

# Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich

Unter Mitwirkung von H. FISCHER und FR. STÜSSI

herausgegeben von

HANS STEINER und EUGEN A. THOMAS

Redaktion: Fehrenstrasse 15, Zürich

Druck und Verlag: Gebr. Fretz AG, Zürich

Nachdruck, auch auszugsweise, nur mit Quellenangabe gestattet

Jahrgang 104

Schlussheft

31. Dezember 1959

## Mitteilungen

### Was ist eine Blüte?

Betrachtungen über das Wesen und die Organisation der Blüten

Ein Beitrag zur Phylogenie der Angiospermen

(Nach einem Vortrag)

Von

† ALBERT ULRICH DÄNIKER (Zürich)

Die Beschreibung der Blüte, ihrer Organisation und der Zahl, Stellung und Ausbildung ihrer Organe ist schon von der klassischen Botanik so weit entwickelt worden, dass man kaum mehr noch grundlegende Probleme darin zu finden glaubt und dass daher auch die wenigsten Forscher sich damit abzugeben bemüssigt fühlen.

Die Blüte ist immerhin ein Organkomplex, dessen Aufbau durch jahrhundertelange Forschung als weitgehend bestimmend für die systematische Anordnung der Pflanzen in Reihen, Familien und Gattungen erkannt worden ist.

Aber wie die Systematik bis in die Gegenwart analytisch, beziehungsweise differenzial-diagnostisch vorging und die Einheiten der verschiedenen Kategorien erst definierte und sie dann nach mehr oder weniger durchdachten Prinzipien zusammensetzte, so hat man die Blüten nach den Verschiedenheiten ihrer Organisationen zur Anordnung verwendet.

Dieses Vorgehen ist ausgesprochen statisch, und das ist merkwürdig, denn schon längst haben sich die Systematiker zur Lehre der Evolution bekannt, und Evolution ist Dynamik, und ein natürliches System, wie es das evolutionistische sein will, muss in seinem Wesen dynamisch sein.

So kommen wir dazu, auch einen Organkomplex wie die Blüte dynamisch zu behandeln, und wenn er auch auf den ersten Blick – beim Individuum und zum Teil noch bei der Art – völlig fixiert erscheint, so gelingt es uns vielleicht doch, das Dynamische darin zu entdecken.

Eine solche Dynamik gibt es viel eher als man denkt, wenn man sich nicht begnügt, eine Blüte, sondern viele vergleichend zu betrachten.

Die Dynamik wird aber noch viel offensichtlicher, wenn wir von Art zu Art gehen, wenn wir vergleichend den Kreis unserer Betrachtung sukzessive weiterziehen. Wir wollen aber nicht, wie es die Systematik bis jetzt meist getan hat, grundsätzlich verschiedene Organisationstypen feststellen und darauf die bei den Arten konstatierbaren Abweichungen lediglich als Schwankungen, als Variationen dieser Organisationstypen bewerten. Wir wollen vielmehr schauen, ob bei den kleinen Verschiedenheiten näher verwandter Formen eine Tendenz der Veränderung zu erkennen ist, welche zu andern Typen, zu andern Organisationen führt.

Dabei wollen wir sehen, ob sich vielleicht nicht aus diesen Feststellungen irgendwelche Entwicklungsgesetze erkennen lassen. Es braucht nicht weiter angeführt zu werden, dass allfällig dadurch zu gewinnende Erkenntnisse von grösster Bedeutung für die Systematik, beziehungsweise für unsere Anschauungen über das phylogenetische System sein müssen.

Um das Rüstzeug für eine solche moderne Betrachtungsweise zu erhalten, wollen wir uns zuerst Verhältnissen zuwenden, welche besonders einfach und klar sind.

Ich möchte noch vorausschicken, dass auf Grund kritischer Interpretation der grösseren und kleineren Verwandtschaftsverhältnisse angenommen werden darf, dass die Entwicklung nicht als homogen gleichförmiger Strom verläuft, noch je so verlaufen ist. Wir dürfen annehmen, dass zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenem Ausmass bestimmte Formenkreise sehr rasch und sehr vielgestaltig aufgetreten sind.

