

## OM PLANTEÆGGETS SYSTEMATISKE BETYDNING

FORELAGT I MØDET DEN 23. JANUAR 1914

AF

EUG. WARMING

Opfordret til at give et Bidrag til det »Mindeskrift for Japetus Steenstrup«, som om kort Tid vil foreligge færdigtrykt, besluttede jeg mig til at udføre nogle Undersøgelser og nedskrive nogle Bemærkninger om Planteæggets systematiske Betydning, og dette Arbejde foreligger nu: »Observations sur la valeur systématique de l'ovule«. Idet jeg forelægger det for Selskabet, vil jeg tillade mig at give en kort Oversigt dels over dets Forbindelse med mine tidligere Arbejder og dels over de ledende Tanker i det.

I de sidste tyve—tredive Aar har jeg navnlig syslet med Planternes Økologi, d. e. Samfundslære og Tilpasning til Kaa-rene, en Studieretning, som jeg er bleven ført ind paa ved mit næsten treaarige Ophold hos Selskabets mangeaarige Medlem, Dr. P. W. Lund i det indre Brasilien, hvor Naturen og Plantevæksten er saa vidt forskellig fra vor danske. Ikke blot fremgik min 1892 i Selskabets Skrifter trykte Afhandling »Lagoa Santa. Et Bidrag til den biologiske Plantegeografi« som det umiddelbare Resultat af dette Ophold, men hertil slutter sig min Afhandling »Om Grønlands Vegetation«, 1888, i det 12. Bind af »Meddelelser om Grønland«, min Bog »Plantesamfund, Grundtræk af den økologiske Plantegeografi«, 1895, der er oversat paa flere Sprog, og min »Dansk Plante-

vækst<sup>α</sup>, af hvilket Værk der hidtil (1906—1909) er udkommet to Bind, foruden flere mindre Afhandlinger i forskellige Tidsskrifter. Men til denne næsten fireaarige Ungdomsrejse til Brasilien er ogsaa mine fleste andre botaniske Studier mere eller mindre tydelig knyttede. Det gaar jo vel saaledes i de fleste Tilfælde, at der er en Traad, der binder en Mands videnskabelige Arbejder sammen og fører ham fra det ene til det andet, selv om denne Traad i mange Tilfælde er usynlig for alle andre end Forfatteren selv.

Saaledes ogsaa med nærværende Arbejde, og hvis det forekommer Selskabet, at jeg ved nu at publicere et Arbejde om Planteæggets systematiske Betydning har gjort Brud med min Fortid, er dette ikke saaledes, hvad jeg gerne vil have Lov til kortelig at gøre Rede for.

Saa snart jeg i Efteraaret 1866 var kommen hjem fra Brasilien, og endnu før jeg havde faaet min Magisterkonferens, tog jeg fat paa Bearbejdelsen af mine hjembragte Samlinger. I Løbet af ca. 25 Aar blev Planterne bestemte dels af mig selv, dels af nogle og halvtredsindstyve andre Botanikere, de allerfleste udenlandske, af danske kun Prof. O. G. Petersen, Prof. Raunkjær og Museumsinspektør Kiærskou. Det traf sig da saaledes, at den første Familie, som jeg selv bearbejdede, var Cordiaceernes, der kortelig kan betegnes som tropiske, mest træ- og buskagtige Repræsentanter for vor Rubladfamilie. Her fandt jeg og kom jeg ind paa Forklaringen af nogle ejendommelige Greningsforhold, og til Sammenligning drog jeg nogle andre Planter med ind i Undersøgelsen. Resultatet heraf blev en lille Afhandling (1869).

For Aaret 1870 udsatte Videnskabernes Selskab en Prisopgave, stillet af Prof. Ørsted, om Knopdannelse og Forgrening, særlig om Knopdannelse ved Kløvning af Vækstspidsen og om Vortemælkens Blomsterstand m. m. Skønt intet blev sagt til mig derom, antager jeg, at denne Opgave blev stillet med et vist Hensyn til, at jeg netop havde pub-

liceret Undersøgelser over Grendannelse, og i al Fald følte jeg mig tilskyndet til at tage den op. Efter et Studieophold hos Hanstein i Bonn for at gøre mig bekendt med nyere histologiske Undersøgelsesmetoder besvarede jeg Opgaven. Afhandlingen tryktes i 1872, udstyret med 11 Tavler, i Selskabets Skrifter.

