

Herbarmateriales, und aus den Gärten scheint die Pflanze ihrer schwierigen Kultur wegen wieder verschwunden zu sein<sup>1)</sup>.

Die andere Art der Verwachsung, die Konkaleszenz, ist in der Familie noch seltener, und ist mir zur Zeit mit Sicherheit nur von drei Arten aus verschiedenen Gattungen und Gruppen bekannt.

Eine zu den *Thelypodiacae-Cremolobinae* gehörige Pflanze, *Menonvillea linearis* DC., ein steif aufrechtes, etwa anderthalb Fuß hohes Kraut aus Chile<sup>2)</sup>, zeigt in der terminalen, vielblütigen lockeren Traube regressive Konkaleszenz; die untersten Blüten verwachsen auf mehrere Millimeter mit der Abstammungsachse.

*Eunonia cordata* DC., zu den *Sinapeae-Cochleariinae* gehörig<sup>3)</sup>, hat ebenfalls extraaxilläre Blüten, deren Stellung in diesem Sinne zu deuten ist.

In der vegetativen Region ist Konkaleszenz öfters bei der früher häufig in botanischen Gärten kultivierten *Succowia balearica* DC. zu beobachten.

Die in der Gattung *Malcolmia* beobachteten Verwachsungen sind keineswegs auf diese beschränkt, sondern, wie schon hier mitgeteilt sein mag, bei einer Reihe anderer Genera, wie *Carrichtera* Ad., *Goldbachia* DC., *Guiraoa* Coss., *Morettia* DC., *Orychophragmus* Bge., *Physorrhynchus* Hook., *Tetracme* Bge. u. a., besonders schön aber in der Gattung *Schimpera* Hochst. et Steud. zu konstatieren, worüber an anderer Stelle näheres mitgeteilt werden wird.

## Der Ursprung der Angiospermen.

Von E. A. N. Arber und J. Parkin (Trinity College, Cambridge).

(Mit 4 Textfiguren.)

Autorisierte Übersetzung aus dem Englischen von Dr. Otto Porsch (Wien).

(Schluß.<sup>4)</sup>)

### Die Hemiangiospermen.

Nach unserer Ansicht stammen die tertiären und rezenten Angiospermen direkt von einer Gruppe mesozoischer Pflanzen ab, auf die wir den neuen Namen Hemiangiospermen anwenden. Diese Gruppe ist gegenwärtig vollständig hypothetisch. Wir wissen nichts über die Fruktifikation irgend eines Vertreters derselben, aber wir glauben,

<sup>1)</sup> Außer durch den Petersburger Garten kam die Pflanze durch den Hortus Aurelianus (Max Leichtlin) in Baden-Baden in Verkehr, von dem sie 1897 München erhielt; doch konnte sie dem dortigen Klima nicht standhalten und ging ein ohne geblüht zu haben.

<sup>2)</sup> Chile borealis; in montibus graminosis „Los Chorillos“ versus Concepcion. Sept. 1827, leg. Poeppig, nr. 224. Die Gattung gehört nach Prantl zu den *Thelypodiacae-Cremolobinae*, nach Baillon zu den *Thlaspidaceae-Lepidinae*.

<sup>3)</sup> Th. Kotschy, Iter syriacum, nr. 292; In Antilibano... ad cedretum in margine fructibusegetum (sic!) frequens, alt. 5800'. Das der Gattung *Aethionema* sehr nahestehende Genus gehört nach Bentham und Hooker fil. zu den *Lepidinae*, ebenso nach Baillon zu den *Thlaspidaceae-Lepidinae*.

<sup>4)</sup> Vergl. Jahrg. 1908, Nr. 4, S. 183.

