

Sammlung Göschens Band 1137

Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreiches

Von

Dr. phil. habil. Hans Heil

Mit 94 Abbildungen und einer Tabelle

Zweite Auflage



Walter de Gruyter & Co.

vormals G. J. Göschens'sche Verlagshandlung · J. Guttentag, Verlags-
buchhandlung · Georg Reimer · Karl J. Trübner · Veit & Comp.

Berlin 1950

**Alle Rechte, insbesondere das Übersetzungsrecht,
von der Verlagshandlung vorbehalten**

Archiv-Nr. 11 11 37

Druck Friedrich Wagner, GmbH., Duderstadt

Printed in Germany

Inhaltsübersicht

	Seite
Einleitung	5
I. Beziehungen zwischen den Pflanzen unserer Gegenwart	6
1. Ähnliche Glieder in Pflanzengesellschaften	7
Parallelismus und Konvergenzerscheinungen täuschen Verwandtschaft vor.	
2. Gleiche Gestaltungspläne bei Systemgruppen	14
Möglichkeiten für Pflanzensysteme. Blütendiagramm, Blattstellung, Keimblätter, Diagrammreihen, Systematische Einheiten, Anatomie, Zytologie.	
3. Gleiche und verschiedene Gestaltungstoffe	30
Wandstoffe, Protoplasma, Serundiagnostik.	
4. Zusammengehörigkeit nach Lebensäußerungen	33
Stoffwechsel, Reize und Bewegungsercheinungen, Fortpflanzung.	
5. Wohngebiete verwandter Formen	38
Mannigfaltigkeitszentren, Zwischenformen, Vikariierende Formen, Endemiten.	
6. Nachkommen und Vorfahren	41
Reine Linien, Modifikation, Neukombination, Mutation.	
II. Erdgeschichtliche Zeugen einer Pflanzenentwicklung	
1. Verschiedenartige Urkunden	47
2. Der Urlebensraum Wasser	49
Bakterien, Algen	
3. Der neue Lebensraum Luft	53
a) Vom Wasser auf das Land	53
Oberes Silur bis Mitteldevon: Nacktfarne (Psilophyten).	
Die ersten Gefäßpflanzen. Die ersten Blatträger: Kleinblätter, Quirlblätter, Großblätter.	
b) Körperausgestaltung: Baumentwicklung auf verschiedenen Wegen. 67	
Oberdevon bis Rotliegendes: Blattfarne (Pteridophyten).	
Bärlappgruppe: Rindstämme, Kleinblätter, Schaustielhalmgruppe: Röhrenstämme, Quirlblätter. Farnegruppe: Blattwurzelsstämme, Großblätter. Samenpflanzen: Holzstämme.	
c) Sicherung der Fortpflanzung: Unabhängigkeit vom Wasser . . 91	
Zechstein bis Unterkreide: Nacktsamer (Gymnospermen).	
Befruchtung auf dem Sporenträger. Samenbildung. Leptospermen, Pteridospermen, Kordaitalen, Cycadalen, Bennettitalen, Ginkgoalen, Koniferen.	
Obere Unterkreide bis Gegenwart: Bedecktsamer (Angiospermen). 108	
Fruchtbildung: Kapseln, Beeren, Steinfrüchte, Verbreitung durch Tiere, Insektenbesäuberung Griffel und Narbe, Sonderausgestaltungen, Erstes Erscheinen, Heute noch Tertiärformen.	

Inhaltsübersicht

III. Schlußfolgerungen für den Ablauf der Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreiches	114
Tatsachen, Abstammung vom Einfacheren, Ausmerze und Auslese, Erbstrom und Umwelt, Öko- und Phylotypen, Reduktionserscheinungen, Primitive und abgeleitete Merkmale, Merkmals- und Sippenphylogenie.	
IV. Darstellungsweisen für das Pflanzenreich in seiner Entwicklungsgeschichte	120
Natürliches System, Artbegriff, Phylogenese, Verwandtschaftsnetz, Stammbaum oder Stammstrauch, Polymorphe Formenkreise.	
Quellennachweis zu den Abbildungen	132
Schrifttum	133
Sachverzeichnis	135
1. Fachausdrücke	135
Pflanzennamen	136

Einleitung.