Ved denne Undersøgelse var jeg kommen til ogsaa at se paa Udviklingen af Støvdragerne og Æggene hos Vortemælk og nogle faa andre Planter, og jeg blev opmærksom paa, at Støvsækkene og Ægkroppene udvikles histologisk paa ganske parallel Maade efter en og samme Plan med den Forskel, at den Udvikling, der i Støvknappene fører til Dannelsen af fire Støvsække med en meget stor Mængde Støvkorn, den fører hos Æggene kun til Dannelsen af et meget mindre Organ, Ægkroppen, og Tallet af de dannede sexuelle Celler bliver her ved Fejlslagninger reduceret til en eneste, Kimsækken. Man var jo nu allerede ved Hofmeisters fremragende Undersøgelser paa det rene med, at Støvkornene er homologe med Mikrosporerne (de hanlige Forplantningsceller) hos Bregner og Ulvefødder, og Kimsækken homolog med Makro- eller Megasporen (den hunlige Forplantningscelle) i Megasporangierne hos de nævnte Planter. Det var en Række glimrende Undersøgelser, der en halv Snes Aar før Darwins »Origin of Species« bragte os Erkendelsen af Slægtskabsforholdet mellem Sporeplanter og Blomsterplanter og af, at her var et virkeligt Sammenhæng; Mosser, Bregner, Padderokker, Ulvefødder, Nøgenfrøede og Dækfrøede knyttedes sammen i een Kæde. Det laa snublende nær at antage en virkelig genetisk Forbindelse. Men denne Overensstemmelse i den første Udvikling af Støvsække (Mikrosporangier) og Ægkroppe (Megasporangier) hos Blomsterplanterne, som jeg var bleven opmærksom paa, var ukendt, og jeg besluttede at forfølge Sagen paa et mere omfattende Materiale end i den nævnte Afhandling, i hvilken jeg kun egentlig lejligheds-

vis gjorde opmærksom paa Forholdet gennem en Række Figurer paa Tavle 9, 10 og 11.

Iøvrigt vil jeg til Bedømmelse af dette Arbejde gøre opmærksom paa, at Botaniken hos os den Gang endnu stod i Floristikens og den formelle Morfologis Tegn; Opgaven selv og min Behandling af den vidner derom. Darwins Navn var ikke naaet til os i Lagoa Santa, saa vidt jeg mindes, og var lidet kendt blandt de yngre Naturhistorikere her hjemme, om end Tidsskr. for popul. Fremstillinger af Naturvidenskabens allerede 1863 havde givet et meget fyldigt Referat af hans 1859 publicerede Bog. Universitetets Naturhistorikere stillede sig i det hele køligt overfor den nye Lære. J. P. Jacobsens Oversættelse af »Origin of Species« udkom først 1872.

I de nærmest følgende Aar publicerede jeg da følgende Undersøgelser. Først 1873 en Afhandling om Støvdragerne i Hansteins Tidsskrift, »Über Pollenbildende Kaulome und Phyllome«; derpaa i 1878 et Arbejde om Æggene hos de dækfrøede Blomsterplanter, »De l'ovule«, i Annales des sciences naturelles paa Grundlag af Undersøgelser af omtrent 125 Arter, og i 1877 og 1879 i Videnskabernes Selskabs Oversigt to Afhandlinger om Cycadeerne, hvor baade Støvdrager og Æg omtales.

Hvad jeg havde set og afbildet 1872 fandt jeg bekræftet paa et stort Materiale af de forskelligste Blomsterplanter. Jeg kunde da 1878 udtale: L'anthère des Angiospermes est au nucelle comme le microsporange est au macrosporange. Dans les deux cas il se forme de la même manière un certain nombre de cellules-filles sous-épidermiques du premier ordre, qu'on peut considérer comme homologues et qui deviennent toutes »potentialiter« les cellules-mères primordiales de cellules sexuées. Dans l'anthère comme dans le microsporange, toutes se développent; dans le nucelle comme dans le macrosporange, une seule se différencie des autres. »Le nucelle est un organe homologue du sporange des Cryptogames vasculaires«

Det var naturligt, at jeg ogsaa i Ægget søgte efter de Tetradedelinger, som foregaar i Støvkornenes Moderceller, naar de enkelte Støvkorn dannes. Her kom jeg ligesom Julien Vesque, der fortsatte mine Undersøgelser, paa Vildspor, men det vil føre for vidt her at omtale dette nærmere, samt hvem der har Fortjenesten af i Aarenes Løb at have oplyst om de her foregaaende Celledelinger — vanskelige og tidsrøvende Undersøgelser, der fortsættes ivrig den Dag i Dag.

