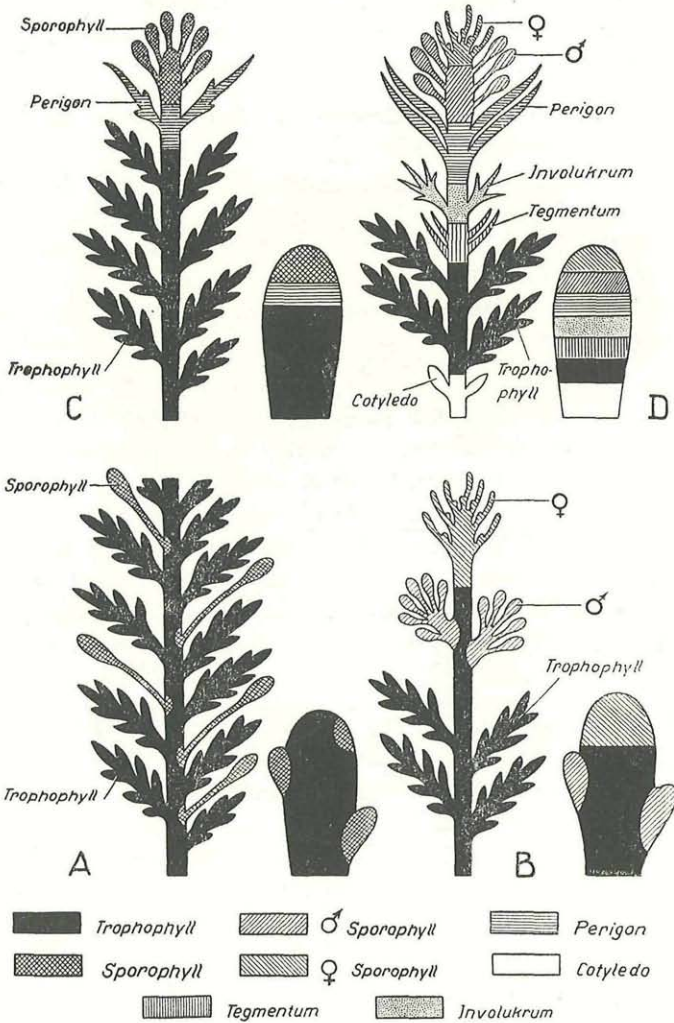


Abb. 7. Hogenie der Blütenumbildung: A Ausgangsform ohne Zusammenziehen der Sporophylle in eine Blüte; B Zusammenziehen der Sporophylle in ♂ und ♀ Sporangienstände (Blüten); C Bildung einer Blüte mit Blütenhülle; D Bildung einer „vollständigen“ Angiospermenblüte. Dargestellt sind die „fertigen“ Sprosse und die Vegetationspunkte, schematisch vereinfacht.

den Cycadopsiden dehnt sich der Herrschaftsbereich der Sporophyll-determinierenden Faktoren auf den gesamten Sproß-Vegetationspunkt aus (Abb. 7 C), sodaß hier nur noch Sporophylle gebildet werden. Zugleich bedeutet das Aufbrauchen des Vegetationspunktes zur Sporophyllbildung (also die „Reduktion“ vegetativer Bildungen) wiederum eine Art Neotenie: Das embryonale Gewebe wird unmittelbar zum (allenfalls terminalen) Sporophyll oder erstarrt zu einer Art Kümmerachse.

Ähnliches gilt für das Entstehen einer Blütenhülle (Abb. 7 C), wie sie etwa bei den *Bennettitales* sich entwickelt, oder für die gleichfalls bei den *Bennettitales* erstmals auftretenden Zwitterblüten (Abb. 7 B). Wir behandeln das Entstehen einer Blütenhülle bei den Angiospermen.

Bei all diesen phylogenetischen Vorgängen der Blütenentstehung im Bereich der Samenpflanzen¹⁾ handelt es sich also um relativ geringfügige „Wanderungen“ determinierender Reize innerhalb des Vegetationspunktes.

