

# TROPENBOTANIK UND PHYLOGENETIK

von

M. G. BAUMANN-BODENHEIM

(Herrliberg-Zürich, Schweiz)

(Erschienen am 2 Okt. 1958)

## Inhalt

I. Grundlagen . . . . .	17
A. Tropenbotanik . . . . .	17
B. Phylogenetik . . . . .	18
II. Einflüsse der Tropenbotanik auf die Phylogenetik . . . . .	21
A. Organisation tropischer Gewächse . . . . .	21
B. Tropenaufenthalte . . . . .	22
C. Ausbildung tropischer Gewächse . . . . .	25
Zusammenfassung . . . . .	27

## I. Grundlagen

Es sei in grossen Zügen dargestellt, welche Einflüsse die Tropenbotanik auf die heutigen Vorstellungen und Ideen in der botanischen Phylogenetik, der Lehre von der pflanzlich-stammesgeschichtlichen Entwicklung, ausübt, und wie es dazu kam. Zu diesem Zwecke müssen zuerst einige erläuternde Bemerkungen über die historische und die heutige Tropenbotanik angebracht werden und von den Grundlagen der Phylogenetik die neueren Entwicklungen in der Morphologie und der Systematik verfolgt werden. Durch die Beschränkung auf die „Bedecktsamigen Blütenpflanzen“ (*Angiospermae*) treten in diesem Zusammenhange von der Phytopalaeontologie nur einige typologische Schlüsse in die Betrachtung ein.

## A. Tropenbotanik

Seit dem Altertum besteht in Europa ein lebhaftes Interesse für Tropenprodukte. Viele orientalische und mediterrane Städte wie Alexandrien und später Venedig verdanken ihnen als Handels- und Umschlagsplätze Reichtum und kulturelle Blüte. Sagenhafte Gewürze aus Indien und dem fernerer Südostasien: Pfeffer, Zimt, Muskat, Gewürznelken, anfänglich auch der Zucker, — damals teilweise so kostbar wie Gold und Edelsteine, sodass die Heimkehr eines einzigen Schiffes ein ganzes Flottenunternehmen mit all seinen Verlusten trug —, waren ja Anlass zu den grossen Entdeckungsreisen zu Beginn unserer Neuzeit und führten in der Folge zu einer Renaissance von Kunst und Wissenschaft. Kolumbus suchte den Weg noch dem begehrten Indien westwärts, Vasco da Gama fand ihn ostwärts ums „Kap der Guten Hoffnung“ herum. Der blühende Handel, es kamen auch noch Tee, später Opium und Sandelholz für östliche Religionen, ferner Tabak, Chinin und später Kautschuk aus Amerika dazu, ging bald von den Portugiesen und

Spaniern an die berühmten Ost- und West-Indischen Kompanien der Holländer und darauf teilweise auf diejenigen der Engländer über. Diese Handelsunternehmungen legten den Grund für die grossen, europäischen Kolonialreiche und für die „goldenen Jahrhunderte“.

Das wirtschaftliche Interesse an tropischen Pflanzenprodukten erleichterte die wissenschaftliche Untersuchung der tropischen Floren, (doch diese ist auch heute noch nicht abgeschlossen, man denke nur an Süd-Asien, Neu-Guinea, die Neuen Hebriden, Neu-Kaledonien, den Kongo, Zentral- und Süd-Amerika). Es wurden Herbarien angelegt, Pflanzen nach dem Vorbilde europäischer „Kräuterbücher“ beschrieben, abgebildet und geordnet, so z. B. Rheede's „Hortus malabaricus“ oder Rumphius „Herbarium amboinense“. Diese und ähnliche Arbeiten dienten, zusammen mit bereits früher Beschriebenem aus unseren Breitengraden, den ersten, die ganze damals bekannte Erde umfassenden Floren als Grundlage. Aus Frankreich kamen die Werke von Tournefort, Jussieu und Adanson. Linné schuf seine fundamentalen Werke um 1750 herum. Nach Lamarck (um 1820) tritt A. P. de Candolle mit seinem „Prodrômus“, einer Zusammenstellung aller damals bekannten Blütenpflanzen, in die Reihe der grossen Systematiker, von denen jeder auch ein eigenes Pflanzensystem aufgestellt hat. Besonders die Engländer haben es verstanden, auf R. Brown, Persoon und Lindley basierend, seit der zweiten Hälfte des 19. J. H. eine Reihe von vorbildlichen Tropenfloren hervorzubringen. Berühmt sind Bentham's „Flora australiensis“ und Hooker's „Flora of British India“. Weitere Autoren schrieben über die Malayische Halbinsel, Ceylon, Fiji, Tonga, Hawaii, die Lord Howe Insel, Neu-Seeland, Mauritius und die Seychellen, tropisch Afrika, das Kap, Jamaica usw., dazu kommen die bedeutenden Sammelwerke: Bentham und Hooker's „Genera plantarum“, der einzig dastehende „Index kewensis“ (eine Zusammenfassung aller beschriebenen Pflanzenarten mit Literaturzitat) und der „Index londinensis“ (ein Nachschlagewerk für Pflanzenabbildungen). Baillon's „Histoire des Plantes“ ist noch beizufügen, auch Brongniart untersuchte viele Tropenpflanzen. Die Holländer legten die Grundlagen zu ihren Tropenfloren und in Deutschland kam, nach einer ersten Blütezeit der Botanik mit Gaertner, Willdenow und Sprengel, in welcher z. B. Martius seine „Flora brasiliensis“, 23 000 Species enthaltend, schuf, gegen Ende des letzten Jahrhunderts die Aera von A. Engler. Es entstanden die „Pflanzenfamilien“, ein Werk das alle Familien und Gattungen der Erde umfasst, es wurde das gigantische Unternehmen des „Pflanzenreichs“, welches die Beschreibung sämtlicher Species der Erde anstrebt, begonnen. Durch die ausgedehnten Detailarbeiten der Engler'schen Schule hatte es das Engler'sche Pflanzensystem, das im Grossen gesehen gegenüber früherer Systeme teilweise eher ein Rückschlag war durch das Aufopfern bereits erkannter Zusammenhänge zugunsten von statischen Stufen, leicht, allgemeine Verbreitung zu finden, und viele Landesfloren richteten sich danach aus. Seit der Beendigung des zweiten Weltkrieges sind in einer ganze Reihe von Ländern und Instituten Tropenfloren in der Bearbeitung, die „Flora Malesiana“ in Holland, die „Flore de Madagascar“ in Frankreich, andere in England, Belgien, Deutschland usw.