daß ihr Zapfen dem Proanthostrobilus der Bennettiten so nahe stand, daß der letztere, wenn auch von der direkten Abstammungslinie etwas entfernt, deutlich den Strobilustypus darstellt, welcher zum Euanthostrobilus oder der Blüte der Angiospermen führte. Dieser Konus (Fig. 4), ähnlich dem der nahe verwandten Bennettiten<sup>1)</sup>, war ein Anthostrobilus von proanthostrobilatem Typus. Er war auch im wesentlichen eine Gymnospermenfruktifikation, wobei das Sammeln des Pollens von der Samenanlage selbst besorgt wurde. Sowohl in der Kombination der Mega- und Mikrosporophylle, einem den Zapfen dieser Abstammungslinie eigenen Merkmale, als in dem Besitze eines primitiven Perianths stimmte derselbe jedoch einerseits mit der typischen Blüte der Angiospermen, andererseits mit dem Zapfen der Bennettiten überein. Er unterschied sich von dem Strobilus der Bennettiten dadurch, daß die Megasporangien an den Rändern der Fruchtblätter, der Homologa der Interseminalschuppen saßen, welche voneinander getrennt und nicht an der Spitze vereinigt waren. Auch die Mikrosporophylle waren spiralig angeordnet und vielleicht mehr reduziert als jene der andern Gruppe. Ein derartiger Zapfen wäre vollständig angiosperm, würde nicht die Aufgabe des Pollensammelns noch von der Samenanlage geleistet und fehlte nicht die präzise Form des Mikrosporophylls, welche wir als Stamen bezeichnen. Die allgemeine Gestalt der Megasporophylle stünde jener der rezenten Gattung *Cycas* viel näher als den entsprechenden Bildungen, welche die bekannten Bennettiten darbieten. Daß diese Annahme natürlich ist, kann aus der bekannten Ältertümlichkeit und dem häufigen Vorkommen eines derartigen Megasporophylltypus in alten Schichten gefolgert werden<sup>2)</sup>.

Die Tatsache, daß ein derartiger Konus gegenwärtig vollständig unbekannt zu sein scheint, braucht der Theorie nicht zu widersprechen, wenn wir uns vor Augen halten, daß die bis jetzt entdeckte Gesamtzahl mesozoischer Fruktifikationen aus der Verwandtschaft der Gymnospermen äußerst gering ist, wie Wieland an den oben zitierten Stellen ausdrücklich betont hat.

Man könnte fragen, warum wir nicht Saportas<sup>3)</sup> Ausdruck Proangiospermen angenommen haben, wenn überhaupt ein Bedürfnis nach einer derartigen Benennung besteht. Wir möchten jedoch daran erinnern, daß man diese Bezeichnung Fossilien gab, welche als ursprüngliche Angiospermen betrachtet wurden mit einer Kombination von Charakteren, die sowohl Dikotylen als Monokotylen gemeinsam sind, während die in Rede stehenden hypothetischen Formen die Vorfahren dieser ursprünglichen Angiospermen und selbst Gymnospermen waren. Ferner können wir nach den neuen Untersuchungen Wielands nicht zugeben, daß die Bennettiten zu den Proangiospermen Saportas in Beziehung ge-

<sup>1)</sup> Hallier (1901<sup>1)</sup>, p. 106, (1905), p. 154.

<sup>2)</sup> Solms-Laubach (1891), p. 86.

<sup>3)</sup> Saporta und Marion (1885), vol. I, p. 220 und 222.

bracht werden können<sup>1)</sup>, da der letztere Autor aus demselben Grund schloß, daß ihre Bestäubungsart im wesentlichen gymnosperm war<sup>2)</sup>.

### Der Ursprung der Angiospermen.

Wir wollen nun fortfahren, die schrittweise Entwicklung des typischen Strobilus der Angiospermen aus jenem der hypothetischen Hemiangiospermen kurz zu skizzieren. Wir haben bereits (p. 141, 142)