Ähnlich belegen heutige *Cycadopsida* auch die Umbildungen im Makrogametophyten. Die Chlamydospermen (Abb. 8) zeigen z. B. diesen Weg vom zellulären Zustand mit morphologisch deutlich erkennbarer Eizelle (bzw. Archegon bei *Ephedra*) über *Welwitschia* zu *Gnetum* (im Mikropylenteil freie, nicht als Eikern, bzw. sonstige Archegonkerne morphologisch erkennbare Zellkerne). Außerdem ist hier (als Parallele zu den Angiospermen) die Umbildung vom monosporischen zum tetrasporischen Embryosack-Typ (*Gnetum Gnemon*) vertreten.

Auch dieser Vorgang ist im hologenetischen Sinne als eine Art Neotenie zu verstehen: Ehe die ursprüngliche große Zahl von Zellteilungen im Prothallium durchlaufen ist, und ehe Zellwände eingezogen sind, wird ein Zellkern als Eikern befruchtungsreif.

Weiter erreichten innerhalb der *Cycadopsida* die *Caytoniales* die Organisationsstufe des Fruchtknotens.

B. Herausbildung der Angiospermenblüte

Angiospermen: Für den letzten Schritt zur Angiospermenblüte beschränken wir uns auf drei Teilfragen:

¹⁾ Wir beschränken unsere Betrachtungen hier auf den Bereich der makrophyll belaubten Samenpflanzen (Pteridospermen, Cycadopsiden s. I. und Angiospermen), deren Zusammengehörigkeit ja unverkennbar ist. Doch spielen sich prinzipiell die gleichen Vorgänge auch im Bereich der anderen Samenpflanzengruppe (Cordaiten-Coniferen-*Ginkgo*-Gruppe) ab. Abgesehen von der verschiedenen systematischen Abgrenzung der beiden Gruppen herrschen auch noch nomenklatorische Schwierigkeiten. Der meistgebräuchliche Name *Pteropsida* für die makrophyll Gruppe müßte geändert werden in *Pterophyta* SMITH, da heute die untergeordneten Taxa wie *Cycadopsida* als Klassen die Endung „-opsida“ erhalten haben.

1. Gestaltung der Mikrosporophylle;
2. Gestaltung der Makrosporophylle;
3. deren Zusammenfassung zur vollständigen Angiospermenblüte.

Zu 1: Der in Abb. 1 C wiedergegebene und bei den Angiospermen herrschende Bau der Mikrosporophylle mit 4 Einzelsporangien oder Loculi zeigt noch deutlich den ursprünglichen Syngangien-

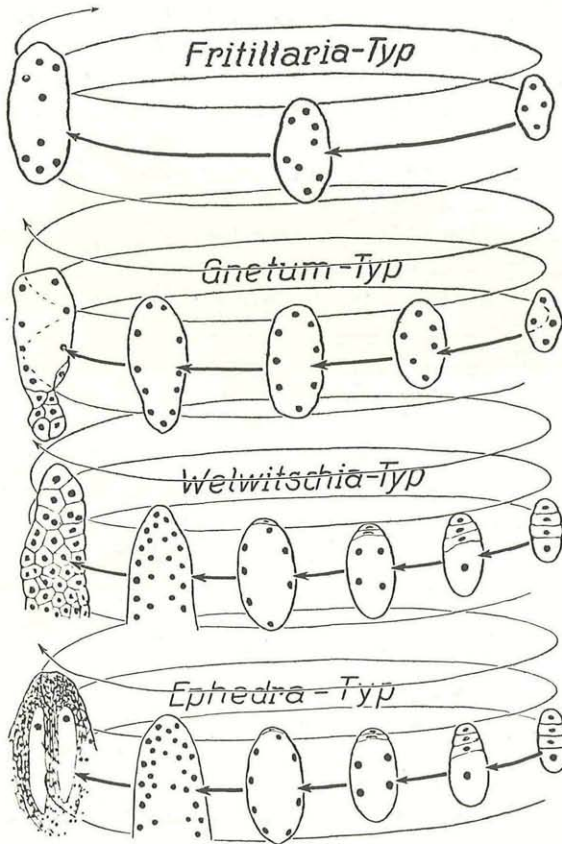


Abb. 8. Hogenie des Embryosackes.