Unter Tropenbotanik im engeren Sinne versteht man auch heute noch vor allem die Kenntnis der mannigfaltigen, oekonomisch wichtigen Tropenpflanzen, ihren Anbau, die Gewinnung ihrer handelsfähigen Produkte. Aus einer langen Liste seien als Beispiele genannt: *Hevea*-Kautschuk, Cocos, Kaffee, Tee und Kakao, Zuckerrohr, Früchte wie Bananen, Ananas, Giftpflanzen für Forschung und medizinische Praxis (*Rauwolfia*), *Derris* für Insecticide, — *Achras* als Kaugummi-Grundlage. Weitere Produkte wurden durch die künstliche Synthese teilweise oder ganz verdrängt (Indigo). Noch viel grösser ist die Anzahl der welthandelsmässig nicht besonders ins Gewicht fallenden, aber doch in den Tropen selber von Bedeutung seienden Pflanzen für die verschiedensten Bedürfnisse wie Nahrung, Kleidung, Hausbau etc.

## B. Phylogenetik

Um nun die Beziehungen und Einflüsse der Tropenbotanik im weiteren Sinne auf die allmählich vom mehr Speculativen zu einer exakten Wissenschaft werdenden Phylogenetik zu behandeln, müssen die gegenwärtigen Situationen der morphologischen und systematischen Grundlagen der Phylogenetik kurz gestreift werden. Anatomie, Palynologie, Cytologie, Embryo-

logie und Genetik, Phytochemie, Phytopalaeontologie und Phytogeographie seien an dieser Stelle übergangen, obwohl erstere zur Mikroevolution, die letzteren beide zur Makroevolution Bedeutendes beizutragen haben. Ihre Berücksichtigung würde die zu behandelnden Probleme allzu weitläufig komplizieren, zumal bereits die Morphologie und die Systematik als erste Grundlagen der Phylogenetik nur scheinbar in ihren grossen Zügen festgelegt und nur noch durch Details zu ergänzen sind.

## 1. Morphologie

Die klassische Morphologie, d. i. die Lehre der Pflanzenbeschreibung, wurde von den obgenannten Systematikern sorgfältig gepflegt, eben als Grundlage zur systematischen Verarbeitung. Es wurde eine gewisse Stabilität angestrebt und erreicht, welche den Bedürfnissen für Floren weitgehend genügt. Neuere Morphologen wie Goebel haben die dynamische Seite, die Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Ausbildungen, wieder mehr betont und Vorarbeit zur Phylogenetik geleistet. In neuester Zeit hat, mit W. Troll an der Spitze, in Deutschland wieder eine mehr descriptive, die sog. „Idealistische Morphologie“, überhand genommen. Diese liefert sehr schöne, klare und für den Phylogenetiker brauchbare Detailanalysen, ist aber im Grossen wohl als Sonderentwicklung der klassischen Morphologie zu bezeichnen.

Viel bedeutungsvoller ist die sich seit den Dreissigerjahren abzeichnende sog. „Neue Morphologie“, welche die Interpretation der Blütenpflanzen nicht als etwas Selbständiges, sondern eben im phylogenetischen Sinne als etwas Gewordenes betrachtet. Die Neue Morphologie übernimmt für die Beschreibung der Blütenpflanzen die bis auf die Einzeller zurückgehende Morphologie der Thallophyten, und — im Einklang mit neueren palaeontologischen Funden — werden z. B. das Laubblatt und die Blüten der höheren Pflanzen viel stärker in historischem (phylogenetischem) Sinne betrachtet und interpretiert als früher. An Vertretern dieser Richtung seien Thomas, Lam und Zimmermann genannt, an Resultaten die Tatsache, dass wir nicht mehr mit gutem Gewissen von Staubblättern und Fruchtblättern sprechen können, ganz einfach, weil ihre Vorgänger, die Mikro- und Makrosporangien und ihre Träger schon ausdifferenziert waren, bevor einzelne Achsenabschnitte eine physiologische und morphologische Sonderentwicklung zu Assimilatoren (später Laubblättern) durchmachten. Stamina und Carpelle sind in diesem Sinne keine metamorphen Blätter, erst sekundär können Blattcharaktere in diese hinein gehen (siehe Lam: Phyllosporidie). Wir sind jetzt auch in der Lage, über die relativ primitiv ausgebildete Blüte und Frucht positive Aussagen zu machen, ebenso über die verhältnismässig ursprüngliche Ausbildung von Stamina, Carpellern, Samen, Laubblättern, worauf weiter unten noch näher eingegangen wird. Die „Neue Morphologie“ will die vielen Pflanzenmerkmale, welche in Bestimmungsschlüsseln von Floren zum Erkennen dienen, nicht nur beschreiben, sondern diese in allen ihren verschiedenen Ausbildungen durch reell und (oder) mindestens logisch ableitbare, phylogenetisch wahrscheinliche Morphogenesen miteinander verbunden sehen: Die verschiedenen Typen der Ausbildung eines betrachteten Merkmales erfahren eine Bewertung, es wird untersucht, ob sie relativ