Denken wir nur an das klare Beispiel der Kruziferen, der Kreuzblütler. Jedermann kann ohne Schwierigkeit einen Kreuzblütler erkennen, wenn man ihn auf die Merkmale aufmerksam gemacht hat. Aber selbst der Fachbotaniker hat Schwierigkeiten, die Gattung und die Art innerhalb dieser formenreichen Familie ohne weiteres zu erkennen. Das heisst, dass eine sehr stabile allgemeine Organisation in dieser Familie vorhanden ist, dass aber zahlreiche kleine Abweichungen von Art zu Art vorkommen. Wir haben eine Verwandtschaftsgruppe vor uns, welche in jüngster Zeit eine grosse Mannigfaltigkeit entwickelt hat, jedoch – eben weil die Entwicklung jung ist – den eigentlichen Typus noch nicht desintegrieren konnte. Wir können sagen, eine solche Verwandtschaft hat sich in eine Mannigfaltigkeitsphase entwickelt. Die weitere Entwicklung, die wir hier nur andeuten wollen, ist die, dass durch Ausmerzungen eine solche Mannigfaltigkeit später zerstört wird und nur einzelne Züge oder Aszendenzen erhalten bleiben, um später ebenfalls auszusterben, sich als isolierte Formen weiterhin zu erhalten oder vielleicht im Rahmen ihrer Organisation erneut zur Bildung einer Mannigfaltigkeit zu kommen.

Diese Anschauung setzt gewissermassen die Möglichkeit zu einer raschen Formenbildung voraus, und das ist der erste Punkt, den wir etwas näher untersuchen wollen.

Die Frage ergibt sich, ob die Angaben der Genetik über Formenbildung ausreichen, um die Eigentümlichkeiten des Stammbaumes genügend zu erklären, oder ob nicht Formbildungs-Gesetzmässigkeiten auf höherer Stufe feststellbar sind.

Wenn wir, wie schon angedeutet, uns zuerst nach deutlichen Verhältnissen umsehen wollen, so stossen wir auf die Anschauungen von GOEBEL über die Bildung der Blütenstände.

Eine Anzahl von Theorien über die Dynamik der Formbildung von BESSEY, ARBER und andern sind nur mehr oder weniger Spezialfälle oder abgeleitete Verhalten dieser Prinzipien der Akrotonie und Basitonie.

Man kann aber diese Prinzipien ohne weiteres zu einem ganz allgemeinen Entwicklungsprinzip erweitern. Dasselbe möchte ich als « differenzierte Entwicklung » bezeichnen.

Dieses Prinzip besagt, dass phylogenetisch eine Form sich in eine andere entwickeln kann dadurch, dass beispielsweise eine, die basale, die apikale, eine mittlere oder irgendeine Zone gefördert und ausgestaltet wird, eine nicht geförderte dagegen abgeschliffen und reduziert wird.

Die monographischen Untersuchungen von J. SCHLITTLER an der altertümlichen Liliaceen-Gattung *Dianella* zeigen, dass die einzelnen Formen sich besonders im Vegetationsbereich unterscheiden und dass die morphologischen Unterschiede auf basitoner oder akrotoner oder aber auf differenzierter Entwicklung der Achsen beruhen.

Wir finden so Arten, welche eine gleichförmig beblätterte Sprossachse besitzen und daneben andere, bei denen die basalen Glieder kurz geblieben und die apikalen schaftartig gestreckt sind, während andererseits bei andern Arten die basalen Internodien gestreckt, die Blätter wenig entwickelt sind, die höherstehenden Internodien dagegen kurz bleiben, wodurch die gut entwickelten Blätter fast schopfartig dicht gedrängt zu stehen kommen.

Wichtig für die Anschauung einer raschen Mannigfaltigkeitsbildung ist die Erkenntnis, dass diese Formen nicht mit grossem Zeitbedarf sich eine nach der andern entwickeln, sondern dass sie fast gleichzeitig nebeneinander auftreten können.

In gleicher Weise sind auch die geförderte oder reduzierte Entwicklung der Sprossachsenverzweigungen zu verstehen, welche die verschiedenen Sprossorganisationen zahlreicher Liliaceen-Gattungen unterscheiden und welche die so stark verschiedenen Organisationen des vegetativen Aufbaues bei den Liliaceen, speziell bei den Luzuriageen, verstehen lassen, wie J. SCHLITTLER in einer Arbeit überzeugend nachweisen konnte.

Ein schönes Resultat dieser Forschungsweise ist die einwandfreie Feststellung, dass das berühmte Phyllokladium von *Ruscus*, *Danaë* und andern Gattungen eben keineswegs ein solches ist, sondern das übriggebliebene Blatt eines reduzierten Sprosses darstellt. Das Resultat ist um so bemerkenswerter, als über

das Problem fast eine eigene Literatur besteht und sich namhafteste Morphologen damit abgegeben haben.

Ich erlaube mir diese Konstatierung, weil sie zeigt, dass mit dieser neuen Methode der umfassenden morphologischen Vergleichung und der dynamischen Morphogenetik alte Probleme in ein neues Licht gerückt werden und allgemeine neue Anschauungen über die stammesgeschichtliche Entwicklung zu erwarten sind.