charakter sowie die cruciat dichotome Entstehung. Zumal solche Syngangien in allen Zwischenstufen auftreten (auch bei den mesozoischen Cycadopsiden), ist eine irgendwie bedeutsame Umwegentwicklung nicht phylogenetisch belegt. Nur die idealistisch-morphologische These vom „morphologischen Wert“ der Sporophylle als Blatt hat dahin geführt, daß man diese nicht-flächige Struktur der meisten Angiospermen-Mikrosporophylle bestritten hat. D. h. man hat auch hier meist geschlossen: Weil die heutigen Angiospermen-Sporophylle in vielen Merk-

malen zweifellos mit Laubblättern (die ja meist flächig sind) homolog sind (u. a. auch homotop stehen), müßte als „Typus“-Merkmal den Staubblättern auch die Flächigkeit zukommen. Ein Phylogenetiker wird aber mit einer Selbständigkeit der Merkmalsumbildung rechnen ¹⁾.

Eine flächige Entwicklung der Mikrosporophylle findet sich fast nur bei zwittrigen Insektenblüten. Sie muß als (innerhalb der Angiospermen) abgeleiteter Zustand aufgefaßt werden. Offensichtlich handelt es sich auch hier um ein phylogenetisches Wandern determinierender Faktoren. In solchen zwittrblütigen Insektenblüten sind ja die Mikrosporophylle eingeschaltet zwischen die flächigen Blätter der Blütenhülle und die gleichfalls flächigen Karpelle. Das Flächigwerden der Mikrosporophylle ist so offensichtlich eine Folge der Verschiebung von Flächen-determinierenden Faktoren aus den benachbarten Anlagen der Blütenhülle oder der Karpelle in die Mikrosporophyll-Initialen. D. h. auch hier wird der ganze Vegetationspunkt bei solchen allgemein flächigen Seitenorganen einheitlich von (dem Elementarprozeß der Planation entsprechenden) determinierenden Faktoren erfaßt. Ähnliche Verschiebungen von determinierenden Faktoren aus einem Bereich der Blütenorgane in einen anderen sind mehrfach beobachtet, z. B. experimentell bei *Pulsatilla* (ZIMMERMANN 1934) und fast allgemein bei Blütenanomalien.

Ganz ähnliche Umbildungen sind z. B. bei der Übertragung der „Peltationserscheinungen“ aus dem Bereich der Staubblätter auf die Blütenhülle festzustellen (vgl. dazu BAUM-LEINFELLNER und LEINFELLNER).

Zu 2: Bei der Phylogenie der Angiospermen-Makrosporophylle werden — meist als Frage nach dem „morphologischen Wert“ — ebenfalls die beiden Blatt-Hauptmerkmale diskutiert, nämlich die Stellung seitlich an der Sproßachse (also die Folge des Elementarprozesses der Übergipfelung) und die flächige Ausdehnung der Sporophylltelome (also die Folge des Elementarprozesses der Planation).