ursprünglich oder mehr abgeleitet seien, in letzterem Falle dann entweder mehr kompliziert oder eher reduziert. Dies Vorgehen ergibt für die Systematik ganz neue Voraussetzungen. Der Schreibende hat in seiner Arbeit „Prinzipien eines Fruchtsystems der Angiospermen“ Präzisierungen für Fruchtanalysen gegeben, welche in ihrer Durchführung für ein kommendes Angiospermen-System von grosser Bedeutung sind, — wurden doch die phylogenetisch wichtigen Unterschiede zwischen Carpell und Frucht, Griffelchen und Griffel etc. herausgearbeitet, Unterschiede, die bis in die allerneueste Literatur vernachlässigt wurden. Eine weitere Arbeit des Autors „Analyse phylogenetischer Entwicklungsvorgänge bei Angiospermen“ zeigt, dass sich die Abwandlungen der Organisationsmerkmale in der Makroevolution auf eine relativ kleine Anzahl von Evolutionsprozessen reduzieren lassen, z. B. auf Streckung-Stauchung, Aushöhlung, Verwachsung, Ausgestaltung oder Reduktion etc., Vorgänge, wie sie H. J. Lam für die Phylogenie der Kormophyten herausgearbeitet hat.

## 2. Systematik

Kaum ein Systematiker hält heute noch die Grundlagen des Engler'schen oder Wettstein'schen Systems für richtig, und trotzdem sind in der Praxis noch alle übrigen Forschungsrichtungen innerhalb der Botanik, seien sie physiologischer oder mikromorphologischer Richtung, aber auch Pflanzengeographie, Zoologie, Genetik, Palaeontologie, pharmazeutische Chemie und alle übrigen Wissenschaften darauf angewiesen und werden, sofern sie für ihr Gebiet Schlüsse aus dem System ziehen wollen, notgedrungen irgeleitet. Was hält ein Chemiker in Händen, wenn er sehr spezielle identische oder nah verwandte Stoffe feststellt bei im Engler'schen System weit auseinander liegenden Familien und also annimmt, es bestehe keine Verwandtschaft zwischen diesen Pflanzen? Die Raupen, die Larven der Schmetterlinge, wissen es besser: In der Wahl ihrer Futterpflanzen halten sie sich oft an natürliche Verwandtschaften, ebenso die parasitären Pilze! Die Stärke Engler's und seiner Schule lag im systematisch-klassifikatorischen Bereiche, im Unterscheiden und Anordnen niedriger systematischer Kategorien, von Arten und Gattungen, und diese diesbezügliche Stabilität hat viel Gutes gewirkt. Ein Missgriff war jedoch die Haupteinteilung der Blütenpflanzen nach der Blütenhülle: In solche mit fehlender oder einfacher Blütenhülle (die *Monochlamydeen*) als primitivste Gruppe, in solche mit Kelch und Krone (die *Heterochlamydeen*), deren pleiogen (polyphyletisch) entstandene verwachsenkronblättrige Vertreter zur künstlichen Sammelgruppe der *Sympetalae* vereint wurden, also zu rein klassifikatorischen Stufen. Es kommt nicht von Ungefähr, dass bereits Linné sein System nach den „Sexualorganen“ gerichtet hat, und nicht nach der mehr akzessorischen Blütenhülle!

Erst allmählich erholt sich der systematisch-phylogenetische Sektor, der sich vor allem mit höheren systematischen Kategorien wie Familien und Reihen abgibt, aus der Stagnation, in welche er durch Engler's statisches Stufensystem geraten war. Er beginnt heute wieder, teils auf ältere, bei Engler verloren gegangene Erkenntnisse zurückzugreifen und weiter zu bauen. Warum nicht die *Proteaceen*, wie dies bei Bentham und Hooker geschieht, mit den *Thymelaeaceen* in Verbindung setzen, statt sie als völlig

isolierte Gruppe in den *Monochlamydeen* aufzuführen? Häufig kommen eben nur scheinbar monocarpellate Gynoeceen vor, wie der Schreiber dies für *Umbellifloren* zeigen konnte in der Arbeit: „Ableitung und Bau bicarpellat-monospermer und pseudomonocarpellater *Araliaceen*- und *Umbelliferen*-Früchte“.