Da die erwähnten Beispiele nur dazu dienen sollen, das Prinzip darzustellen, kann darauf verzichtet werden, auf die zahlreichen Anwendungen weiter einzutreten, obschon hier geradezu ein weites Feld von interessanten Forminterpretationen liegt.

Wir haben bis anhin nur von den Sprossachsenverhältnissen gesprochen. Es soll aber nicht unerwähnt bleiben, dass das Blatt – im allgemeinsten Begriff – das Phylloem als dasjenige kategorienmässige Organ, das mit der Umwelt am intensivsten in funktioneller Beziehung in Verbindung steht, in gleicher Weise sehr auffällige und zweifellos sehr bedeutsame Verschiedenheiten zeigt, die nach dem Prinzip der differenzierten Entwicklung zu deuten sind.

Eine Anzahl längst bekannter Anschauungen über die Natur der verschiedenartigen Blätter passt ausgezeichnet in diese Konzeption.

Wenn wir uns nun mit den soeben gewonnenen Anschauungen den Blüten zuwenden, so müssen wir erst feststellen, dass sie nicht wie die Sprossachsen und Blätter Organe sind, sondern vielmehr aus einem Achsenanteil und Blättern bestehen, so dass man sie als Organkomplex, als metamorphen Spross bezeichnen kann. Das trifft zu für diejenigen Blüten, welche wir als einfache Blüten bezeichnen dürfen. Wir werden aber sehen, dass es zahlreiche sogenannte Blüten gibt, welche höhere Organisationen, Sproßsysteme, kondensierte Infloreszenzen oder Pseudanthien sind.

Eine einfache Konsequenz ist diejenige, dass nicht alle «Blüten» im Bereich der Angiospermen gleichwertig oder homolog sind, wie übrigens auch die Blätter ebenfalls kaum alle homolog sein dürften.

Die einfache Blüte besteht aus einer Sprossachse sehr verschiedener Ausbildung und daran Blätter, Anthophyllien, von floraler und reproduktiver Ausbildung, ursprünglich wohl spiralig angeordnet.

Alle diese Einzelorgane zeigen nach Stellung, Anzahl und Ausbildung Verschiedenheiten im Sinne der differenzierten Entwicklung.

Wenden wir uns zunächst der Blütenachse zu.

Die Blütenachse ist primärerweise mehr oder weniger verlängert und wird sekundär flach. Je nachdem die Akrotonie noch einigermaßen wirksam ist, können die verschiedenen Spezialausbildungen entstehen, welche wir als Androphore, Gynophore oder als Diskusbildungen kennen.

Herrscht basitone Tendenz vor, so finden wir die Blütenachse stärker oder schwächer becherförmig, wie besonders in mannigfaltiger Weise bei den Rosaceen. Die Vorstellung, dass sich der Fruchtknoten quasi versenkt, ist dynamisch nicht richtig, sondern bestimmte tiefere Zonen der Blütenachse wachsen oder wölben sich seitlich hervor und heben Sepalen, Petalen und Stamina, wogegen

die Karpelle oder der ganze Fruchtknoten auf dem nicht gehobenen Apex der Achse in der Tiefe sitzen bleibt. Bei starker Entwicklung in dieser Richtung kann es zu einer Verwachsung und damit zu einer gewissen Unterständigkeit kommen, wie bei den Pomoideen und bei *Rosa*, wo oft noch anatomisch ein Kanal für die Griffel übrig bleibt. Aus dieser Entwicklung resultieren eine ganze Anzahl Blütenorganisationen, wie sie besonders bei den Rosaceen zu sehen sind.

Die Reihe der Rosales braucht also nicht in der Anordnung richtig zu sein, wie sie in unseren Systemen, beginnend mit den Crassulaceen und Saxifragaceen, gegeben wird.

Eine ganz andere interessante Entstehung der Unterständigkeit ist diejenige, wie sie sich von den Liliaceen zu den Amaryllidaceen entwickelt.

Die Gattung *Dianella*, und ausgeprägter die Gattung *Arthropodium*, was soviel heisst wie «Gliederstiel», zeigt einen gegliederten Blütenstiel. Über gegliederte Blütenstiele ist ebenfalls schon viel geschrieben worden. Man kann aber zeigen, und J. SCHLITTLER hat das in einer speziellen Arbeit ebenfalls eingehend untersucht, dass nur der untere Teil wirklich Blütenstiel ist, der obere dagegen ein sogenanntes Perikladium. Das Perikladium ist organographisch ein Andro-Gynophor, verwachsen mit dem Perigon.