Die weit überwiegende Mehrzahl der Angiospermen-Makrosporophylle steht genau wie die meisten Laubblätter seitlich an der Sproßachse, d. h. offensichtlich durch Übergipfelung seitlich. Bei den wenigen Ausnahmefällen terminaler Sporophylle handelt es sich um ein gering-

¹⁾ Der offensichtliche nicht-flächige Charakter vieler Angiospermen-sporophylle und damit ihr Gegensatz zum flächigen „Typus“ des Blattes hat in vielen blütenmorphologischen Fragen eine bedeutsame Rolle gespielt. Er war vor allem der Anlaß, weshalb vielfach die Angiospermen-Blüte nicht als „Strobilus“ sondern als Blütenstand bzw. Pseudanthium aufgefaßt wurde. Sobald man sich jedoch entsprechend der „Telomtheorie“ bewußt bleibt, daß ja ursprünglich alle Blattgebilde nicht-flächige Telomstände waren, entfallen diese Einwände. Nur der Zeitpunkt, wann der Elementarprozeß der Planation eingesetzt hat, und das Ausmaß seiner Einwirkung ist verschieden.

füfiges Verschieben determinierender Faktoren, eine Verschiebung, die schon experimentell möglich war.

Die Mehrzahl der Angiospermen-Makrosporophylle (ca. 80% der Arten) ist flächig, wenn auch nicht eben. D. h. ihre Telome einschl. der Makrosporangien ordnen sich in einer Fläche, und dementsprechend stehen die Makrosporangien marginal. Die für die Angiospermen

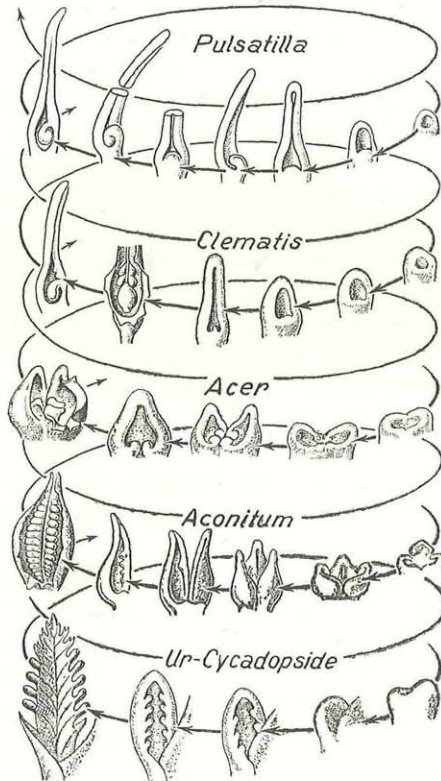


Abb. 9. Hologenie des Makrosporophylls im Bereich des Angiospermen. Die aufgeführten Gattungen sind nur Repräsentanten des Entwicklungsweges zum einsamigen Karpell.

charakteristische Einrollung der Makrosporophylle (vgl. z. B. Abb. 9) bedeutet gleichfalls nur eine geringfügige Verschiebung der Initialen am Vegetationspunkt. Die die Flanken der Sporophylle determinierenden Faktoren sind am Vegetationspunkt apikalwärts verschoben, sodaß die Sporophylle als mehr oder minder geschlossene Ringwülste erscheinen. Gleichzeitig handelt es sich hier um eine Verwachsung der seitlichen Sporophyllteile mit der Achse, sodaß z. B. die Sporangien unmittelbar an die Blütenachse angeschlossen werden können.

Sehr häufig kommt es bekanntlich innerhalb der Angiospermen zu Reduktionen der Sporophyll- und Sporangienzahl. Diese Wandlungen sind als phylogenetische Prozesse im Prinzip wohl allgemein anerkannt. Nur der Fall der monosporangiaten Sporophylle wie bei *Pulsatilla* (Abb. 9 oben) sei hervorgehoben, da solche monosporangiaten Karpelle viel diskutiert sind. Auch hier kommt es zu einer Art Neotenie. D. h. es wird das gesamte embryonale Pflanzenmaterial, ehe es sich zu einzelnen Sporangien differenziert, zu einem einzigen Sporangium aufgebraucht. Infolgedessen kommt es — wie das schon GOEBEL so genannt hat — zu einer medianen Symmetrierung. Es gibt dabei auch vermittelnde Beispiele, z. B. häufiger bei *Clematis*, seltener bei *Pulsatilla*.