Die folgende Darstellung soll in die Lehre von der Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreiches einführen. Dabei muß eine Reihe von Grundbegriffen aus der Pflanzenkunde vorausgesetzt werden. Doch hat der uneingeweihte Leser Gelegenheit, sich aus den übrigen botanischen und biologischen Bändchen dieser Sammlung Aufklärung zu holen. Selbstverständlich konnten in dem gegebenen knappen Rahmen nur die Hauptentwicklungslinien gezeigt werden. So blieben die kleineren Gruppen und auch die entwicklungsgeschichtlich nicht viel sagenden, sowie die in ihrer Abteilung wenig geklärten Formengruppen kaum oder gar nicht berücksichtigt. Auch die mächtige Entfallung der bedecktsamigen Pflanzen während des Tertiärs wurde als Sondererscheinung nur knapp gestreift. Für den, der mehr erfahren will, ist ein Verzeichnis des wichtigsten Schrifttums angefügt. Für die Darstellungsweise erschien es dem Verfasser reizvoller, den Leser durch eine Stoffsammlung hindurch zu nachprüfbaren Schlußfolgerungen zu führen, als ihm eine fertige und darum allzu gesichert erscheinende Lehrmeinung vorzusetzen. Auch war er bemüht, nach Möglichkeit unmittelbare Verfahren anzuwenden, d. h. die natürlichen Gegebenheiten zu einem, wenn auch sehr lückenhaften Bilde zusammenzufügen, das die größtmögliche Wahrscheinlichkeit für sich hat. Von dem Gebrauch mittelbarer Verfahren wurde weitgehend abgesehen. Zu diesen rechnet der Verfasser die Anwendung sogenannter „Gesetze“, die aus dürftigem Tatsachenmaterial abgeleitet werden und dann rückläufig zur Schließung von Lücken häufig mit zweifelhafter Berechtigung in breiter Verallgemeinerung erhalten müssen. Hierzu zählen z. B. das Biogenetische Grundgesetz von Müller und Haeckel (Individualentwicklung = abgekürzte Wiederholung der Stammesentwicklung), das umstrittene Irreversibilitätsgesetz von

6 Beziehungen zwischen Pflanzen unserer Gegenwart

Dollo (Nichtumkehrbarkeit der Stammesentwicklung; entwicklungsgeschichtlich verschwundene Organe können nicht mehr auf demselben Wege wiedergebildet werden). So wertvoll diese Erkenntnisse für den auf zoologischem Gebiet arbeitenden Forscher geworden sind, so wenig kann bis jetzt der Botaniker damit anfangen, obgleich sich auch im Pflanzenreich Beispiele dafür finden lassen (vgl. S. 81, 84, 87).

Für die Bebilderung wurden außer einigen Urbildern vor allem weniger gut erreichbare Abbildungen herangezogen (Quellenverzeichnis S. 132). Sowohl die für die ausgestorbenen Pflanzen reichlich gegebenen Bildversuche (Rekonstruktionen) als auch die Stammbaumentwürfe müssen stets als Wahrscheinlichkeitsdarstellungen aufgefaßt werden, die sich mit neuen Erkenntnissen jederzeit mehr oder weniger ändern können. Selbstverständlich lag es nicht im Rahmen dieser Arbeit, die Frage nach der Entstehung der ersten Pflanzen oder gar des Lebens zu behandeln. Es sollte lediglich an Hand der erdgeschichtlichen Überlieferungen und der heute erkennbaren wirksamen Kräfte und Lebenserscheinungen der Entwicklungsgeschichte oder Stammesgeschichte (= Phylogene) des Pflanzenreiches nachgespürt werden.

I. Beziehungen zwischen den Pflanzen unserer Gegenwart.

Ist es uns möglich, aus der Pflanzenwelt der Gegenwart mit ihrer ungeheuren Formenfülle und der so weitgehenden Verschiedenartigkeit der Lebensleistungen irgendwelche Erkenntnisse zu gewinnen, die uns erlauben, ihre durch Jahrtausende ablaufende Entwicklungsgeschichte zu enträtseln?