Wettstein's System ist innerhalb der Monocotyledonen und bei einigen Gruppen der *Dialypetalen* (ehemalige *Geraniales-Sapindales*) besser durchgearbeitet, doch ist die Grundkonzeption des Systems dieselbe wie bei Engler: Es ist Wettstein's Pseudanthien-Lehre, die Theorie zum Engler'schen System, welche die Angiospermen-Blüte von einem Blütenstand der *Gymnospermen* ableitet. Die entgegengesetzte Euanthien- oder Anthostrobilus-Lehre, welche im typologischen Anschluss an fossile Samenfarne oder Bennettiten einfache, zapfenförmige Blüten des *Magnolia*-Typus als ursprünglich betrachtet, wird von Wettstein in seinem vorbildlichen Lehrbuch in Kleindruck auch berücksichtigt und sogar sehr plausibel dargestellt, ja überzeugender als die eigene Theorie! Es spielen hier psychologische Momente mit, die in jenen Jahrzehnten den Zugang zum ursprünglichen Typus der *Angiospermen*-Blüte, wie ihn De Candolle klar erkannt hatte, verwehrten. Durch die „Neue Morphologie“ fallen die Gegensätze zwischen Pseudanthien- und Euanthien-Theorie viel weniger ins Gewicht wegen der allgemeineren Formulierung (vergleiche die immer weiter gefasste Feldtheorie der Physiker), auch bei heute lebenden Pflanzen sind verschieden weit fortgeschrittene Kondensationsstufen innerhalb enger Verwandtschaften sichtbar, am bekanntesten sind die Körbchen 1., 2. und 3. Stufe bei *Compositen* (Edelweiss).

Die phylogenetisch orientierte „Neue Morphologie“ (typologisch-phylogenetische Morphologie genannt, soweit sie ihre Schlüsse aus Indizien der heute lebenden Pflanzen zieht) und die daraus resultierende phylogenetische Systematik, durch welche die Gewächse nach ihrer möglichen und wahrscheinlichen Verwandtschaft angeordnet werden, Gattungen in Familien, Familien in Reihen usw., wobei man sich bewusst sein muss, dass man mit diesen Netzen verschiedener Maschenweite auf statische Weise einen Evolutionsfluss einzufangen sich bemüht, moderne Morphologie, Systematik und Phylogenetik selber erhalten alle drei gewichtige Stützen aus der Kenntnis und Interpretation tropischer Pflanzen.

## II. Einflüsse der Tropenbotanik auf die Phylogenetik

### A. Organisation tropischer Gewächse

Die heutigen Pflanzensysteme sind vor allem auf Merkmale der Blüten und Früchte aufgebaut. Diese Merkmale aus dem reproduktiven Bereiche werden, weil sie sich mehr konservativ und umweltstabil verhalten, auch Organisationsmerkmale genannt; es gehören hierher die spiralige oder zyklische Stellung von Blütenteilen, Aktinomorphie und Zygomorphie, die Anzahl der Glieder etc. Es sind interne Gründe, z. B. die Instabilität der Gene, die zu ihrer Abänderung führen. Ein direkter Zusammenhang mit dem Milieu ist nicht ersichtlich, orthogenetische Phänomene noch kaum interpretierbar, es sei denn, dass eben die Pflanze aus historischen Gründen nur noch eine beschränkte Anzahl von Möglichkeiten zur Verfügung hat.

Eine Reihe von Pflanzenfamilien ist auf die Tropen (und z. T. auf die

subtropische bis extratropische südliche Hemisphäre) beschränkt. Die Kenntnis ihrer Organisation im reproduktiven Bereiche musste also — eben weil sie als eigene Familien unterschieden wurden — das morphologische Spektrum des Systems der Blütenpflanzen wesentlich und oft nach der primitiveren Seite hin erweitern. Ein erster und fundamentaler Einfluss der Tropenbotanik auf das phylogenetische Wissen besteht also in der Analyse tropischer Blüten und Früchte. Wir sehen dadurch reell Merkmale, wie wir sie sonst nicht kennen würden aus der Kenntnis unserer nördlich-temperierten (abgeleiteten) Pflanzen, wie wir sie höchstens spekulativ zu fordern hätten. Als einziges Beispiel seien hier die Buchen aus Neu-Guinea und Neu-Kaledonien genannt, die bezüglich ihrer Carpellzahl (bicarpellate *Fagaceen*!), ihrer männlichen Inflorescenz-Stände, ihrer Inflorescenz-Cupula und ihres Pollentyps eine ausserordentlich interessante Erweiterung unserer Kenntnisse über die Nord- und Südbuchen brachten.

Aus einer längeren Liste seien an pantropischen (-subtropischen) Familien genannt: *Annonaceen* (mit ruminierendem Endosperm, sonst ähnlich den *Magnoliaceen*), *Sterculiaceen*, *Rhizophoraceen*, *Dilleniaceen*, *Lauraceen*, *Simaroubaceen*, *Sapindaceen*, *Flacourtiaceen*, *Myrsinaceen*, *Sapotaceen*, *Ebenaceen*, *Arecaceen*, *Musaceen*, *Zingiberaceen*. Palaeotropisch sind z. B. die *Pandanaceen*, *Pittosporaceen*, *Flagellariaceen*, auch die *Dipterocarpaceen* und die *Alangiaceen*, pantropisch mit einer Areallücke in Afrika z. B. die *Chloranthaceen*, *Elaeocarpaceen* und *Symplocaceen*. Tropisch bis südhemisphärisch-temperiert kommen die *Cunoniaceen* und die *Goodeniaceen* vor, die *Balanophoraceen* und die *Monimiaceen* mit atlantischer und indisch-ozeanischer Lücke, die *Proteaceen*, *Icacinaceen* und *Taccaceen* mit atlantischer und pazifischer Lücke. Es gibt Familien, die beschränkt sind auf die sonorische Region, auf die südamerikanischen Anden, auf Mittel- und Südamerika, auf Madagascar, aufs Kap, auf tropisch Afrika, auf Südchina, Südost-Asien, auf Australien, Neu-Kaledonien (*Strasburgeraceen*, *Amborellaceen*), die *Balanopsidaceen* besitzen ihr Zentrum in Neu-Kaledonien und strahlen nach Queensland, den Neuen Hebriden und Fiji aus, die *Trimeniaceen* sind auf den Pazifik beschränkt. Die Zahl typisch tropischer Genera von Familien, die sich auch in temperierte Gebiete der nördlichen Hemisphäre ausbreiten, ist sehr gross.