Teile der Makrosporophylle (z. B. die Plazenten und die Integumentbedeckten Makrosporangien selbst) besitzen vielfach bis heute noch keine flächige Gestaltung.

Im Ganzen weisen so die verschiedenen Bauformen der Angiospermen-Makrosporophylle auf einen relativ frühzeitig erworbenen „phyllispermen“ Ahnen-Typ hin, wie er ja auch bei Pteridospermen und Cycadopsiden erworben worden ist. Man darf aber zweierlei nicht übersehen:

1. daß die ursprünglich nicht-flächige (und damit an die Stachyspermie anklingende) Struktur der Sporangienstände in manchen Teilen der Angiospermen-Makrosporophylle erhalten geblieben ist;
2. daß durch Reduktionsprozesse auch die flächige Ausbildung (sicher von frühontogenetischen Stadien an) vielfach verloren gegangen ist.

Zu 3: Der Zusammenschluß der Blütenorgane ermöglicht folgende vier Veränderungen:

a) Die einmalige und endgültige Umschaltung des Vegetationspunktes von vegetativ zu fertil. Diese Veränderung ist in Abb. 7 durch die Gegenüberstellung von A und B dargestellt, und zwar in dem z. B. bei den *Coniferae* verwirklichten Fall eingeschlechtiger Blüten.

b) Die Reduktion, bzw. das Kurzbleiben der Sproßachse, wodurch an dieser zur Blütenachse gewordenen Achse die Sporophylle und die anderen Phyllome in der Blüte („Strobilus“) nun dicht gedrängt aufeinanderfolgen.

c) Aufbrauchen des Vegetationspunktes zur Bildung der Organe der Blüte, die damit zu einem Organ begrenzten Spitzenwachstums wird.

d) „Verwachsung“ der Blütenorgane (tangential und serial), im extremen Fall zum „unterständigen“ Fruchtknoten. Auch dieser phylogenetische Prozeß ist nur als hologenetischer Vorgang verständlich. Die determinierenden Faktoren werden in den ungeteilt bleibenden Vegetationspunkt verlagert und neu kombiniert. Merkwürdig bleibt das oft noch deutliche Nachklingen des alten Baus einzelner „verwachsener“ oder „reduzierter“ Teile, allerdings oft in \pm veränderter Lagebeziehung.

C. Weitere Umbildungen der Blüte innerhalb des Angiospermereichs

Auf die große Zahl dieser Umbildungen kann ich nur hinweisen. Z. B. führten tangentielle Verlagerungen am Vegetationspunkt auch zu den Divergenzänderungen; trotzdem ist als Durchschnittswert der Divergenzwinkel mindestens für Dikotylenblüten der Limitwert von $137\frac{1}{2}^{\circ}$ erhalten.

Auch die hier nicht behandelten Probleme (z. B. Zahlenveränderungen der Blütenorgane, Symmetrieabwandlungen, Bildung und Umbildung der auf die Angiospermen beschränkten Blütenstände usw.) lassen sich bei hologenetischer Betrachtungsweise leicht als Folgen einer Abwandlung der wenigen (im vegetativen und im fertilen Bereich gleichen) Elementarprozesse erklären.

Das Problem der Entstehung einer Blütenhülle — ihre Anfänge gehen, wie oben vermerkt, schon auf die Stufe der frühmesozoischen Cycadopsiden zurück — wird meist ebenfalls unter einem Gesichtswinkel diskutiert, der nicht den eigentlichen Entwicklungsvorgang ins Auge faßt. Es wird meist die Frage so gestellt, als würden ontogenetisch «fertige» Organe (z. B. Laubblätter oder Sporophylle) zu Blütenhüllen metamorphosiert, oder als ob die Blütenhülle in eine zunächst nicht vorhandene Lücke dieser Organe eingeschoben worden sei.