Wir wollen versuchen, uns die Beiträge dazu so zu verschaffen, daß wir zunächst einmal Ähnliches zusammenstellen und Ungleiches trennen. Damit stehen wir aber schon vor einer recht erheblichen Schwierigkeit. Nach welchen Gesichtspunkten soll eine solche Zusammenstellung erfolgen? Kann sie sich einfach nach

den größten äußeren Erscheinungen richten? Dann kämen wir nicht weiter als die Verfasser der frühesten deutschen Kräuterbücher. So hat z. B. Hieronymus Bock 1560 die ihm bekannten Pflanzen, — es waren 567 —, nach ihrer Wuchsform angeordnet: die ersten beiden Teile seines in Straßburg erschienenen Werkes handeln von den eigentlichen Kräutern, der dritte von den Sträuchern und Bäumen. Um für unsere Betrachtungen eine möglichst breite Plattform zu gewinnen, dürfen wir uns nicht auf einen — und damit einseitigen — Standpunkt festlegen. Wir müssen unsere Aufgabe von den verschiedensten Seiten her in Angriff nehmen.

1. Ähnliche Glieder in Pflanzengesellschaften.

Das Natürlichste dazu scheint zu sein, daß wir uns draußen im Lebensraum der Pflanzen umsehen und dabei einerseits nach Ähnlichkeiten, andererseits nach Verschiedenheiten in den frei entstandenen Pflanzengesellschaften suchen. Schon in unserer nächsten Umgebung finden wir eine bestimmte Ordnung in der Natur. Im Gebirge lassen sich Pflanzengesellschaften der Felsen mit den Ersbesiedlern von denen der Schutthalden oder der Gebirgswälder deutlich unterscheiden. Die Pflanzenformen, die hingegen das Wasser bewohnen, weisen — miteinander verglichen — ebenso deutliche Ähnlichkeit auf wie etwa die Besiedler des Flachmoores unter sich oder gar diejenigen des Hochmoores oder der Heide mit ihren zahlreichen Zwergformen und Einrichtungen gegen die austrocknenden Winde. Vielleicht noch deutlicher erscheint uns die weitgehende Übereinstimmung in Form und Leistung an den Mitgliedern der größeren pflanzengesellschaftlichen Einheiten, die wir bei einer Wanderung vom Pol zum Gleicher antreffen können. Da kommen wir aus der vegetationslosen Eiswüste in die Tundra mit ihren kleinen kältebeständigen Bodengewächsen, den Flechten, Moosen und den weit-

8 Beziehungen zwischen Pflanzen unserer Gegenwart

hin die Erde überziehenden Zwergsträuchern der Polarweide. Jenseits der Baumgrenze entwickelt sich dann der nordische Nadelwald, der in den gemäßigten Gebieten von einem ganz anderen Typus, dem sommergrünen Laubwald, abgelöst wird. Nun kann sich — wie um das Mittelmeer — die Gesellschaft der Hartlaubgehölze, auch immergrüne Laubhölzer genannt, anschließen. Südlich davor liegt dann ein Gürtel von wiederum ganz anderem Gepräge, die Steppe mit vorherrschendem Graswuchs. Lockergestellte Bäume, z. B. die Schirmakazien und Affenbrotbäume Afrikas, verändern den Steppencharakter zu dem der Baumsteppe oder Savanne und leiten bald durch dichteren Wuchs zu dem in sich geschlossenen, von außen her einheitlich erscheinenden tropischen Regenwald über.

Leicht könnte man verführt sein, irgendwelche stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Mitgliedern einer solchen einheitlich erscheinenden Pflanzengesellschaft anzunehmen. Untersuchen wir daraufhin einmal die Hartlaubpflanzen des Mittelmeergebietes. Als Beispiele seien genannt: der Ölbaum (*Olea europaea*) (Abb. 1), verschiedene Hartlaubeichen wie Steineiche (*Quercus Ilex*), Kermeseiche (*Quercus coccifera*) (Abb. 4) und Korkeiche (*Quercus Suber*), Oleander (*Nerium Oleander*), Lorbeer (*Laurus nobilis*), Myrte (*Myrtus communis*), Ziströschchen (verschiedene *Cistus*-Arten). Solche Hartlaubhölzer (= Sklerophyllen) — und nicht nur die genannten des Mittelmeergebietes, sondern auch die Süd- und Westaustraliens (Abb. 3, 6), Chiles, die meisten Hartlaubgehölze Kaliforniens (Abb. 2, 5) und viele des Kaplandes — stimmen in einer großen Reihe von Merkmalen überein, die auch dem flüchtigen Beobachter auffallen. Wir treffen dort keine hohen Wuchsformen, sondern niedrige, knorrige Bäume oder Sträucher an, die in dichten Beständen waldartige Gesellschaften bilden. Die nie übermäßig großen, ja meist ziemlich kleinen Blätter sind in der Regel langgestreckt, einfach und ganzrandig, ab und zu stachelrandig. Ihre