Was bedeuten Verwachsungen? Die Organe wachsen nicht seitlich zusammen, sondern ihre Basis wird gefördert im Gegensatz zu ihren oberen organindividuellen Zonen.

So wird es interessant, diese Verwachsung, wie sie das Perikladium repräsentiert, mit den übrigen im Bereich der Blüte beobachtbaren Verwachsungen zu vergleichen.

Förderung auf tiefster Basalzzone basiton: offener Achsenbecher wie bei den Rosaceen mit extremen Fällen der Hypogynie,  $\bar{G}$ .

Förderung auf etwas höher gelegener Basalzzone, zusammen mit Gynophorbildung, alles verwachsen: Perikladienbildung, führt ebenfalls zu Peri- und Epigynie,  $G-$  und  $G$ .

Förderung auf noch höherer Basalzzone: Syntepalie, Perigonverwachsung, Beispiel *Muscari*. Bei Differenzierung in Kelch und Krone, Heterochlamydie, Förderung der Basalzzone im Niveau des Kelches: Synsepalie bei verschiedenen Familien, Leguminosen, Labiaten.

Förderung der Entwicklung und Verwachsung in der Zone der Krone: Sympetalie. Bei den Sympetalen fälschlich als Verwandtschaftsmerkmal gewertet.

Förderung und Verwachsung im Bereich der Staubblätter: Synandrie, charakteristisch bei der Familie der Meliaceen und Verwandten. Eine Erscheinung, die im Stammbaum nur in begrenztem Bereiche auftritt und organphyletisch keine sehr grosse Bedeutung besitzt.

Förderung der Entwicklung und Verwachsung im Bereich der Karpelle: Syncarpie. Sehr allgemeine Erscheinung von grosser organographischer Wichtigkeit.

Förderung und Verwachsung über verschiedene Organzonen hinweg, insbesondere zwischen Kron- und Staubblättern: Malvaceen und viele fortgeschrittene Kompositen.

Förderung und Verwachsung zwischen Staubblättern und Fruchtblättern: Gynostemiumbildung wie zum Beispiel bei den Aristolochiaceen.

Die Wachstumsförderung basaler Partien mit beispielsweise seitlicher Entwicklung führt zu grossen Organisationsunterschieden, insbesondere im Bereich der Blütenachse und des Gynoeceums im Bereich der Centrospermae und, wie noch zu untersuchen ist, wohl auch bei manchen Parietales.

Der Typus der Zentrospermenblüte zeigt, vom Bereich der Phytolaccaceen ausgehend, zwei Richtungen differenzierter Entwicklung. Im einen Falle wächst der Blütenboden als Säulchen durch den Fruchtknoten. Das Zentrum der Blüte wird akroton einigermassen gefördert, und es entstehen die Fruchtknotenverhältnisse der Aizoaceen, welche innerhalb der Gesamtgattung *Mesembryanthemum* eine verblüffende Mannigfaltigkeit verschiedener Fruchttypen entwickelt haben.

Im andern Falle verschiebt sich die Entwicklungsförderung basiton nach der Seite hin, und die unteren Partien des Blütenbodens und der Fruchtknoten tragen die ursprünglich grundständig oder zentral gelegenen Plazenten nach der Seite hin in parietaler Stellung innen an der äusseren Fruchtknotenwand.

Daraus folgt, wie BUXBAUM überzeugend nachgewiesen hat, dass die Aizoaceen mit *Mesembryanthemum* nicht, wie WETTSTEIN noch dachte, die Vorläufer der Cactaceen sind, sondern dass diese von den Phytolaccaceen herkommen und eine eigene Entwicklung darstellen, seitlich neben den ebenfalls von primitiven Zentrospermen abzuleitenden Aizoaceen. Die primitiven Zentrospermen ihrerseits nähern sich in ihrem Ursprung den Ranales, und damit scheint die bisherige Konzeption über die Stellung der Zentrospermen nicht mehr haltbar.

Zweitens folgt aus diesen Befunden auch, dass die Plazentation, die Lage der Samenanlagen im Fruchtknoten, nicht mehr diese klassifikatorisch grosse Bedeutung haben kann, wie das in den gebräuchlichen, auf ENGLER basierenden Systemen angenommen wird.

Wenn diese Befunde sich auch nur teilweise in andern Bereichen des Systems aufzeigen lassen, dann müssen unsere ganzen systematischen Anschauungen als phylogenetisch nicht mehr haltbar geändert werden.