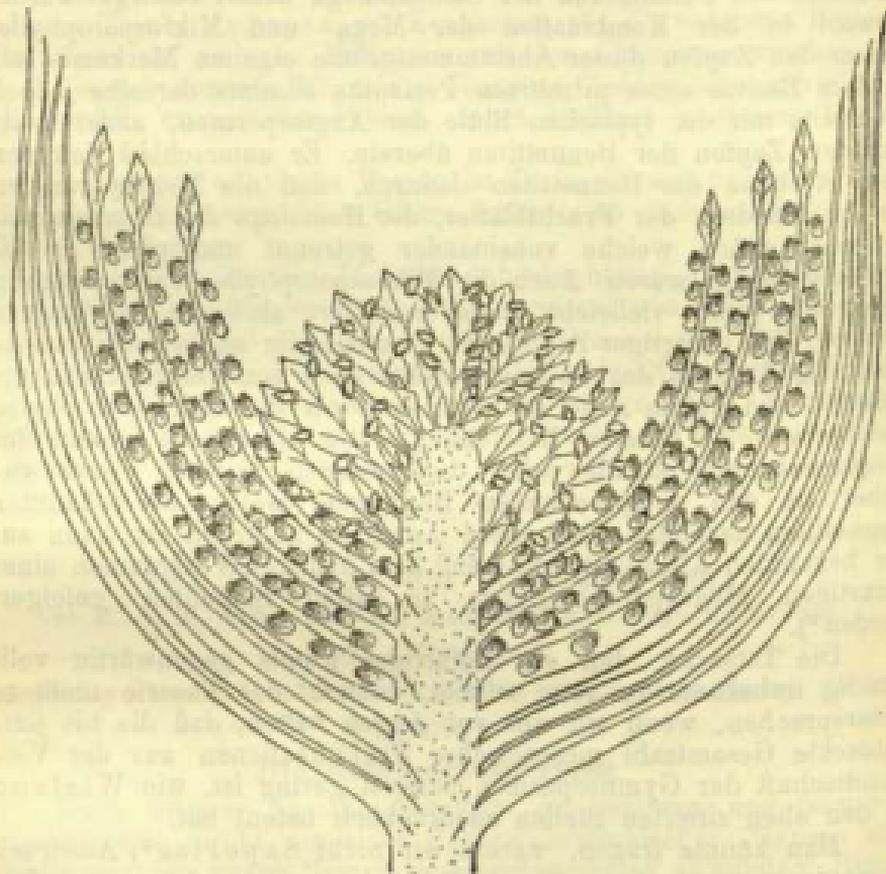


Fig. 4.

Proanthestrobilus der hypothetischen Hemiangiospermen. Schematische Darstellung eines Längsschnitts durch den Konus, das Perianth, die Mikro- und Megasporophylle zeigend.

angegeben, was wir als die Urform der verschiedenen die Blüte zusammensetzenden Organe betrachten.

<sup>1)</sup> Gegen diesen Ausdruck läßt sich weiters noch einwenden, daß er viele Fossilien inbegriff, deren Wesen und Verwandtschaftsbeziehungen gänzlich zweifelhaft sind.

<sup>2)</sup> Der von Oliver (1906, p. 240) provisorisch vorgeschlagene Ausdruck „Angio-cycadees“ scheint uns keineswegs einwandfrei zu sein, da wir erstens die Fruktifikation dieses Vorfahrs als gymnosperm und zweitens als von jener der rezenten Cycadeen sehr entfernt betrachten.

Soweit es sich um die Kombination der Mega- und Mikrosporophylle handelt, stimmte der amphisporangiate Zapfen der Bennettiten nicht bloß mit jenem der Hemiangiospermen, sondern auch mit jenem der Angiospermen überein. Die hypogyne Anordnung der Organe, wie sie sich bei den Bennettiten findet, war auch ein ursprünglicher Charakterzug der Angiospermen, aus dem sich in jüngerer Zeit Perigynie und Epigynie entwickelten, wie bereits von verschiedenen Autoren ausgeführt worden ist<sup>1)</sup>.

Im Zapfen der Bennettiten sind alle Organe mit Ausnahme der Mikrosporophylle spiralg angeordnet. Wegen der zyklischen Gruppierung der letzteren sind diese Pflanzen als frühzeitig von der Hauptabstammungslinie der Angiospermen abgezweigt aufzufassen. Im Strobilus der hypothetischen Hemiangiospermen waren sämtliche Organe spiralg inseriert (vgl. Fig. 4), und dieses ursprüngliche Merkmal findet sich noch bis zu einem gewissen Grade bei Angiospermen erhalten, wie z. B. bei verschiedenen Magnoliaceen. Bei den Angiospermen war wie bei den Bennettiten allgemein die Neigung herrschend, durch Stauchung der Internodien von der ursprünglich spiralgigen Anordnung der Zapfenteile zur zyklischen zu gelangen.

Der Hauptschritt in der Entwicklung der Angiospermen war die Übertragung der Vorrichtung für das Pollensammeln von der Samenanlage auf das Fruchtblatt oder die Fruchtblätter und im Zusammenhang damit die Lokalisierung der Narbenfläche. Diesem Vorgange verdanken, wie wir später ausführlicher hervorheben werden, die Angiospermen ihre Entstehung.

Wir wollen daher zunächst das Gynoeceum betrachten.

### Das Gynoeceum.

Rücksichtlich der Megasporophylle des Zapfens betrachten wir die Bennettiten als von der Hauptabstammungslinie der Angiospermen beträchtlich abweichend. Die wahrscheinlich von einem einzigen Integument<sup>2)</sup> eingehüllte orthotrope Samenanlage oder der Same kann als eine vollständig ursprüngliche Bildung betrachtet werden. Im Anthostrobilus der Angiospermen war die Samenanlage ursprünglich zweifellos orthotrop, und es war auch wahrscheinlich ein deutlicher Funiculus vorhanden, ein Merkmal, welches dem Samenstiel der Bennettiten homolog sein kann oder nicht. Die Entstehung des zweiten Integumentes scheint uns keine große Schwierigkeit zu bieten. Es fehlt bei vielen rezenten Angiospermen, besonders unter den Gamopetalen und einigen Vertretern der Ranunculaceen, einer Familie, welche nach unserer Ansicht eine verhältnismäßig große Zahl ursprünglicher Charaktere im Strobilus beibehalten hat<sup>3)</sup>. Weiters betrachten wir ein Integument als eine

<sup>1)</sup> Coulter und Chamberlain (1904), p. 13.