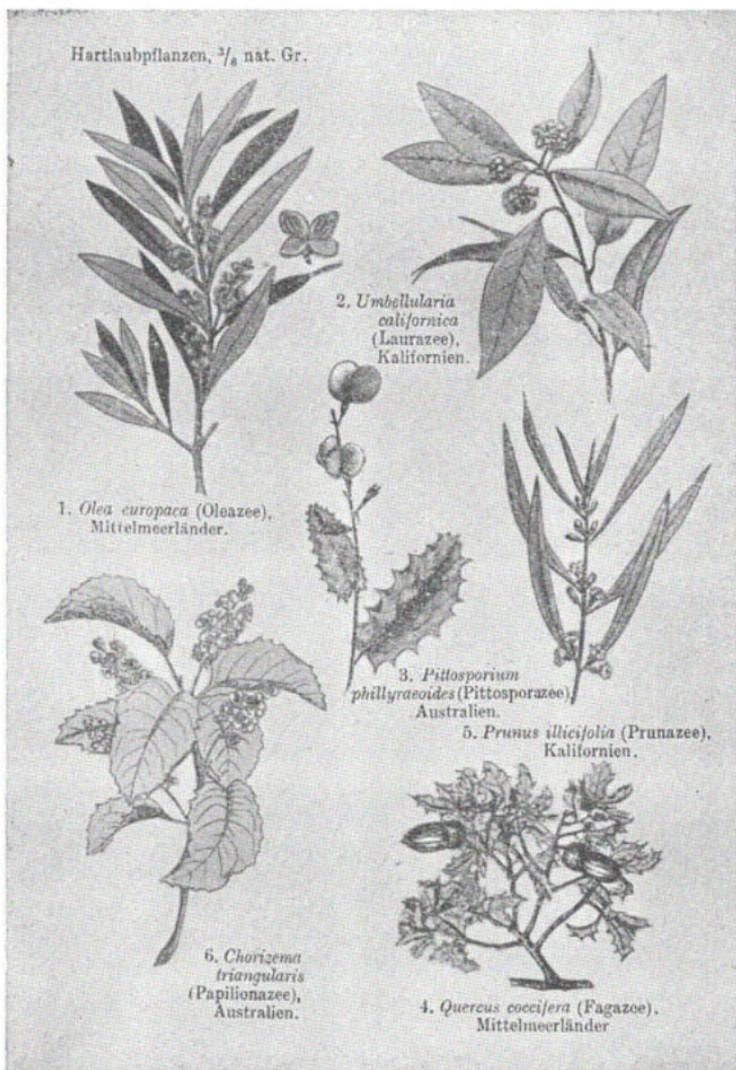


Abb. 1 – 6. Parallelgestaltung

10 Beziehungen zwischen Pflanzen unserer Gegenwart

Oberflächen entbehren der bei Gewächsen trockener Standorte so häufigen Haarfilze, sie sind aber auch nicht lackglänzend, oder nur in selteneren Fällen glanzglatt. Meist handelt es sich um bläulichgrüne, matte, oft mit Drüsenhaaren besetzte Blattflächen. Im Innern dieser Blätter fehlen durchweg wasserspeichernde Zellen, wie wir sie von den Fettpflanzen, den Sukkulenten, her kennen. Ebenso ist das Durchlüftungssystem durch geringe Ausbildung der Zwischenzellräume (= Interzellularen) nur schwach entwickelt. Dagegen bedingen sowohl die Dickwandigkeit sämtlicher Zellen und die häufige Ausbildung von Stein- und Faserewebe (= Sklerenchym), als auch die auffallend starke Entwicklung der Kutikula, also der die Oberhaut abschließenden wachsartigen Schicht, den festen, lederartigen Charakter der Blätter. Diese zwar oft so überraschende Ähnlichkeit reicht aber dennoch nicht aus, um zwischen den verschiedenen Pflanzenformen einer solchen Pflanzengesellschaft irgendwelche stammesgeschichtlichen Beziehungen annehmen zu dürfen. Schon in der Anordnung der Blätter am Stamm bestehen grundlegende Unterschiede. Während Ölbaum, Oleander und Myrte gegenständige Blätter besitzen, stehen diejenigen der Eichen und des Lorbeers in Spiralen, also wechselständig, um den Stamm. Erst recht verschieden sind die Blüten und die Früchte der genannten Pflanzen, sowohl in der Anzahl als auch in der Anordnung ihrer einzelnen Teile. Auch in entscheidenden Teilen ihrer Feingestaltung und in ihren Lebensäußerungen, also in ihrem physiologischen Verhalten, enthüllen sich so auffallende Unterschiede, daß man an eine stammesgeschichtliche Verwandtschaft nicht glauben kann.