Ved mine Undersøgelser af Æggene af saa mange Arter fra Blomsterplanternes forskelligste Omraader maatte jeg paa naturlig Maade komme til at bemærke de ret store Forskelligheder i Bygning, der er mellem de forskellige Familiers Æg. Paa Grundlag af mine egne Undersøgelser og hvad der forelaa i Literaturen, opstillede jeg da 3 forskellige Typer af Æg: 1) De Nøgenfrøedes, d. e. Naaletræernes og Cycadeernes Æg, og indenfor de Dækfrøede: 2) den dichlamyde eller med »to Kapper« og stor Krop udstyrede Type, og 3) den monochlamyde eller »enkappede« med en ubetydelig Krop udstyrede Type. Det var endvidere tydeligt, at disse tre Typer i det store hele svarer til store Afdelinger af Blomsterplanter. De Nøgenfrøedes staar som noget ganske isoleret, der kun findes hos dem. Den dichlamyde Type findes hos saa at sige alle Enkimbladede og de fleste Familier af Underklassen Frikronbladede blandt de Tokimbladede, medens den monochlamyde findes hos næsten alle til Underklassen Helkronede henførte Familier. Jeg foresatte mig at gaa nærmere ind paa Æggets systematiske Betydning hos Blomsterplanterne, og jeg skrev: »J'espère pouvoir publier un jour un aperçu plus exact, plus sûr et plus détaillé«. Siden den Tid er der gaaet 35 Aar; jeg kom ind paa andre Arbejder, navnlig økologiske, og fik en stor Embedsgerning; Opgaven blev for mit Vedkommende liggende; det er da naturligvis gaaet saaledes, at andre har taget denne Opgave op, navnlig Frankrigs første Botaniker, Van Tieghem, som endog

ligefrem har baseret sin nye systematiske Ordning af Blomsterplanterne først og fremmest paa Forskelligheder i Æggenes Bygning. Tyve Aar efter mig (1898) citerede han i et af sine mange Arbejder følgende Ord af mig, som jeg havde skrevet i »De l'ovule«: »Dans les ouvrages systématiques les ovules sont, ou bien très superficiellement décrits, ou même inexactement figurées«, og han tilføjede: »et aujourd'hui, après vingt ans écoulés, les choses en sont encore à peu près au même état«; han sluttede: »Répétons en terminant qu'il reste encore beaucoup de progrès à faire dans cette voie«.

I de mange Aar, der er forløbne siden mit Arbejde »De l'ovule« udkom, har jeg stadig haft den Opgave for Øje, som foresvævede mig i 1878, og jeg har stadig indsamlet og gemt i Sprit Materiale til dens Løsning, hvor jeg kom hen, i vor botaniske Have, i Kew gardens, i Vestindien osv., og jeg har faaet et stort Materiale sendt, f. Eks. fra Java fra Cand. Hjalmar Jensen, hvem jeg skylder megen Tak for hans Beredvillighed. Jeg forudser, at Tiden løber fra mig, og kun spredte systematiske Undersøgelser vil jeg maaske selv endnu kunne komme til at udføre. Jeg haaber, at efter mig en yngre dansk Botaniker vil benytte dette Materiale. Men da der nu tilbød sig en Lejlighed til at udføre nogle Undersøgelser til Indførelse i det nævnte Mindeskrift, kom jeg tilbage til denne gamle Ungdomskærlighed, der altsaa gennem de Traade, som jeg her har peget paa, ogsaa hænger sammen med Lagoa Santa.