<sup>2)</sup> Wieland (1906), p. 234.

<sup>3)</sup> Prantl (1886).

Bildung, welche von neuem entstehen kann und keine engen Homologien unter jenen Pflanzen besitzt, welche keine Samen tragen. Daß dies der Fall ist, geht deutlich aus einem solchen Samen wie jenem der paläozoischen Lycopodiacee *Lepidocarpon* hervor<sup>1)</sup> und zeigt sich auch in gewissen Arillusbildungen unter den rezenten Angiospermen.

Die Samen der Bennettiten zeigen eine weitgehende Annäherung an jene der Angiospermen darin, daß der Embryo von *Bennettites* und vermutlich auch jener der Hemiangiospermen zwei Cotyledonen besitzt, und daß im Gegensatz zu den Cycadeen und aller Wahrscheinlichkeit nach auch zu den Pteridospermen diese Samen schon nach einer verhältnismäßig kurzen Ruheperiode keimten; beides betrachten wir unter den Angiospermen als ursprüngliche Charaktere.

Der Bau der unbefruchteten Samenanlage der Bennettiten ist noch vollständig unbekannt, denn in allen näher untersuchten Exemplaren hatte man es augenscheinlich bereits mit einem reifen Samen zu tun. Wir wissen also nichts über die feinere Anatomie des Mikropylarendes der Samenanlage. Besaß sie eine Pollenkammer, vergleichbar jener von *Lagenostoma*, oder war die Einrichtung zum Pollensammeln auf die Mikropylarregion der Integuments beschränkt? Darüber gibt Wieland keine nähere Aufklärung<sup>2)</sup>. Aber die Tatsache, daß das die Mikropyle einschließende Integument über die vereinigten Außenflächen der Interseminalschuppen ungefähr zwei Millimeter hinausreicht<sup>3)</sup> oder, wie Wieland sagt, „narbenähnlich über das Pericarp etwas hervorragt“, scheint zu zeigen, daß das letztere, wie es auch immer zu homologisieren sein mag, beim Pollensammeln keine Rolle spielte, eine Funktion, die zweifellos von der Samenanlage selbst übernommen wurde. Dies macht also die Ansicht wahrscheinlich, daß die Bestäubung durch den Wind besorgt wurde. Diese Punkte scheinen uns von großer Wichtigkeit zu sein, da wir es für wahrscheinlich halten, daß bei den Bennettiten und Hemiangiospermen die Funktion des Pollensammelns von der Samenanlage selbst geleistet wurde (wie bei den *Coniferales* und den Pteridospermen), und daß weiters die Mikrosporen durch den Wind an Ort und Stelle gebracht wurden, zwei im Gegensatz zu den Angiospermen für diese Gruppen besonders charakteristische Merkmale.

Bezüglich der speziellen Homologien der Samenstiele und Interseminalschuppen der Bennettitenfruktifikation liegen bereits verschiedene Theorien vor. Ligniers Auffassung wurde bereits erwähnt (p. 154) und Wielands<sup>4)</sup> Ansicht ist im neunten Kapitel seines Buches ausführlich diskutiert. Wir beabsichtigen nicht, auf diesen Gegenstand hier näher einzugehen. Nach unserer An-

<sup>1)</sup> Scott (1901), p. 317.

<sup>2)</sup> Wieland (1906), p. 122, fig. 63.

<sup>3)</sup> Wieland, l. c., p. 121, 234.

<sup>4)</sup> Wieland (1906), p. 230ff.