Ebenso würde eine Untersuchung an den Gliedern irgendeiner anderen Pflanzengesellschaft ausfallen. Die untergetaucht lebenden Wasserpflanzen zeichnen sich durch eine Reihe gemeinsamer Merkmale aus: schlaffe, langgestreckte Stengel mit in der Mitte gelegenen Verstärkungs- und Leitungsstrang, zarte, dünnflächige und

darum durchsichtige Blätter aus nur wenigen Zellschichten, Fehlen von Spaltöffnungen. Andererseits besitzen diese submersen (lat. *sub* = unterhalb, lat. *mergere* = tauchen) Gewächse genug wesentliche Unterschiede, die ihre verschiedenartige Stammesgeschichtliche Herkunft erkennen lassen.

Überall im Pflanzenreich stoßen wir auf solche Parallelererscheinungen in der Entwicklung bestimmter Merkmale. Bei einigen Pflanzen aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen geht die äußere Ähnlichkeit sogar so weit, daß man die Formen bei flüchtiger Betrachtung glatt miteinander verwechseln kann. Sehr groß ist diese morphologische (gr. *morphe* = Gestalt) Übereinstimmung zwischen gewissen Arten der in Amerika beheimateten Kakteen und sukkulenten Formen afrikanischer Wolfsmilchgewächse (Euphorbiaceen). Merkwürdig ist dabei, daß sowohl die kugelförmigen als auch die säulenförmigen Doppelgänger besitzen. So hat der aus Paraguay stammende *Echinocactus Mihanovičii* (Abb. 9) eine verblüffende Ähnlichkeit mit *Euphorbia vauua* (Abb. 10) aus Südafrika. Aus der großen Reihe von Beispielen aus der Gruppe der Säulen- und Kandelaberformen sei hier nur der säulenförmige, jedenfalls aus Brasilien stammende *Cereus euphorbioides* (Abb. 7) der südafrikanischen *Euphorbia Beaumieriana* (Abb. 8) gegenübergestellt. Aber auch in anderen Pflanzengruppen kommen solche Doppelgänger vor. Zum Verwechseln ähnliche Gestalten finden wir z. B. unter den Kakteen, den Asklepiadazeen und den Kompositen: Die Komposite *Senecio stapeiaeformis* sieht einerseits Vertretern der südafrikanischen Gruppe *Stapelia* ähnlich, erinnert aber andererseits auch an gewisse Kakteen wie z. B. an *Cereus Spéggazzinii* aus Nordargentinien und Paraguay. Um noch ein Beispiel von einem ganz anderen Typ anzuführen, soll auf die eigenartige Ähnlichkeit zwischen der Asklepiadazee *Caraluma mamillaris* (Abb. 11) und der Komposite *Oihonna* (= *Senecio*) *Herrei* (Abb. 12) hingewiesen werden.