Insbesondere rücken, was verschiedene fremdsprachige Forscher schon mehrfach betont haben, die Parietales mit den Dilleniaceen stark an das als von ursprünglicher Organisation erkannte Zentrum der Ranales mit ihrem einfachen Anthostrobilus heran.

Im Rahmen unserer Betrachtungen beginnt sich ein weiterführendes Problem abzuzeichnen, das zwar mit aller Vorsicht zu untersuchen ist, für das aber immerhin einige klare Beispiele schon vorliegen.

Wenn wir gesehen haben, dass je nach der Entwicklungsförderung das eine Mal basale Partien ausgebildet und weiter gegliedert werden, das andere Mal dagegen apikale Bereiche sich entwickeln und zusätzlich Ausbildung erfahren, kann man sich füglich fragen, ob dann überhaupt in allen Fällen das, was wir empirisch als gleichwertig erachten und somit als homogen bezeichnen, im strengen phylogenetischen Sinne homolog ist?

Es gibt sicher Fälle, wo das nicht zutrifft. Denken wir nur, um ein einziges Beispiel zu nennen, an die Blüte von *Polygala*, bei der nach der Stellung die beiden innern transversal achsenwärts gelegenen Kelchblätter kronblattartig ausgebildet sind.

Damit kommen wir zu der im ersten Moment grotesk anmutenden Frage: sind überhaupt alles, was wir als Blüten bezeichnen, wirklich Blüten, oder sind es vielleicht zum Teil nicht andere Organisationen?

Alle bisher entwickelten Anschauungen verstärken die Hypothese, dass die Blüte ein einfacher Spross, ein Anthostrobilus, sei. Derselbe hat sich im Verlauf der Entwicklung, wie angedeutet, in mannigfaltigster Weise differenziert.

WETTSTEIN hat jedoch eine sehr einleuchtende und vielfach vertretene Theorie entwickelt, nach welcher die Blüten verdichtete Blütenstände, sogenannte Pseudanthien, sind.

Die Stärke dieser Theorie liegt meines Erachtens darin, dass sich im Bereich der Organisationen der Blütenstände in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen eindeutige Kondensationen erkennen lassen, welche dazu führen, dass dichtgedrängte Blütenstände so sehr an Blüten erinnern, dass der Laie den Charakter des Blütenstandes nicht mehr erfasst. Solches kommt nicht nur bei den Kompositen, bei den Euphorbien, sondern bei recht vielen Familien mehr oder weniger ausgeprägt vor.

Die Pseudanthienlehre bezeichnet ganz unzweifelhaft eine bei den Blütenpflanzen verbreitete Entwicklungstendenz. Dagegen ist sie bestimmt fehl am Platze, die Entstehung der Blüte schlechthin zu erklären und sie von Blütenständen wie bei den Gnetales, das heisst hochstehenden und weitgehend angiospermenartigen Gymnospermen, abzuleiten. Verschiedene, insbesondere auch anatomische Befunde sprechen entschieden dagegen.

Anderseits aber liegt in der Tendenz zu Pseudanthienbildung, in einer Entwicklungstendenz, welche im erweiterten Sinne als basiton bezeichnet werden kann, eine sehr allgemeine Gesetzmässigkeit.

HALLIER und andere haben die Auffassung vertreten, dass die sogenannten Monochlamydeen, welche sowohl ENGLER als auch WETTSTEIN als ursprünglich allen andern Blütenpflanzenfamilien voranstellten, von den Terebinthales abzuleiten wären. Ohne zu den Einzelheiten Stellung zu nehmen, steckt in dieser Ansicht etwas sehr Einleuchtendes. Vielleicht ist HALLIER insofern der Wahrheit nicht in allen Einzelheiten nahegekommen, weil er sich zu sehr auf eine einzige Ableitung versteift hat und weil er dabei zu sehr auf die Entwicklung über einzelne Gattungen abstellte.

Auf der Suche nach einer sozusagen nur in Neukaledonien vorkommenden Familie und Gattung, den Balanopsidaceen, welche einen zweiblättrigen Fruchtknoten besitzen und daher von verschiedenen Forschern, auch ENGLER, in die Nähe der Juglandaceen gestellt worden sind, bin ich auf eine ganz andere, aber theoretisch interessante Art gestossen. Die Forscher SCHLECHTER, ein Deutscher, und COMPTON, ein Engländer, haben ebenfalls in Neukaledonien eine Balanopsidacee mit dreizähligem Fruchtknoten, *Trilocularia*, gefunden. Im Bestreben, diese seltene Art ebenfalls zu sammeln, bin ich auf eine zwar weitverbreitete Art aufmerksam geworden, welche bei oberflächlicher Betrachtung an *Trilocularia* denken liess, einen im westlichen pazifischen Gebiet nicht seltenen Küstenbaum, *Excoecaria Agallocha*. Die äussere Ähnlichkeit dieser Pflanze mit den Balanopsidaceen liess mich ihre Organisation und ihre Verwandtschaft etwas prüfen. Genauere Untersuchungen sollen durchgeführt werden, sobald einmal weiteres Material gesammelt werden kann.