Beide Vorstellungen entsprechen nicht dem naturwirklichen Vorgang. Sie könnten an die Phylogenie wenigstens dann anklagen, wenn wir bei den Ahnen mit einer streng abgezählten Zahl von Laubblättern und Sporophyllen rechnen könnten, und wenn bei den Nachfahren eine ebenfalls streng abgezählte Zahl dieser Phyllome in anderer Gestalt (etwa als Blütenhüllblätter) ausgebildet worden wäre. Nur in solchen Fällen hätte die Diskussion, ob z. B. Kronblätter metamorphosierte Laubblätter, Kelchblätter oder Staubblätter seien, einen phylogenetischen Sinn.

Mit konstanter Organzahl bei den Ahnen können wir nicht rechnen. Nach allem, was uns z. B. die Fossilien lehren (und übrigens auch der Vergleich der heutigen Organe) war die Phyllomzahl bei ursprünglichen Vertretern unbestimmt.

Was spielte sich nun „in Wirklichkeit“ bei dieser erstmaligen Entstehung einer Blütenhülle, sei es bei Vorfahren der Angiospermen oder erst im Bereich der Angiospermen, ab?

Sehen wir einmal ganz ab von ausgesprochen idealistischen Behauptungen über „Metamorphosen“ und beschränken uns auf die Analyse der wirklichen, nur hologenetisch erfaßbaren Entwicklung. Dann erhält das Problem der Blütenhüllenphylogenie durch die Feststellung einer nicht konstanten Organzahl bei den Blütenpflanzenahnen ein anderes Gesicht.

Heute bilden sich Blütenhüllen ontogenetisch offensichtlich folgendermaßen: Der Determinationsvorgang am Vegetationspunkt einer solchen Blüte wird nicht einmalig von vegetativ zu fertil (wie bei hüllenlosen Blüten) umgebildet. Vielmehr erfolgt diese Umschaltung zu den verschiedenen Hüllbildungen entweder gleitend oder doch mehrfach, beispielsweise dreimal, innerhalb der „eigentlichen“ *Malvaceae*-Blüte oder in vielen anderen Blüten, wenn man auch die Hochblattregion in Betracht zieht.

Die erstmalige Bildung einer Blütenhülle kam also dadurch zustande, daß der Vegetationspunkt (infolge Erbänderung) nun mehrmalig entsprechend der Abb. 7 D umgeschaltet wurde.

Gewiß, entwicklungsphysiologische Einzelfragen über die Art und Weise solcher Umschaltungen sind ungeklärt. Diese entwicklungsphysiologische Kenntnislücke braucht hier nicht behandelt zu werden. Denn für unsere phylogenetischen Fragen sind solche Lücken nicht von Bedeutung. Das entscheidende Faktum, daß es derartige Umschaltungen am Vegetationspunkt gibt, und daß die Mannigfaltigkeit der Umschaltungen in der Phylogenie erworben worden ist, ist ja trotz der ange deuteten Kenntnislücken klar.

Darüber hinaus kennen wir jedoch Modellversuche, die auch ein solches Umschalten des Vegetationspunktes und damit die Neubildung einer Blütenhülle anschaulich machen. Ein solcher Modellversuch ist beispielsweise die Bildung einer äußeren laziniaten Blütenhülle von *Pulsatilla* (ZIMMERMANN 1934: 210 f.¹⁾). Hier zeigen sich (im Gefolge einer Erbänderung) Faktoren verlagert, die Phyllomanlagen determinieren.

Zur Betrachtung dieser Veränderungen gehen wir aus von der normalen Blüte und den dabei wirkenden Faktoren. Da in der normalen Blüte die Gestalten der ungeteilten Perigonblätter und der laubblattartigen, in Zipfel aufgelösten Hochblätter scharf „separiert“ sind, da ferner Gestalt und Stellung der Telome schon vom ersten Auftreten der Initialen an bei *Pulsatilla* festliegen (STUERNER 1955), findet die Umstimmung der determinierenden Faktoren schon im ungegliederten Vegetationspunkt statt. U. a. wird schon dort entschieden, ob — bei normalem Entwicklungsablauf — ein ungegliedertes Perigonblatt oder ein unterteiltes Hochblatt entsteht.