12 Beziehungen zwischen Pflanzen unserer Gegenwart

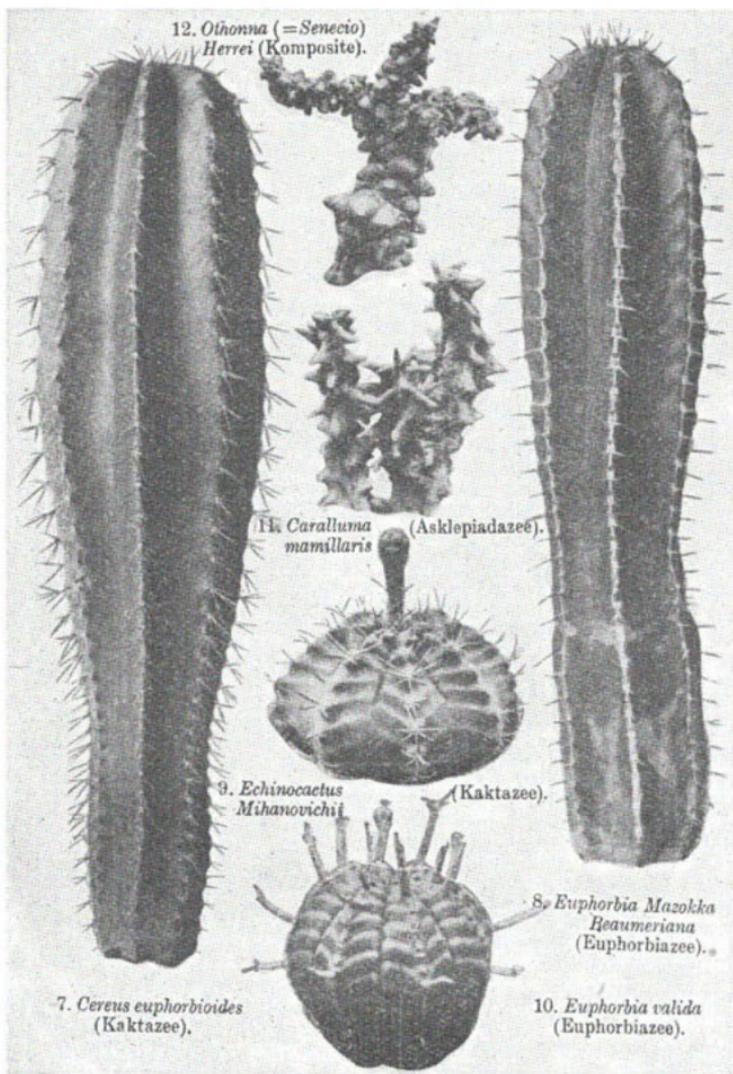


Abb. 7—12. Konvergenzgestaltung

Bei allen diesen Formen handelt es sich keineswegs um Stammesverwandtschaft. Und wenn wir bei der Einordnung dem trügerischen Äußeren der vegetativen Teile zum Opfer gefallen wären, dann müßten wir unseren Irrtum in dem Augenblick einsehen, in dem die Pflanze ihre Blüten zeigt. Abgesehen davon, daß auch eine nähere Beschäftigung mit ihrem Feinbau zu grundlegenden Unterschieden führen würde. Es handelt sich hierbei um eine Erscheinung, die man als *Konvergenz* bezeichnet, d. h. um eine Ähnlichwerdung von Merkmalen an Lebewesen aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen. Diese Befähigung, besondere und eigentümliche Merkmale auszugestalten, kann für den Lebenskampf solcher Wesen von Bedeutung werden. Wasserspeichernde Gewebe, die Ursache der Sukkulenzerscheinung, und Verkleinerung der wasserabgebenden Oberfläche, im Idealfall also Kugelform, lassen eine Entwicklung noch an Standorten zu, die wegen ihres Wassermangels oder unregelmäßiger Wasserzufuhr für andere Pflanzen einfach unbewohnbar sind. Kein Wunder, daß dann ähnliche Formen ähnliche Standorte bewohnen: die Kakteen die Wüstensteppen Amerikas; diejenigen Wolfsmilchgewächse, die die Fähigkeit zur selben Ausgestaltung in sich tragen, die klimatisch ähnlichen Gebiete Afrikas. Und aus dem gleichen Grunde finden sich im Mittelmeergebiet alle die Pflanzen zusammen, die vermöge ihrer Fähigkeiten sich am besten mit dem Klima der Mittelmeurländer abfinden. Ein idealer Typ hierfür ist das Hartlaubgehölz.

Andererseits ist auch verständlich, daß bestimmte Verwandtschaftsgruppen besonders viele ähnlich ausgestaltete und auch mit ähnlicher physiologischer Leistungsfähigkeit ausgestattete Formen hervorbringen vermögen. Solche Formen werden dann imstande sein, gleiche oder ähnliche Lebensräume zu besiedeln. So ist die Steppe die Landschaft der Gräser aus den verschiedensten Gattungen und Arten. Aber auch der Typ der

14 Beziehungen zwischen Pflanzen unserer Gegenwart

Zwiebelpflanzen ist für die Steppe geeignet, also finden wir dort ebenfalls eine ganze Reihe von Gewächsen, die imstande sind, Zwiebeln zu entwickeln wie z. B. recht viele Liliengewächse. Hier trifft es sich tatsächlich, daß wir gestaltlich ähnliche Arten aus derselben Pflanzengesellschaft als stammesgeschichtlich verwandt bezeichnen dürfen.