Dabei zeigte es sich, dass in der Verwandtschaft der Euphorbiaceen, bei den

Hipomaneen, bemerkenswerte Kondensationen vorkommen, welche an Gesamtblütenständen derart zusammengezogene Teilblütenstände gebildet haben, dass kleine Pseudanthien an ährigen oder traubigen Spindeln sitzen, wie bei den männlichen Kätzchen. Die weitere Analyse zeigt, dass eine ganze Anzahl bemerkenswerter Merkmale von den Euphorbiaceen in der Richtung der Balanopsidaceen und der Juglandaceen führen. Es kann kaum zweifelhaft sein, dass diese Familien lange nicht so fern voneinander stehen, wie sich beispielsweise ENGLER dachte. Bei WETTSTEIN sind engere Beziehungen angenommen, jedoch befangen von der Pseudanthienlehre, im Sinne eines Aufsteigens von den Juglandaceen zu den Euphorbiaceen.

Das ist zweifellos nicht richtig und die Entwicklung umgekehrt. Die Juglandaceen haben mindestens in den männlichen Blüten Pseudanthien. Diese sind aber nicht von gymnospermenartigen Infloreszenzen herzuleiten, sondern von typisch angiospermen Blütenständen mit einseitigen Blüten vom Anthostrobilustypus. Im übrigen sei keineswegs gesagt, dass die Balanopsidaceen und die Juglandaceen direkt von den Euphorbiaceen herzuleiten wären. Die Auffassung über die Mannigfaltigkeitsbildung muss im warnenden Sinne dahin interpretiert werden, dass aus einem alten Stamm, dem die Geraniales zum Teil und die Sapindales zum Teil, das heisst die Terebinthales, und mit ihnen die Euphorbiaceen angehören, auch die monochlamydeischen Balanopsidaceen und Juglandaceen entsprungen sind. Auch hier ist nicht eine Entwicklung zu, sondern eine Differenzierung von der stammesgeschichtlichen Basis aus das wahrscheinlichste.

Eine kleine forschungsgeschichtliche Merkwürdigkeit ist hier noch zu erwähnen.

Schon im Jahre 1873 ist dem berühmten und erfahrenen französischen Systematiker BAILLON eine unvollkommen gesammelte Pflanze, Blätter und Früchte eines Baumes, zugestellt worden, welche er als *Trisyngyne* beschrieb und provisorisch – wohl hauptsächlich der vegetativen Organe und des dreizähligen Fruchtknotens wegen – zu den Euphorbiaceen stellte. Im Jahre 1925 habe ich den gleichen Baum, leider wiederum unvollständig, gefunden. Immerhin schien er mir nicht zu den Euphorbiaceen zu gehören. Erst im Jahre 1950 haben die beiden Forschungsreisenden BAUMANN und HÜRLMANN reichliches Material entdeckt und dabei auch gleich erkannt, dass es sich um eine Buche, eine Südbuche, das heisst also um einen besonderen Typ mit mehreren Arten von *Nothofagus*, handelt. Die sogenannten Blüten sind hier noch deutlicher als bei unsern Buchen primitive Dichasien und als kondensierte Blütenstände zu bewerten, also keine Blüten. Wiederum weisen die Ähnlichkeiten gegen die Euphorbiaceen hin.

Es mutet eigentümlich an, dass gerade jene Blüten, welche man bis anhin in der Regel als besonders primitiv angesehen hat, durch ausserordentlich stark wirksame Zusammenziehungen als abgeleitet nachgewiesen werden können und dass damit diejenigen Familien, welche am Anfang des Systemes aufgeführt wurden, unbedingt als abgeleitet betrachtet werden müssen. Aber manche Eigentümlichkeiten, welche nach den früheren Auffassungen keine Erklärung fanden, scheinen heute selbstverständlich.



So ist schon früh von den Forstwissenschaftlern darauf hingewiesen worden, dass die Morphologie der Buchen viel entwickelter sei als diejenige vieler anderer Baumarten, der Magnolien, der Euphorbiaceen, der Aceraceen und anderer den Terebinthales verwandten Formen.

Was können wir aus den soeben entwickelten Anschauungen für generelle Schlüsse ziehen?