Der Elementarprozeß bzw. sein Gestaltzustand „völlige Verwachsung“ und die dahin determinierenden Faktoren sind also auf den Bereich der Perigonblätter, der andere Zustand „nicht verwachsen“ aber ist auf den Bereich der Hochblätter beschränkt.

1) Diese laziniate Blütenhülle ist mittlerweile als mutative Neubildung erkannt. Die Erbänderung beruht (neben intensitätsändernden Zusatzfaktoren) auf einem rezessiven, monohybrid spaltenden Faktor.

In der genannten laziniaten Mutante wird diese Separation der Organausbildung verwischt; der Unterteilungsfaktor wird noch höher am Blütenvegetationspunkt auch über den Bereich der Hochblätter hinaus wirksam. Der „Hormonspiegel“ zur Determinierung unterteilter Phyllome steigt also. Da andererseits andere Elementarprozesse, die z. B. die Anatomie der Blütenphyllome beeinflussen, sich nicht ändern, wird die schon genannte neue laziniate Blütenhülle als neuer äußerer Blütenkreis gebildet¹⁾. D. h. die betreffenden Phyllome erscheinen nun als „laziniate Perigonblätter“ unterteilt. Als stützenden Beweis für diese Auffassung können wir feststellen, daß, je näher die Blütenhüllblätter den Hochblättern stehen (was u. a. an der Grundspirale erkennbar ist), sie auch um so stärker laziniat sind.

Durch eine ganz entsprechende mutative Verlagerung determinierender Faktoren und durch Umkombination solcher Faktoren könnte auch ganz allgemein die Blütenhülle im Übergangsbereich zwischen vegetativen und fertilen Organen entstanden sein. Wir können zwar nicht im Mesozoikum an solchen ersten Blütenhüllen experimentieren. Als eine Stütze für die angedeutete Theorie der Verschiebung gestalt-determinierender Faktoren können wir jedoch darauf hinweisen, daß im allgemeinen (und besonders bei den ältesten Blütenhüllorganen) deren Gestalt und Anatomie mehr dem vegetativen Bereich ähnlich sind, je näher sie diesem stehen. Ähnliches gilt auch für Anklänge der benachbarten Blütenhülle an die Sporophylle. Es sei auch nochmals auf die vielen Verschiebungen von Elementarprozessen in benachbarte Organbereiche verwiesen.

Dieser Modellversuch der Bildung eines neuen Blütenorganes ist über die Erläuterungen hinaus, wie ein solches Organ neu entstehen kann, auch für das Wirken der Elementarprozesse charakteristisch. Diese zeigen auch hier die in solchen Metamorphosen deutliche (relative) Unabhängigkeit voneinander und stellen damit offensichtlich Elemente der Gestaltung dar. In gleicher Weise unabhängig voneinander haben sie sicher auch in der Phylogenie gewirkt.

In den voranstehenden Ausführungen konnte nur der Grundgedanke des phylogenetischen Weges zur Blüte und ein kleiner Ausschnitt aus dem Belegmaterial dargelegt werden. Ausführlicher komme ich in meiner „Phylogenie der Pflanzen“ auf die Schilderung dieses Entwicklungsablaufes zurück.

1) Kommt es in solchen laziniaten Blüten dann noch zu einer Vermehrung der Perigonblätter (was durch andere Mutationen durchaus häufig ist), so ist die laziniate äußere Blütenhülle ein Zusatzorgan geworden, wie z. B. ein Kelch.

Z u s a m m e n f a s s u n g

1. Ziel der Untersuchung: Schilderung des naturwirklichen hogenetischen Entwicklungsvorgangs, der vom blütenlosen Ahnenzustand zum Zustand der „typischen“ heutigen Blüten geführt hat.