schauung waren die Homologa der Interseminalschuppen der Bennettiten im Zapfen der Hemiangiospermen einfache Fruchtblätter mit mehreren Samenanlagen an ihren Rändern, sehr ähnlich den Megasporophyllen der rezenten Gattung *Cycas*. Wir begreifen, daß die Vorfahren der Bennettiten selbst auch diesen Sporophylltypus besaßen, wenn auch diese Bildung bei *Bennettites* höher modifiziert, ja vielleicht sogar zerteilt wurde; denn es ist wahrscheinlich, daß die Samenstiele zum Teil einen Lappen des Fruchtblattes darstellen. Auch die Megasporophylle oder Teile derselben wurden vereinigt, um das Pericarp der Frucht zu bilden. In diesen Merkmalen weicht nach unserer Ansicht der Strobilus der Bennettiten beträchtlich von den Entwicklungsrichtungen ab, von denen die Angiospermen abstammen. Die Entwicklung des Pericarps der Bennettiten stellt einen Vorwärtsschritt dar, und zwar einen Vorwärtsschritt ganz im Sinne der Gymnospermen, andererseits bilden die Angiospermen mit ihren geschlossenen Fruchtblättern eine zweite Abstammungslinie, welche ihre Entstehung der Annahme der Entomophilie verdankt im Verein mit der Übertragung des Pollensammelapparates von der Megaspore selbst auf die geschlossenen Megasporophylle.

Nach der Annahme der Entomophilie als Bestäubungsart auf Grund geschlossener Fruchtblätter brach sich die Entwicklung nach verschiedenen Richtungen hin Bahn, und so entstanden die großen Gruppen, Reihen und Familien der Angiospermen. Zu den wichtigeren Veränderungen gehören: Reduktion und Unterdrückung in der Zahl der Blütenorgane, in extremen Fällen zur Monöcie und Diöcie führend und oft, wie bereits angedeutet, in Verbindung mit zunehmender Komplikation des Blütenstandes; der allgemeine Ersatz der spiralförmigen Anordnung der Blütenstiele durch die zyklische; Kohäsion und Adhäsion, speziell die Entwicklung der Perigynie und Epigynie aus der ursprünglichen Hypogynie<sup>1)</sup>; Störungen in der Symmetrie<sup>2)</sup>, namentlich die Entwicklung zygomorpher Bildungen. Ferner fand in vielen Fällen eine Rückkehr zur ursprünglichen Anemophilie statt, oft begleitet von Diklinie und komplizierten Blütenständen.

### Das Andröceum.

Zwischen dem Pro-Anthostrobilus und dem Eu-Anthostrobilus oder der Blüte liegt wohl der am meisten in die Augen springende Gegensatz in der Beschaffenheit der Mikrosporophylle. Bei den Bennettiten sind dies doppelt gefiederte<sup>3)</sup> Blätter vom Typus der Farnwedel, an der Basis zusammenhängend, mit stark reduzierten Fiederehen, welche ihrerseits Synangien tragen. Die Beziehung zwischen derartigen Organen und dem Andröceum der Angiospermen

<sup>1)</sup> Coulter und Chamberlain (1904), p. 13.

<sup>2)</sup> Coulter und Chamberlain (1904), p. 15.

<sup>3)</sup> Wieland (1906), p. 163ff., beschreibt die Mikrosporophylle als „einfach gefiedert“. Sie sind jedoch unzweideutig bipinnat.

sind auf den ersten Blick keineswegs einleuchtend. Wenn wir jedoch parallele Entwicklungsstadien des Andröceums und Gynöceums vergleichen, können wir vielleicht zu einer klareren Einsicht in dieser Frage gelangen.

Der Same ist für sich schon ein sehr altes Organ, das weit zurück über die Periode hinaus datiert, aus der wir zum erstenmal fossile Pflanzen kennen lernten, mit anderen Worten, er war bereits in sehr früher geologischer Zeit eine hoch entwickelte Bildung. Der Same der Pteridospermen, des ältesten Stadiums der zu besprechenden Abstammungslinie, die wir gegenwärtig gut kennen, ging der Entwicklung des Staubblattes lange voraus. Die männlichen Organe der Pteridospermen waren, soweit wir sie beurteilen können, einfache synangienähnliche Bildungen, in gewissen Einzelheiten nicht unähnlich jenen der eusporangiaten Farne, getragen von farnwedelähnlichen Blättern. In einer anderen paläozoischen Gruppe, den Cordaiten, existierte gleichzeitig mit dem farnblattähnlichen, männlichen Organ der Pteridospermen eine Bildung, ihrem Bau nach in mancher Hinsicht ähnlich einem Staubblatt; jedoch diese Abstammungslinie hat nach unserer Meinung höchstens bloß eine sehr entfernte Beziehung mit der hier besprochenen. So finden wir also, daß ein in mancher Hinsicht staubblattähnliches Organ bereits im Paläozoicum vorhanden war, obwohl es in der Abstammungslinie der Angiospermen erst in später geologischer Zeit zur Entwicklung kam.