Zum ersten sehen wir, dass die phylogenetische Entwicklung dadurch rasch zu sehr verschiedenen Formen und Organisationen führen kann, dass an einem System das eine Mal eine tieferliegende Partie gefördert, ausgebildet und kompliziert wird, das andere Mal die obere oder, nach dem Prinzip der differenzierten Entwicklung, irgendeine Organisationszone eine Formentfaltung oder eine Kondensation erfahren kann. Von der Grundorganisation aus können unzweifelhaft die verschiedensten Differenzierungen gleichzeitig nebeneinander erfolgen, so dass sozusagen simultan eine Formenmannigfaltigkeit entstehen kann. Die Formdifferenzierungsmöglichkeiten sind übrigens insofern noch viel grösser, als die Formentwicklung auf früheren oder fortgeschritteneren Ausbildungsstadien halt machen und sich das Organ oder die Organisation auf dem Stadium, das erreicht worden ist, noch spezialisieren kann.

Dass es dabei zu dem schon sehr früh beobachteten Organverlust oder zu Verwachsungen oder auch zu Organvermehrungen und Aufspaltungen kommen kann, scheint aus dem Gesagten heraus verständlich.

Die vergleichende Morphologie, welche eingehend und zugleich umfassend die Formen betrachtet und die vor allem auch den jeweiligen ontogenetischen Phasen Beachtung schenkt, kommt zu einer überlegenen Schau, welcher die vielen im Bereich direkter menschlicher Beobachtung ziemlich konstanten Formen sich als Momentanbilder eines dynamischen Geschehens erweisen.

Dabei wird es offensichtlich, dass auch im Bereich des grösseren Entwicklungsgeschehens ganz eindeutige Gesetzmässigkeiten entwicklungsmechanischer Art sichtbar werden.

Zum zweiten können wir uns aber auch eine gewisse Beurteilung des Entwicklungsgeschehens erlauben.

Nicht nur sehen wir, dass das Unbestimmte, das Undifferenzierte, am Anfang steht und das Differenzierte, das Eingeschränkte in bezug auf die Formbildung das Abgeleitete ist, sondern wir sehen, dass die Formenbildung vom jeweiligen Zentrum aus in Organisationen und Ausbildungen nach den verschiedensten Richtungen auseinanderstrahlt und somit in günstigen Fällen rasch grosse Mannigfaltigkeiten entstehen. Dazu gehört, dass unter Umständen die verschiedenwertigsten Organisationen ökologisch die gleichen Funktionen zu erfüllen haben.

Schliesslich ergibt sich noch eine eindruckliche Feststellung, das ist die erstaunlich weit herum konstatierbare Tendenz des Lebens, sich bezüglich des Formaufwandes einzuschränken und zusammen zu ziehen.

EMBERGER hat den einachsigen Farn, der spiralgig grosse, entfaltete Wedel trägt – welche der Ernährung dienen – und oben an gleichgestalteten Blättern

die Sporangienbüschel entwickelt – die ganze Pflanze – mit einer Blüte verglichen.

Die Organisation ist die gleiche. Die Blätter haben eine andere Ausbildung genommen, aus den oberen sind durch Umwandlung Blütenhüllblätter geworden, die sporangientragenden Blätter haben ihre Form in besonders starkem Ausmasse geändert. Dabei aber ist die ganze Teilorganisation dichter geworden. Es ist eine eigentümliche Blüte entstanden.

In ganz ähnlicher Kondensation ist bei den Koniferen der Zapfen entstanden, der nach den Arbeiten von FLORIN heute einwandfrei als pseudostrobilusartige kondensierte Infloreszenz gewertet werden kann.

Durch Förderung der Verzweigung ist das gesamte System vielachsiger ausgewachsen.

Im Rahmen dieser Verzweigungen haben sich auch reiche Blütenstände gebildet. Und nun sehen wir, wie diese sehr oft wiederum kondensiert werden, wie aus den Blütenständen auf verschiedenen Wegen wieder blütenartige und scheinbar einfache Organisationen entstanden, die weitgehend echten Blüten gleichen. Die zahlreichen schon genannten Köpfchen- und Körbchenbildungen, die sowohl bei den Monokotyledonen als bei den Dikotyledonen auftreten, sind die durchsichtigsten Beispiele.

In vielen Fällen aber sind solche Kondensationen viel weniger erkennbar. Da ist das Ahrchen der Gramineen, die eigentümlichen Sammelblüten bei manchen Hamamelidaceen, die Cyathien der Euphorbiaceen und eben, wie heute wahrscheinlich zu machen versucht worden ist, die sogenannten Blüten mancher Monochlamydeen.