2. Arbeitswege: Belege der vergangenen (fossil überlieferten) und der heutigen (auch in Modellversuchen erfaßten) Pflanzenwelt, ausgewertet durch die auf Seite 165 erwähnten Methoden.

3. Die vielfach üblichen Ersatzdarstellungen der Phylogenie (Ableitung einer heutigen Pflanzengruppe von einer anderen heutigen Pflanzengruppe, Ableitung eines ontogenetisch «fertigen» Organs von einem anderen ontogenetisch «fertigen» Organ) sind gerade bei der Blütenphylogenie oft irreführend.

4. Die blütenlose Ahnengestalt ist der Urtelemstand der Psilophyten.

5. Den Weg zu den heutigen Blüten repräsentieren als Zwischenstufen die *Primofilices* (z. B. die heterospore Gattung *Archaeopteris*, die *Pteridospermae* und die frühmesozoischen *Cycadopsida*, Abb. 3). Diese fünf Stufen (Ausgangsstufe, drei Zwischenstufen und Endstufe seit U. Kreide) schließen namentlich mit ihren primitiven Formen recht eng aneinander; Lücken in der Reihe der Blütengestaltung sind zwischen den Stufen wesentlich kleiner als zwischen den mannigfachen Vertretern der fünf Stufen selbst.

6. Die Umbildung läßt sich so für die weitgehend voneinander unabhängige Merkmalsgestaltung der Sporophylle, der Sporangieninhalte, des Sporophyllzusammenschlusses und der Neubildung von Zusatzorganen wie Blütenhüllen verfolgen.

S c h r i f t t u m

- ANDREWS H. N. 1948. Some evolutionary trends in the pteridosperms. Bot. Gaz. 110: 13.
- ARNOLD Ch. A. 1947. Introduction to Palaeobotany. New York & London.
- BAUM-LEINFELLNER H. 1953. Die Peltation der Staubblätter und die Phylogenie der Angiospermen. Phytion 5.
- ČELAKOVSKY L. J. 1900. Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone. II. Theil. Sitzber. böhm. Ges. Wiss., math. nat. Cl.: 14.
- JANCHEN E. 1950. Die Herkunft der Angiospermen-Blüte und die systematische Stellung der Apetalen. Österr. bot. Z. 97 (2): 129—167.
- KIDSTON R. & LANG W. H. 1920. On old red sandstone plants II. Transact. Roy. Soc. Edinburgh 52: 603.
- LEINFELLNER W. 1954. Die petaloiden Staubblätter und ihre Beziehungen zu den Kronblättern. Österr. bot. Z. 101: 373.

- NELSON E. 1954. Gesetzmäßigkeiten der Gestaltenwandlung im Blütenbereich. Montreux.
- SPORNE K. R. 1956. The phylogenetic classification of the angiosperms. Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. 31: 1.
- STUERNER E. 1955. Blattfolge und Blattentwicklung bei *Pulsatilla vulgaris* MILL. Diss. Mat.-naturw. Fak. Tübingen.
- VOGEL St. 1954. Blütenbiologische Typen. Jena.
- ZIMMERMANN W. 1930. Phylogenie der Pflanzen. Jena. 2. Auflage im Druck.
- 1934. Genetische Untersuchungen an *Pulsatilla*, I—III. Flora N. F. 29: 158.
- 1935. Untersuchungen zur Gesamtphylogenie der Angiospermen. III. Phylogenetische Morphologie der *Euphorbia*-Sprosse. Jb. wiss. Bot. 82: 233.
- 1949. Geschichte der Pflanzen. Stuttgart.
- 1953. Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse. Freiburg und München.
- 1955. Methoden der Phylogenetik. Aus HEBERERS „Evolution der Organismen“. 2. Aufl. Stuttgart.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1957

Band/Volume: [7_1_3](#)

Autor(en)/Author(s): Zimmermann Walter Max

Artikel/Article: [Phylogenie der Blüte. 162-182](#)