Die männlichen und weiblichen Fruktifikationen der Pteridospermen wurden locker, auf Wedeln getragen, welche im Bau den sterilen Blättern ähnlich waren, oder auf Blattbildungen mit mehr oder weniger stark reduzierter Lamina. Bei keinem bekannten Vertreter der Gruppe ist eine Andeutung nachweisbar, daß jemals ein Versuch bestand, die männlichen oder weiblichen Fruktifikationen in Form eines Zapfens zu vereinigen.

Bei den Bennettiten, den mesozoischen Abkömmlingen dieser Gruppe, finden wir jedoch die männlichen und weiblichen Organe in einem amphisorangiaten Strobilus vereinigt, ferner die Megasporyphylle hoch organisiert und stark reduziert, möglicherweise noch in anderer Richtung extrem modifiziert. Das in der Entwicklung der Mikrosporyphylle erreichte Stadium steht augenscheinlich weit hinter dem der Megasporyphylle zurück. Erstere haben sich über die von den Pteridospermen erreichte Stufe kaum merklich erhoben. Die Mikrosporyphylle sind im wesentlichen noch zusammengesetzte, fertile Wedel. Ein Entwicklungsfortschritt beschränkt sich bloß auf das Synangium, welches noch den herrschenden Typus der Fruktifikation darstellt, und zwar bei den Bennettiten vielleicht höher entwickelt als bei irgend einem der bekannten Pteridospermen. Das Staubblatt ist für sich eine Neubildung jüngeren Datums, soweit es sich um diese Abstammungslinie handelt. Aber die Annahme der Entomophilie durch Verschluß der Fruchtblätter, dem die Angiospermen, streng genommen,

wohl als Hauptfaktor ihre Entstehung verdanken, hatte zweifelsohne eine beträchtliche Veränderung anderer Blütenteile, unter diesen besonders der männlichen Organe, zur Folge. Das Aufkommen dieses Bestäubungstypus, welcher eine ganz bedeutende Ersparung in der zur Sicherung der Fremdbestäubung notwendigen Pollenmenge ergab, scheint das Signal für eine beträchtliche Reduktion in den männlichen Wedeln des Proanthostrobilus gewesen zu sein. Möglicherweise kam eine noch einfachere Bildung zur Entwicklung, bestehend aus einem Sporangienträger mit zwei Syngangien.

Obwohl sich das Mikrosporophyll der Angiospermen nach unserer Auffassung ursprünglich von einem hochgradig verzweigten Organ durch Reduktion ableitet, so läßt sich unter den rezenten Vertretern dieser Formenreihe nur in sehr wenigen Fällen ein Rest dieses alten Merkmales verfolgen. Es ist möglich, daß wir einem derartigen Verhalten unter den Myrtaceen, zum Beispiel bei *Calothamnus* und vielleicht auch bei *Ricinus*, begegnen, wo die Staubblätter fiederig verzweigt sind, aber in den Familien der Polypetalen, wie z. B. bei den Capparidaceen, Dilleniaceen, Resedaceen, Hypericaceen, Cistaceen, Malvaceen usw., wo sogenannte verzweigte oder geteilte Staubblätter vorkommen, handelt es sich um ein ganz anderes Phänomen<sup>1)</sup> ohne direkte Beziehung zu dem besprochenen. Andererseits müssen wir zugeben, daß der Abstand zwischen den männlichen Organen der Bennettiten und der Angiospermen sehr groß ist, und daß wir gegenwärtig keineswegs im stande sind, die verschiedenen Reduktionsstadien des Mikrosporophylls zu verfolgen.

### Das Perianth.

Der Zapfen der Bennettiten besitzt eine basale, spiralg verlaufende Reihe steriler, blattähnlicher Organe, welche einen integrierenden Bestandteil des Strobilus bilden. Nach unserer Vorstellung besaß auch der Proanthostrobilus der Hemiangiospermen dieses Charaktermerkmal, welches wir als ein noch nicht differenziertes ursprüngliches Perianth deuten. Mit der Annahme der Entomophilie und der Weiterentwicklung der eigentlichen Angiospermen dürften wohl als Begleitumstände auch Veränderungen in der Form und Funktion des ursprünglichen Perianths Platz gegriffen haben. Zu der ursprünglichen Schutzfunktion dieses Organs dürfte sich im Zusammenhange mit der Entomophilie jene eines Schuttsapparates hinzugesellt haben. Die damit verbundenen Veränderungen können das Perianth als Ganzes oder bloß die oberen Reihen seiner Glieder betroffen haben. Während wir annehmen können, daß auf diese Weise das ursprüngliche Perianth in einigen Fällen in eine äußere Reihe, den Kelch, und eine innere Reihe, die Krone, differenziert wurde, ist es andererseits unwahrscheinlich, daß alle Korollen oder aus demselben Grunde alle Kelchbildungen auf diesem Wege