## B. Tropenaufenthalte

Als zweiten wichtigen Einfluss der Tropenbotanik auf die Phylogenetik sei das persönliche Tropenerlebnis hingestellt. Ein Tropenaufenthalt fördert die Auswertung des floristisch und vegetationsmässig reichsten Gebietes der Erde sehr wesentlich. Es sind für den Botaniker weniger die einzelnen Faktoren wie geringe geographische Breite, geringe Höhe, täglicher und jährlicher Gang der Temperatur, Windregime und Niederschlagsmenge und -verteilung im Zusammenhang mit der Zenitalstellung der Sonne und ihrer jährlichen Verschiebung als das Zusammenspiel dieser klimatischen Faktoren im üppigen, mannigfaltigen tropischen Regenwald, welches die Tropensituation als Ausgangspunkt und Brutstätte der Blütenpflanzen erkennen lässt. Dazu kommt, dass sich die Tropenfloren nur in den Tropen selber endgültig aufklären lassen. Treub in Buitenzorg hat dies wohl am schönsten gezeigt. Eine Fülle von Beobachtungen und Fragen ergeben sich beim Anblick der formenreichen tropischen Pflanzenwelt, zu denen das fragmentarische Material von Herbarien allein nie Gelegenheit bieten, und die Möglichkeit, Pflanzenformen in ihrer natürlichen Umgebung miteinander vergleichen zu können, Formen, welche im europäischen Warmhause nicht oder doch nur sehr kümmerlich vertreten sind, führt zu Erkenntnissen ganz besonderer Art.

Besonders eindrücklich sehen wir unter den neueren Systematikern bei H. Hallier die Erlebnisse der Tropenaufenthalte verwertet. In seinen Arbeiten finden sich eine Unzahl wertvoller, systematisch-phylogenetischer Beobachtungen. Hallier glaubte nicht an Engler's *Monochlamydeen* als einheitliche Gruppe, er bringt z. B. die *Salicaceen* in Zusammenhang mit den *Flacourtiaceen*. In einer Arbeit von 1912: „L'origine et le système phylétique des Angiospermes“ umreißt er sozusagen eine Urpflanze der *Angiospermen*, von welcher alle heutigen Formen (genauer gesagt: Organisationen) typologisch ableitbar sind. Dieser gedachte Vorfahre der Blütenpflanzen hatte Blüten (auf das vegetative System kommen wir weiter unten noch zu sprechen) mit spiralgig stehender Blütenhülle (Hochblattkelch), mit vielen, spiralgig stehenden, handförmigen, teilweise noch Reste von Verzweigungen aufweisenden Stamina (siehe Lam's Stachyosporie), die Früchte mit vielen, grossen, sich öffnenden, mehrsamigen Carpellen (= Follikel), letztere an ausgedehnten Carpelliphoren: Als ganzes eben einen Anthostrobilus, wie wir ihn heute noch etwa bei *Magnolia* angedeutet finden. Diese Konzeption muss die Engler'sche Schule sehr geärgert haben; Hallier wurde in den Besprechungen weitgehend unterdrückt bis totgeschwiegen. Und doch haben Hallier's Anschauungen in den letzten 50 Jahren als Wegbereiter immer mehr Fuss gefasst, — im Gegensatz zur Engler-Wettstein'schen Theorie —, wurde doch das relativ Ursprüngliche, die Ausgangssituation der Blütenpflanzen-Morphologie bereits von älteren Systematikern von jeher schon intuitiv richtig erfasst: Hallier steht diesbezüglich in einer Linie mit Jussieu und De Candolle aus der vordarwinischen Zeit, mit Bentham und Hooker, Bessey, mit den Phytopalaeontologen Arber und Parkin, die alle den sog. *Ranales*-Typ (auch wenn es sich um „absteigende“ Systeme handelte) an den Anfang stellten. Die neuesten Lehr- und Handbücher zeigen diese Entwicklung: Die fachkundigen Autoren, wie etwa Firbas in Strasburger's Lehrbuch, haben die Haupteinteilung Engler's verlassen, diese wird nur noch von Kompilatoren mit dem Vorwand „aus praktischen Gründen“, „weil eingeführt“ usw. verwendet, doch zeugt dies für Unverständnis für die grossen Zusammenhänge von denjenigen, welche Bücher über systematische Botanik schreiben, — solche Entschuldigungen mögen für Verfasser von Floren zugestanden sein.