Linné har sagt: »Systema naturale finis est et erit botanices«. Hvis dette gjaldt i det 18de Aarhundrede, gælder det i endnu højere Grad i det 20de. Systemet maa efter Nutidens Opfattelse være Udtryk for Organismernes Fylogese, d. e. deres Nedstamning, og til at klare denne maa alle Botanikens Discipliner tages i Brug. Spørgsmaalet om Planteæggets systematiske Betydning bliver Spørgsmaalet om

selve Æggets og de forskellige Ægformers Nedstamning og om den Rolle, som Ægget kan spille til Oplysning om Slægternes, Familiernes, Ordenernes og højere systematiske Enheders Nedstamning eller indbyrdes kødelige Slægtskab.

I den foreliggende Afhandling tager jeg nogle af disse Spørgsmaal op til Undersøgelse. Først berører jeg Spørgsmaalet om den i Kimsækkens Indre foregaaende Udvikling. Besvarelsen heraf fordrer særdeles vanskelige og tidsrøvende cytologiske Undersøgelser, og her har jeg ingen selvstændige, men kommer efter Literaturen til det Resultat, at de fra det almindelige Skema afvigende, atypiske Tilfælde ikke har bragt os vidt i fylogenetisk Forstaaelse.

Dernæst: Spørgsmaalet om Dannelsen af flere Kimsække i et Æg. Rent teoretisk set maa Anlæggelsen af flere Kimsække betragtes som et mere oprindeligt Standpunkt, minde om Dannelsen af de mange Moderceller for Støvkorn, der anlægges i Støvknapperne, og i Virkeligheden synes det at være saadanne lavt udviklede eller oprindelige Typer som Rakletræerne, Valnødfamilien, Ranunkelfamilien o. a. kronløse eller frikronbladede Familier, hos hvilke de forekommer. Men her maa mange flere Undersøgelser til, før man kan tale med større Sikkerhed.

Jeg gør dernæst opmærksom paa de Forskelligheder i Æggenes Stilling i Frugtknuden, som Professor Agardh i i Lund 1858 havde paaapeget, dannet Navne for og benyttet systematisk, men som ikke benyttes tilstrækkelig, og som er konfunderede af en Del tyske Systematikere; jeg benytter dem til at paapege en lille sydamerikansk Families formentlige Plads.

Mere Interesse har dog for mig Spørgsmaalet om den systematiske Betydning af de forskellige Typer af Æg, som jeg allerede 1878 havde syslet med. Spørgsmaalet er her tydeligere fylogenetisk: hvilke Typer er de ældste? hvorledes

er Æggenes Udvikling fra den ene Type til den anden gaaet for sig?

Om den første af de nævnte Typer, de Nøgenfrøedes eller Naaletræernes og Cycadeernes Æg kan der ingen Tvivl være: det er den ældste Type, ligesom disse Planter er de ældste Frøplanter, der allerede eksisterede i Jordens Oldtid, medens de Dækfrøede først træder frem sidst i Jordens Middelalder. Paa flere højst mærkelige Maader, som her maa forbigaaes, viser Æggene, at de Nøgenfrøede er den Klasse af Blomsterplanterne, der staar Bregnerne nærmest og rimeligvis stammer ned fra uddøde, nær Bregnerne staaende Typer. Deres Æg er ret (atropt), har en tyk Krop (nucellus) og én tyk Kappe (Integument), der mere eller mindre er forenet med Kroppen.

Jeg har i denne Afhandling anvendt nogle fra de højere Sporeplanter hentede Benævnelser; om det vil finde Billigelse, maa Tiden vise. Hos Karsporeplanterne er der to Typer af Sporehus; hos de eusporangiate er det en hel Gruppe af Celler, der ved deres Delinger opbygger Sporehusene, og disse bliver mere solide, idet Væggen kommer til at bestaa af flere Cellelag. Hos Bregnerne er disse de geologisk ældste. Hos de leptosporangiate Bregner fremgaar Sporehuset kun af en enkelt Overhudcelle, og dets Væg er kun dannet af ét Cellelag. Disse Bregner, hvortil Hovedmassen af nulevende hører, er fylogenetisk de yngste.

Jeg mener, at man ogsaa maa kunne anvende disse Navne — eusporangiat og leptosporangiat — paa Æggene, og de Nøgenfrøedes bliver da eusporangiate i god Overensstemmelse med, at de er de ældste, og enkappede (monochlamyde).