Bei manchen dieser Kondensationen kann der Bildungsweg soweit aufgezeigt werden, dass sicher gemacht werden kann, dass sie sich unabhängig voneinander entwickelt haben.

Damit kommt eben ein allgemeines Entwicklungsprinzip zum Ausdruck, ein wiederholtes Ineinanderschachteln der Organisationen, ein Kondensieren, welches auf üppige Formentfaltung verzichtet und nur gerade noch die zur Erhaltung notwendigen Organe bildet, so gut wie möglich umhüllt von jenen anderen Organen, welche im Zusammenhang mit der gedrosselten Formentwicklung gerade zur Verfügung stehen.

### Nachwort

Die vorstehende Abhandlung hat A. U. DÄNIKER am 16. März 1955 in Aarau der Aargauischen Naturforschenden Gesellschaft vorgetragen. Es war dann beabsichtigt, sie in den Mitteilungsheften der Aargauischen Naturforschenden Gesellschaft zu publizieren, und DÄNIKER wollte sie zu diesem Zwecke nochmals überarbeiten.

Es war meinem geschätzten Lehrer nicht mehr vergönnt, diese Überarbeitung vorzunehmen; sein früher Tod hat sie – wie so viele andere seiner Pläne – ver-

hindert. Der Vorstand der Aargauischen Naturforschenden Gesellschaft hat in der Folge von einer Publikation Abstand genommen.

Da diese Abhandlung in prägnanter Dichte viele Kernstücke von DÄNIKER's wissenschaftlichen Anschauungen enthält, und diese von grosser Aktualität sind, hielt ich es für meine Pflicht, diese seine letzte Arbeit zur Publikation zu bringen, was durch das Entgegenkommen der Redaktion der Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich nun möglich wurde.

Die Abhandlung gehört hinein in eine Reihe von Studien DÄNIKER's, die sich mit allgemeinen Gesetzmässigkeiten der Entwicklung befassen. Ich nenne: «Über die phylogenetische Entwicklung», Archiv Julius-Klaus-Stiftung, 20, 1945; «Die differenzierte Entwicklung», Archiv Julius-Klaus-Stiftung, Ergänzungsband zu 20, 1945; «Evolution und Epharbose», Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, 134. Jahresversammlung, Altdorf 1954.

DÄNIKER plante, den Kreis dieser Studien noch zu erweitern. Manche Dinge, die er in der vorstehenden Abhandlung nur antönt, hoffte er durch Untersuchung von Einzelbeispielen zu erläutern. Als Krönung all dieser Arbeiten schwebte ihm eine zusammenfassende Darstellung der pflanzlichen Evolution und ihrer Gesetzmässigkeiten vor. Er war überzeugt, dass viele Fragen der Evolution allein von der Genetik her nicht zu lösen sind. In der vergleichenden Morphologie in weitester Sicht sah er die Möglichkeit, tiefe Einblicke in das Entwicklungsgeschehen zu gewinnen.

DÄNIKER's Anschauungen, unkonventionell und kämpferisch wie sie sind, und auch ihre Belegung durch Schülerarbeiten fanden und finden vielfach kühle Ablehnung, zuweilen scharfe Kritik. Noch immer werden zum Beispiel die Blattorgane der Asparageen in den Lehrbüchern als Phyllokladien bezeichnet. Eine starre Morphologie zieht es eben vor, ihr «idealistisches Urbild» der Pflanze darzustellen statt der Natur. Das zeigt sich auch bei den allgemein verwendeten Schemata für Infloreszenzen und der Verzweigungs- und Blattstellungslehre überhaupt, die einer ernsthaften Prüfung nicht standhalten.

Die kritische Einstellung zu manchen als «ganz sicher» gemeinhin anerkannten Tatsachen, die DÄNIKER auszeichnete, und die ihn zu seinen Anschauungen führte, gewinnt jedoch in neuester Zeit mehr Raum. Es sei auf zwei Werke hier hingewiesen, die zeigen, wie ähnliche Auffassungen aus verschiedenen Arbeitsgebieten heraus auftauchen: F. BUXBAUM geht in seinen «Grundlagen und Methoden einer Erneuerung der Systematik der höheren Pflanzen», Wien 1951, in vielem gleiche Wege wie DÄNIKER, während R. NOZERAN in einer 1955 erschienenen Studie, «Contribution à l'étude de quelques structures florales», vor allem auf viele unverkennbare Pseudanthienphänomene hinweist und damit die Worte meines Lehrers bestätigt, «dass nicht in allen Fällen das, was wir empirisch als gleichwertig erachten, im strengen phylogenetischen Sinne homolog ist».

H. U. STAUFFER