Aus unserer Betrachtung haben wir klar erkennen müssen, daß es uns nicht ohne weiteres möglich ist, aus dem unmittelbaren Vergleich der Glieder einer Pflanzengesellschaft, oder wie wir auch sagen könnten, einer Haushaltsgemeinschaft, für unsere entwicklungsgeschichtliche Untersuchung Nutzen zu ziehen. Aber eines haben wir dabei gelernt, und darum sei die Behandlung dieser Fragen mit Absicht vorausgestellt, nämlich, daß wir bei der Prüfung von Verwandtschaftsverhältnissen äußerst vorsichtig zu Werke gehen müssen, um nicht der Erscheinung der Konvergenz zum Opfer zu fallen. Wir werden später sehen, daß es außer morphologischer Konvergenz, wie wir sie vorhin kennengelernt haben, auch physiologische Konvergenz oder wenigstens Parallelerscheinungen gibt. Damit können sich aber unseren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ungeahnte Schwierigkeiten in den Weg stellen.

2. Gleiche Gestaltungspläne bei System-Gruppen.

Da die durch die Umwelt bedingte Ordnung nach Leistungsfähigkeit — um eine solche handelt es sich bei den Pflanzengesellschaften im wesentlichen — uns unserem Ziele, nämlich der Erkenntnis entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhänge, nicht näherbringen kann, sind wir gezwungen, nach anderen Ordnungsprinzipien zu suchen. Dabei stoßen wir auf ein seit langem geübtes und auch bewährtes Verfahren, nämlich auf die Zusammenstellung von Lebensformen auf Grund

ihrer ähnlichen Gestaltungspläne¹⁾. Es gehört hier nicht zu unserer Aufgabe, den Begriff des Gestaltungsplanes etwa als einer *a priori* bestehenden Idee oder als einer auf Grund von inneren und äußeren Kräften sich nachträglich herausgebildeten Erscheinung, die in der Stammesentwicklung nach einer Art Trägheitsgesetz weiterschwingt, zu untersuchen. Wir wollen zunächst so schlicht wie das einem unvoreingenommen denkenden und mit dem Kosmos verbundenen Menschen noch irgend möglich ist, unmittelbar Stoff sammeln für unsere vorgelegte Frage. Und da sei unter Gestaltungsplan verstanden: die immer wiederkehrende Ordnung nach Zahl und Stellung der Organe oder Organteile. Solche Gestaltungspläne entdecken wir sowohl für die gesamte Pflanze als auch für ihre einzelnen Teile. Besonders auffallend und ausgeprägt offenbaren sie sich uns in den Blüten, die vor allen anderen Organen immer wieder den Systematikern ihre Arbeit ermöglichten. So gründete sich zunächst — und bis vor etwa 70 Jahren ausschließlich — die Einteilung der Pflanzen und die Aufstellung eines Pflanzensystems auf den morphologischen Vergleich. Ein solches System hat zunächst mit stammesgeschichtlichen Erwägungen gar nichts zu tun. Es dient lediglich einer von uns aus ordnenden Schau, einer Übersicht über die schier unfaßbare und darum verwirrende Vielheit der Formen. Wieder rückwirkend gestattet ein solches System nachträglich die Bestimmung in ihm aufgeführter Pflanzen. Es wird dann — in zweckentsprechender Umarbeitung — zur

¹⁾ Das Wort „Bauplan“ sollte ebenso vermieden werden wie das Wort „Baustein“ als bildhafter Ausdruck für Zelle. Ein Lebewesen baut nicht wie der Maurer mit Steinen, indem es Zelle mit Zelle verbindet (von pseudo(l)parenchymatischen Geweben abgesehen), sondern gestaltet aus der befruchteten Eizelle (= Zygote), oder aus der Spore heraus. Die Zelle ist entweder Gestaltungs(= Entwicklungs)Quelle (Bildungszelle) oder Entwicklungsergebnis (Dauerzellen). Das Bild von Bausteinen ist hier falsch und für die Erfassung der Lebensvorgänge irreführend. Auch für die Erfassung der Entwicklungsgeschichte des Einzel-Lebewesens (= Ontogenese) muß an die Stelle des synthetischen Denkens das genetische Denken treten.