Hos de Dækfrøede findes en noget lignende eusporangiat enkappet Ægtype, forøvrigt meget forskellig fra de Nøgenfrøedes, og den findes hos visse Familier, der af andre Grunde betragtes som lavtstaaende, d. e. gamle Typer, f. Eks. Valnød, Pors, Birk, Hassel, Pil o. fl. Hos de fleste af disse er

Æggene anatrope, hos nogle faa — vel de ældste — atrope. Tillige findes her ofte Chalazogami. Om disse Typer har nogen genetisk Sammenhæng med de Nøgenfrøede, og hvorledes, vides endnu ikke.

Hos den 3die Ægtype har vi ogsaa en mægtig Krop, men to tynde Kapper. Det er den Type, som hersker hos saa at sige alle Enkimbladede og hos de fleste Frikronbladede, altsaa mere oprindelige Tokimbladede. Om dens Fylogenese kan endnu intet siges; om den nedstammer fra ældre enkappede Typer eller om der har eksisteret tokappede Typer lige fra det Tidspunkt, da ægte Æg overhovedet dannede sig, ved vi slet intet om. Vi har jo desværre endnu ikke engang faaet Rede paa, om Kappedannelsen hos Æggene virkelig er homolog med Sløret hos Bregnerne eller om det er en uafhængig Nydannelse.

Den 4de Type har en ubetydelig Krop, ofte kun dannet af en Række Celler foruden Overhud, men har endnu to Kapper. Hertil hører kun nogle faa Familier, saasom bl. a. Primulaceerne, hos hvilke sambladet Krone er typisk. Denne Type maa da benævnes tokappet leptosporangiat. Det leptosporangiate maa opfattes som en Reduktion af Sporehuset, d. e. Ægkærnen, ligesom det leptosporangiate Sporehus hos Karsporeplanterne er en reduceret, yngre Type.

Den 5te og sidste Type omfatter næsten alle andre Familier, som nu regnes til den store Underklasse, de Helkronede, og findes desuden hist og her hos de Frikronbladede. Ægkroppen er ubetydelig, og Ægkappen er enkelt, men meget tyk. Ægmunden bliver derfor meget lang og snæver. Denne Type er altsaa enkappet leptosporangiat. Denne Ægform betragtede jeg allerede 1878 som en reduceret Type, fremgaaet ved en tilbageskreden Udvikning af en oprindelig tokappet eusporangiat, og saaledes betragter jeg den fremdeles. Men der kan endnu ikke føres noget Bevis derfor, det er en Arbejdshypothese. Denne Ægform er af en foreløbig

uforklarlig Grund fortrinsvis sammenknyttet med en sambladet Krone. Ogsaa denne Kronform er jo aabenbart en fremskreden Type, fremgaaet af frikronbladede Typer. I disse to Henseender er der altsaa samtidig Fremskridt: Sambladet Krone og alt hvad dermed er forbundet følges med et i Kropbygning reduceret Æg med kun én, men tyk Kappe. Men der eksisterer altsaa ogsaa nogle Frikronbladede med denne Ægform, f. Eks. Skærmpplanternes store Familie o. fl. Til at klare alle disse Gaader maa der i hvert Fald fordres en lang Række komparative Ægundersøgelser i Forbindelse med systematiske Studier i det hele.

Det er i Nutiden en af flere fremragende Systematikere udtalt Anskuelse, at den meget gamle og nemme Inddeling af de Tokimbladede i Frikronbladede og Helkronede er unaturlig; de Helkronedes Underklasse er utvivlsomt ikke en fylogenetisk Enhed, men dens Ordener slutter sig i Henseende til virkeligt Slægtskab til frikronbladede Ordener, som hvis Endeled de da maa komme til at staa. Endnu er vi meget langt fra at kunne se klart i denne Sag, og Tiden er vistnok ikke kommen til at opløse de Tokimbladede i en Række Alliancer eller Udviklingslinier og fordele de Helkronede i disse, saaledes at flere maaske begynder med kronløse frikronbladede Familier, hvis Æg er tokappede eusporangiate, og ender med helkronede Familier, hvis Æg er enkappede leptosporangiate som de højeste Typer. Men ved saadanne Undersøgelser maa da Æggets Bygning nødvendigvis komme til at spille en langt større Rolle end Nutidens fleste Systematikere har tildelt det. Omfattende komparative Studier af Æggets Bygning bliver en Nødvendighed; selv har jeg i det foreliggende Arbejde omtalt en Række Familier, som man efter deres Ægbygning vistnok maa tildele en anden Plads end den nu sædvanlige.