H. J. Lam berichtet uns in vielen, schönen Arbeiten von seinen Tropenuntersuchungen. Besonders Interessant ist dabei, dass er nicht im systematisch-klassifikatorischen Bereiche verbleibt, sondern stets das Grosse der Phylogenie einbezieht. Viele Arbeiten beziehen sich auf Pflanzen von Niederländisch Indien, *Burseraceen*, *Sapotaceen*, *Verbenaceen*, neue Familien wurden erkannt (*Sarcospermaceen*, *Boerlagellaceen*), stets wieder phylogenetische Betrachtungen angestellt, am Schönsten zusammengefasst anno 1952 in „L'Evolution des Plantes vasculaires“. In dieser, für die Zukunft wegweisenden Zusammenfassung mit ihren Schemata der Organisationen von den *Psilophyten* an aufwärts, durch obgenannte Evolutionsprozesse miteinander verbunden, wird wiederum darauf hingewiesen, dass Stammbaumdarstellungen, wie sie in der Folge von phylogenetischen Untersuchungen angestrebt werden, zumindest 2—3-dimensional sein sollten: Es geht nicht an, von heute lebenden *Magnoliaceen*, auch wenn sie in vielem relativ ursprüngliche Merkmale konserviert haben, andere Familien wie *Annona-*

*ceen*, *Monimiaceen* etc. direkt abzuleiten, denn damit würde man den historischen Faktor, d.h. im Koordinatensystem die Zeit, vernachlässigen. Solche Ableitungen müssen genau erkannt werden, im einfachsten Falle als 1.) künstliche Klassifikation, 2.) im Engler'schen Sinne als Stufenverwandtschaften, 3.) als typologisch-phylogenetische Verwandtschaft im recenten Niveau (von Lam in der grossen *Burseraceen*-Arbeit dargestellt im Zusammenhang mit der geographischen Verbreitung) oder 4.) in der immer mehr oder weniger unerreicht bleibenden, reellen Phylogenie, für welche die phytolalaeontologischen Funde weitgehend, meistens immer, ausstehen. H. J. Lam hat Pionierarbeit geleistet, indem er die fossilen und recenten Gruppen der Kormophyten nach einheitlichen Gesichtspunkten im typologisch-phylogenetischen Sinne analysierte und darstellte, zuletzt im „Phylogenetische System of *Cormophyta*“ (Blumea VII, No. 2, 1957). Ein irgendwie doch tiefergehender Unterschied innerhalb der *Angiospermen*, insbesondere der *Dicotyledonen*, der Engler zur Aufstellung der *Monochlamydeen* geführt hat, findet sich bei Lam im Zusammenhang mit Sahni und Hagerup wiederum mit der Unterscheidung von stachyosporen und phyllosporen *Angiospermen*. Diese Unterschiede bestehen, aber der Blattecharakter ging (hormonal) erst sekundär in die Sporangiochore. Dies mag jedoch auch pleiogen vor sich gegangen sein; wenn es fundamental die *Angiospermen* geteilt hätte, wären wohl mehr und einschneidendere Unterschiede vorhanden, als sie sich feststellen lassen: Die monophyletische Ableitung der *Angiospermen* lässt sich vorläufig nicht von der Hand weisen, welche die sog. *Monochlamydeen* als reduzierte Gruppen an verschiedenen Stellen der *Dialypetalen* anzuschliessen trachtet.

Corner, und im Grossen — wenn auch durch einzelne Streitpunkte geschieden — Van der Pijl, haben in neuester Zeit im Anschluss an ihre Tropenaufenthalte ebenfalls gegen die Ansichten von Engler und Wettstein, dass nämlich die windbestäubten Kätzchenblütler ursprünglich seien, Stellung bezogen und Corner hat mit seiner „Durian-Theorie“, in welcher zoophile, grosse, duftende Blüten und grosse, zoochore Früchte mit dehiscenem Pericarp, mehrere grosse, farbige, an langem Funikulus hängende, ohne Samenruhe keimende Samen mit fleischigem Anhang als ursprünglich hingestellt werden, einen weitem Beitrag der Tropenbotanik zur Phylogenetik geleistet. *Durio*, eine tropische Frucht mit herrlichem Geschmack, aber sehr üblem Geruch vereinigt solche Merkmale und gab der Theorie den Namen. Sie bringt im Wesentlichen aber dasselbe, was Hallier und seine Vorläufer schon erkannt hatten bezüglich des reproduktiven Teiles; auf das vegetative System kommen wir weiter unten zu sprechen.

Verschiedene Arbeiten haben Hinweise gegeben, wie man einzelne Familien von Engler's *Monochlamydeen* an *Dialypetale* Familien anschliessen kann, z. B. die *Balanopsidaceen* an die *Euphorbiaceen*. Von grossem Interesse ist auch die Tatsache, dass mehrere tropische Familien mit grosser Mannigfaltigkeit im Organisationsbereiche mit ihren primitivsten Typen die Grundlage darstellen für Familien, welche in temperierten Gebieten auf mehr oder weniger gleichbleibender Organisationsstufe unter Abwandlung von sog. Ausbildungsmerkmalen eine grosse Mannigfaltigkeit erreichten. In diesem Verhältnis stehen die *Capparidaceen-Cruciferen*, die *Araliaceen-Umbelliferen* (siehe des Autors Arbeit über: *Myodocarpus* und die Phylo-

genie der *Umbelliferen-Frucht*), die *Connaraceen-Leguminosae*, die *Verbenaceen-Labiatae*, die *Escalloniaceen-Saxifragaceen*, *Mesembryanthemum* s. lat. innerhalb der *Aizoaceen*.