<sup>1)</sup> Goebel (1906), p. 535.

entstanden. Das Studium der Homologien unter den Gliedern der Blütenhülle ist, wie bereits oben (p. 147) angedeutet, sehr schwer. In einigen Fällen, wie z. B. bei *Nymphaea*, können die Petalen modifizierte Staubblätter, also sozusagen degradierte fertile Sporophylle sein, wie Grant Allen<sup>1)</sup> schon vor Jahren vermutete. In anderen Fällen können Blattbildungen, welche keineswegs ursprünglich einen wesentlichen Bestandteil des Zapfens bilden, die Funktion eines Kelches angenommen haben. Ein wohlbekanntes Beispiel dieser Art liegt in dem Involucrum von *Anemone Hepatica* L. vor<sup>2)</sup>.

Indem wir uns also eine ausführlichere Diskussion der Homologien in den verschiedenen Typen der Blütenhüllen rezenter Angiospermen vorbehalten, wollen wir damit schließen, daß sich mindestens ein Teil des rezenten Perianths ursprünglich von dem alten, primitiven Perianth der Hemiangiospermen ableitete.

### Der Typus der Angiospermenbelaubung.

Ist unsere Ansicht richtig, daß der Eu-Anthostrobilus oder die Blüte der Angiospermen sich aus dem Pro-Anthostrobilus eines unbekanntem, mit den Bennettiten verwandten Vorfahren entwickelte, dann können wir uns vorstellen, daß diese Entwicklung wohl mit einer deutlichen Veränderung im Habitus der ganzen Pflanze, namentlich der Verzweigung und Blattform einherging. Wir glauben jedoch, daß diese letztere Modifikation erst in einer beträchtlich späteren geologischen Zeitepoche als die Entwicklung der Blüte Platz griff. Mit anderen Worten, wir stellen uns vor, daß die älteren Angiospermen den unverzweigten Habitus und den Typus der Cycadeenbelaubung ihrer Vorfahren größtenteils noch lange Zeit beibehielten, nachdem die Fruktifikation bereits ein typischer Eu-Anthostrobilus oder eine Blüte geworden war. In der Summe von Problemen, welche wir den Ursprung der Angiospermen nennen, bezieht sich eines der schwierigsten kleineren Probleme auf die Entwicklung der typischen Belaubungsform der Angiospermen. Die Blätter dieser Gruppe variieren stark in Form und Größe, aber die Mehrzahl derselben bietet gewisse Einzelheiten in Gestalt und Nervatur dar, welche, wenn auch schwer zu definieren, uns dennoch gestatten, die Verwandtschaftsbeziehungen solcher Pflanzen auf den ersten Blick leicht zu erkennen, selbst wenn uns bloß ihre isolierten Blätter als Führer zur Verfügung stehen.

Was ist also der Ursprung dieses Belaubungstypus? Wir glauben, daß die Lösung dieser Frage in einem Studium des Verzweigungstypus zu suchen ist. Wieland hat klar gezeigt<sup>3)</sup>, daß die Bennettiten Stämme mit beschränktem Längenwachstum besaßen, und zwar entweder unverzweigt oder bloß bis zu einem beschränkten

<sup>1)</sup> G. Allen (1882), p. 11.

<sup>2)</sup> Goebel (1905), p. 550.

<sup>3)</sup> Wieland (1906), II. Kap.

Grade verzweigt. Dasselbe scheint auch für ihre Vorfahren, die Pteridospermen, zu gelten. Andererseits ist einer der Hauptcharakterzüge der Angiospermen als Ganzes ihre freie Verzweigung, entweder monopodial oder sympodial. Wahrscheinlich war mit dieser Veränderung im Habitus ein allgemeiner Wechsel im Charakter der Blattorgane verbunden. Die Pteridospermen mit ihrem unverzweigten oder baumfarnähnlichen Habitus erhielten durch ihre sehr großen Blätter eine bedeutende Assimilationsfläche. Wahrscheinlich war aus mechanischen Gründen die Zunahme der gesamten Blattgröße wohl von einer vielfachen Zerteilung der Lamina begleitet. Daher stammen die hoch zusammengesetzten Wedel des Paläozoikums. Die mächtige, aber einfachere Belaubung der Bennettiten und Cycadophyten im allgemeinen ist leicht von diesem Blattpypus abzuleiten und gleicherweise von einem unverzweigten oder nur schwach verzweigten Habitus. Die Vereinigung von Großblättrigkeit und einfachem Stammbau findet sich auch bei gewissen rezenten Angiospermen, so z. B. bei den Palmen, wo sie vielleicht als ein alter Charakter betrachtet werden darf.