To Spørgsmaal, som nødvendigvis paatrænger sig, er, 1) hvorledes da et tokappet eusporangiat Æg kan tænkes at

udvikle sig til et enkappet leptosporangiat, og 2) hvilke Kræfter der sætter denne Udvikling i Gang.

Hvad Spørgsmaalet om, hvorledes Udviklingen kan tænkes at være gaaet for sig, angaar, peger jeg paa to Muligheder; den ene er, at af de to Kapper kan den ene simpelthen blive undertrykket, slaa fejl, og jeg giver Eksempler paa, at dette virkelig maa antages at forekomme. Den anden er, at de to Kapper smelter sammen til én tyk, og ogsaa herpaa anfører jeg formentlige Eksempler.

Det andst Spørgsmaal: hvad det er for Faktorer, der behersker den Udvikling af Æggene, som ganske utvivlsomt har fundet Sted, og som dels har ført til Dannelse af én Kappe med to som Udgangspunkt, dels til Reduktion af den tykke Ægkrop til en ubetydelig, kan vi endnu mindre besvare. Jeg finder hovedsagelig tre Udviklingshypotheser at henvise til. Den ene er Darwins Selektionslære. Efter denne forandrer Arterne, in casu Æggene, sig af ukendte Aarsager, og af de forskellige Ændringer udvælger Naturen dem, der er de nyttigste. Men her foreligger intet om, at den ene Ægtype er nyttigere end den anden. Vi finder jo tværtimod f. Eks. indenfor de mangfoldige Tusinder af Arter, der henføres til de Helkronede, alle mulige Livsformer og alle mulige Kaar — Vedplanter og Urter, Vandplanter og Landplanter, alle mulige Frøspredningsmaader, hvad der er af særlig Vigtighed, stor Variation i Bestøvningsmaaden, om end overvejende Insektbestøvning, Undersædighed og Oversædighed, men alle Vegne den selv samme Ægtype. Ligesaa med de Frikronbladede; de forskellige Ægtyper ses ikke tydelig knyttede til nyttige Forskelligheder eller til Kaarene.

Den anden Hypothese er den Ny-Lamarck'ske. Efter den kommer Ændringerne, fordi Kaarene ændrer sig og Organismerne tilpasses til dem. Men naar der ingen som helst Forbindelse kan paavises mellem Formerne og Kaarene, falder ogsaa denne Hypothese bort. Æggene ligger jo over-

hovedet saa skjult og saa unddraget Yderverdenens Paavirkninger, at jeg ikke forstaar, hvorledes disse skulde faa Betydning. Heller ikke for Ændring i Korrelation med andre Ændringer ser jeg nogen Mulighed; hvis det alene var helkronede Planter, der havde enkappede leptosporangiate Æg, kunde man tænke paa en saadan, omend endnu ganske uforklaret, Samændring, men saaledes er det jo ikke; f. Eks. Skærmpلانternes typisk frikronbladede Familie har Æg som de typiske helkronede.

Som den tredie Udviklingshypothese maa jeg da nævne Orthogenesen. Orthogenetikerne antager, at der findes Tilfælde, hvor Systemets Enheder af indre Aarsager udvikler sig videre i bestemt Retning, — ganske som hvert Individ af Dyr og af Plante under sin Udvikling fra mikroskopisk, kuglerund Ægcelle udvikler sig videre, Skridt for Skridt ad en for hver Art lovbunden Vej til de for hver enkelt gældende Former. Jeg kan ikke se andet, end at Æggenes Udvikling fra lavere til højere Trin maa foregaa orthogenetisk paa Grund af en indre Udviklingsdrift, der fører dem fremad fra den ene Form til den anden indenfor de enkelte Grene af det naturlige Systems store, mangedreede Træ.

---