Ein neues System der *Angiospermen*, das weniger in linearer Hinsicht als im Sinne von vielfältigen Zusammenhängen, wie Länder auf einer Landkarte, wie Linné dies schon dargestellt hat, die gegenseitigen Verwandtschaften festhält, lässt sich durch die Analyse der systematisch wichtigen Merkmale im Bereiche der Blütenpflanzen-Organisation — jedes Merkmal eine Reihe von Typen im Sinne der typologisch-phylogenetischen Morphologie angeordnet — anstreben; die Merkmale und ihre verschiedenen Ausbildungen auf Lochkarten festgehalten und im Sinne von Sporne, allerdings in viel grösserer Anzahl, statistisch zu Evolutionsindices verarbeitet, werden die Phylogenetik als exakte Wissenschaft weiter festigen und das Aufstellen eines Systems ermöglichen, welches der Systematik selber und allen übrigen auf das Pflanzensystem angewiesenen wissenschaftlichen Disziplinen weitergehend entgegenzukommen vermögen als die bisherigen Einteilungen.

### C. Ausbildung tropischer Gewächse

Verlassen wir jetzt die Organisationsmerkmale und wenden wir uns — ohne intermediäre Typen weiter zu verfolgen — den sog. Ausbildungsmerkmalen zu, wie sie besonders im vegetativen Bereich der Pflanzen vorkommen. Diese dritte Kategorie von Einflüssen der Tropenbotanik auf die phylogenetischen Anschauungen ist besonders deutlich, denn es sind eben gerade die Ausbildungsmerkmale, mit denen die Pflanze auf das Milieu reagiert, welche die Pflanze durch sehr komplizierte Vorgänge wie Variabilität und Selektion von oekologisch besonders geeigneten Varianten, sowie durch Modifikationen angepasst, in Epharrose erscheinen lassen.

Um die Interpretation der Ausbildungsmerkmale zu verstehen, beliebe man sich zu vergegenwärtigen, dass unsere Kultur vorwiegend eine nördlich-temperierte ist. Auch die Grundlagen zur Morphologie der Blütenpflanzen wurden hier geschaffen, in der holarktischen Flora, die weit geringere Unterschiede aufweist als die Tropenfloren und die auf der südlichen Hemisphäre sich südlich der Tropen in mehrere verschiedene Florenreiche gegliederte Pflanzenwelt mit ihren vielen, eigentümlichen Familien. Als diese Pflanzen langsam bekannt wurden, betrachtete man sie als etwas Fremdes, als Abweichendes, und verkannte dabei die Tatsache, dass vielmehr unsere mediterranen Xeromorphen und unsere nördlich-temperierten Gewächse, Holzpflanzen wie Kräuter, das Abweichende darstellen. Der Ursprung unserer Floren liegt in tropischen Klimaten. Dort gedeiht die Pflanze im Grossen gesehen in relativ günstigen Bedingungen. In den extratropischen und ariden Gebieten kommen zusätzliche Existenzschwierigkeiten dazu, man denke an alpine und arktische Regionen oder an Wüsten. Hier kommen vegetativ abgeleitete Formen vor, ephemere Kräutlein, Zwergsträucher, Polster etc. Es kommt also zu einer eigentlichen Umkehrung der morphologischen Interpretationen von Merkmalsreihen: Diese werden nun mehr mit umgekehrtem Vektor auszulegen sein, das Zentrum unseres Gesichtspunktes hat sich aus dem Temperierten ins Tropische verlagert.

Sowohl die phylogenetisch orientierte Forschung in Morphologie und

Systematik wie in der oekologisch-physiognomischen Pflanzengeographie (E. Schmid) gelangen bezüglich des Vegetationskörpers zu Resultaten, wie sie Hallier bei seiner Urpflanze erkannt hatte: relativ ursprüngliche Blütenpflanzen sind eher kleine, wenig verzweigte Schopfbäumchen mit dicken, starren Aesten und gefiederten Laubblättern. Corner präzisiert noch bezüglich enger Internodien, Mark, immergrüner, grosser Laubblätter und dicker Rinde, und damit hätten wir einen Habitus vor uns, wie er seit längerer Zeit von Gartenfreunden schon des für uns merkwürdigen Aussehens wegen vorgezogen wurde, man denke etwa an *Fatsia*, *Rhus*, *Decaisnea*, strauchige *Paeonien*, Palmen und Baumfarne.

Die Uebergänge von tropischen zu temperierten Wuchsformen lassen sich auf eine Reihe von Einzelabwandlungen zurückführen. Aus einer grossen Anzahl solcher hauptsächlich als Ausbildungsmerkmale zu interpretierender, vegetativer Merkmale, die einen mit mehr komplikativen, die andern mehr mit reduktiven Abwandlungen, in ihrer Summe aber ein Bild und Index der phylogenetischen Entwicklungsstufe gebend, seien einige genannt. Ihre häufige Koppelung verstärkt noch die Wahrscheinlichkeit der richtigen Auslegung, — einzelne Fehler fallen durch die grosse Zahl der untersuchten Merkmale kaum ins Gewicht.

Eine mittelgrosse Sprosslänge (Höhe) der Pflanzen mag sich sekundär komplikativ vergrössert oder besonders bei temperierten Gewächsen reduktiv verkleinert haben.

Besonders formierte Reservestoff-Behälter wie Rhizome, Knollen, Rüben, Zwiebeln, auch die verschiedenartigen Sukkulenzen, scheinen komplikativ entstanden zu sein.

Niederblätter und Perulae differenzieren sich häufig erst bei temperierter Ausbildung aus.

Die Anzahl der Laubblatt-Etagen wird bei temperierten Gewächsen oft auf wenige bis eine reduziert, ebenso die Stichen-Zahl der Laubblätter.

Die Laubblätter selber zeigen bezüglich Gesamt- und Blättchengrösse, Konsistenz, Querschnittsform, Dauer, Verzweigung, Rhachislänge und -form, Umriss, Apex- und Basis-Differenzierungen und stärkerer Metamorphosen, die Blättchen bezüglich Verwachsung, Anzahl, Etagen-, Randnerv- und Stipel-Bildung mannigfaltige Abwandlungen. Besonders die *Araliaceen*, *Sapindaceen*, *Vitaceen*, *Aceraceen* u. a. lassen wertvolle Hinweise auf die Blattphylogenie erkennen, ebenso die Pseudophyll-Bildung z. B. bei *Phyllanthus*-Arten.

Die ursprünglich wohl eher kleine Internodien-Länge erhält beim Entstehen der quirligen Blattstellung eine heteromorphe Ausbildung, bei temperierten Pflanzen oft eine isomorphe Verlängerung.

Eine mittelgrosse Anzahl von Achsenkategorien kann vergrössert oder verkleinert werden, geringe Ramifikationsdichte kann extrem zunehmen (Polster). Sympodiale (im Zusammenhang mit Terminalblüten) Verzweigung geht in die monopodiale (racemöse) über. Die Ramifikationshöhe sinkt und lässt aus Bäumen Sträucher entstehen. Die Achsendicke und Verholzung gehen vom ursprünglichen, pachycaulen Stadium zum holoxyleptocaulen Stadium (und) oder zum mehr oder weniger axylen Stadium unserer Kräuter über. Aus Dauerachsen entstehen Saisonachsen. Ueberhaupt lassen sich zwischen tropischen Ausbildungen und solchen arider oder kalter Gebiete am Kormus bezüglich der Repräsentation viele Unterschiede feststellen, siehe z. B. auch Trichombildungen, lange Blütezeit wird zu bestimmter Blütezeit, vegetative Vermehrung tritt auf, Vorblütigkeit etc., doch sei dies an anderem Orte detaillierter und mit konkreten Beispielen dargestellt.

Eine grössere Arbeit über diese Probleme konnte mit Unterstützung der „Janggen-Poehn-Stiftung“ St. Gallen ausgeführt werden. Ihrem Kuratorium sei auch hier dafür herzlich gedankt, ebenso Herrn Prof. Dr. H. J. Lam, durch dessen Tätigkeit und Publikationen mir wertvollste Erkenntnisse zukamen.

### Zusammenfassung

Es lässt sich von den Tropenfloren feststellen:

- 1.) Die Tropenfloren erweitern das morphologische Spektrum des *Angiospermen*-Systems im Bereiche der systematisch wichtigen Organisationsmerkmale durch ihren Reichtum an eigenen Familien und Gattungen ganz bedeutend. Diese Merkmale stellen oftmals relativ ursprüngliche Typen dar, welche wertvolle Hinweise für typologisch-phylogenetische Ableitungen ergeben.
- 2.) In den Tropenfloren steckt also wahrscheinlich das älteste Zentrum der Blütenpflanzen, und
  - a.) das Studium des tropischen Milieus und
  - b.) die Analyse der Ausbildungsmerkmale tropischer Gewächse lassen eindringlich erkennen, dass die heute meist noch üblichen Interpretationen von Merkmalsabwandlungen in ihrer Differenzierungsrichtung verkehrt sind, ihre Vektoren umgekehrt werden müssen, um zu typologisch-phylogenetischen Reihen zu gelangen. Es kann nicht mehr, — wie es sich historisch entwickelt hat — vom Temperierten zum Tropischen vorgeschritten werden, sondern man hat vielmehr jetzt sinngemäss die temperierten Typen von tropischen abzuleiten.

Damit kann ein wesentlicher Schritt in Richtung einer wahrscheinlicheren typologischen Phylogenetik getan werden. Es ist heute möglich, sich über viele Merkmale einer Urpflanze Vorstellungen zu machen und von einer solchen Urpflanze alle existierenden Typen von Blütenpflanzen durch eine relativ kleine Zahl von Makroevolutions-Prozessen in einem logischen System abzuleiten.

Die botanische Phylogenetik und alle übrigen botanischen und biologischen Forschungsrichtungen analysieren und erkennen an einem bestimmten Lebewesen — jede mit ihren eigenen Methoden und Zielen — vor allem die Auswirkungen ein und desselben Genoms. Ihre Resultate sind Exponenten dieses Genoms in seiner raum-zeitlichen Entwicklung, gleichgültig ob physiologisch, ob mikro- oder makromorphologisch angepackt, ob in der Ontogenese oder in der Phylogenese: Die stammesgeschichtliche Forschung analysiert jene Experimente, welche die Natur seit Jahrmillionen selber anstellt!