So traten bei der Gruppe der Angiospermen freie Verzweigung und kleine Blätter an Stelle eines einfachen, unverzweigten Habitus mit großen Blättern. Es ist leicht einzusehen, wie mit zunehmender Neigung zur Verzweigung die Veranlassung zur Kleinblättrigkeit gegeben war und sich eine kleinblättrigere Belaubung entwickeln mußte. In einem Fall erstreckte sich die Verzweigung auf das Blatt, im anderen auf den Stamm. Vom physiologischen Standpunkt aus bedeuten beide ein auf verschiedenem Wege entstandenes, wirksames Endstadium.

Die Theorie, daß die Entstehung des Verzweigungstypus und im Gefolge damit die der vorherrschenden Blattform der Angiospermen erst spät nach der Entwicklung der ursprünglichen Blüte vor sich ging, steht in vollem Einklange mit dem Grundsatz, daß die entsprechenden Entwicklungsstadien der verschiedenen Organe einer Samenpflanze keineswegs zu gleicher Zeit erreicht werden (p. 96). Sie erklärt auch gewisse Tatsachen, welche bisher als sehr geheimnisvoll betrachtet wurden. Wenn wir die derzeit vorliegenden Taten überblicken, welche sich auf das erste Erscheinen der Angiospermen in den neokomischen Schichten beziehen, so gelangen wir zu drei bemerkenswerten Schlußfolgerungen. Erstens scheinen die Angiospermen sehr unvermittelt oder plötzlich aufzutreten. Nach ihren isolierten Blattabdrücken, gegenwärtig unserer ausschließlichen Beweisquelle zu urteilen, gehören sie zweitens hochentwickelten und gegenwärtig noch existierenden Familien an. Nichts scheint an diesen frühzeitig auftretenden Formen ursprünglich. Drittens sind sie von ihrem erstem Auftreten an die herrschenden Typen in der Vegetation der Kreide und der Tertiärs.

Diese Ergebnisse sind leicht erklärlich mit der Annahme, daß die älteren Angiospermen den Typus der Cycadeenbelaubung ihrer Vorfahren noch beibehielten; und da sich unsere Kenntnis

der mesozoischen Floren zum großen Teil, wenn nicht fast gänzlich auf isolierte Blattabdrücke und nicht auf Fruchtstände stützt, so ist es keineswegs zu überraschen, daß wir durch die, von der geologischen Überlieferung uns dargebotenen Tatsachen in Verlegenheit versetzt wurden. Das sogenannte „plötzliche Auftreten“ der Angiospermen in neokomischer Zeit mag für die Phylogenie der Gruppe vollständig belanglos, wohl aber der Ausdruck für die Tatsache sein, daß diese Gruppe, bereits hochgradig entwickelt und differenziert, erst damals den frei verzweigten Habitus und im Gefolge damit die Kleinblättrigkeit annahm. Diese Hypothese erklärt auch, warum dieser Formenkreis selbst in neokomischer Zeit über andere Gruppen zu dominieren scheint, denn das neu auftretende Stadium der Entwicklungslinie mußte durch Beibehalten der Cycadeenbelaubung verdeckt bleiben.

Jedoch trotz dieser Erwägungen bleibt immer noch das große Problem übrig, wie die kleinblättrige Belaubung der Angiospermen von jener der Cycadeen abzuleiten ist. Darüber sind wir gegenwärtig außer stands, eine befriedigende Erklärung zu bieten, außer wir nehmen zur Mutation unsere Zuflucht. Vorläufig hat jedoch unseres Wissens die Phytopaläontologie noch keine beweisenden Übergangsglieder vom Typus der Belaubung irgend einer mesozoischen Pflanzengruppe zu jener der Angiospermen geliefert.

### Der Ursprung der Monokotylen.

Es ist noch Gegenstand heftiger Kontroversen, ob die Dikotylen oder Monokotylen geologisch älter sind. Die Beweise hierfür gründen sich teils auf unsere Kenntnis der rezanten Vertreter, teils auf das Studium fossiler Blattabdrücke. Trotzdem ist es zweifelhaft, ob einer dieser beiden Wege, das Problem in Angriff zu nehmen, gegenwärtig hinreichende Daten liefert, die Frage zu entscheiden.

Nach der Ansicht einiger Autoren<sup>1)</sup> leiten sich die Dikotylen von den Monokotylen ab, während andere<sup>2)</sup>, unter ihnen Hallier<sup>3)</sup>, die gegenteilige Auffassung vertreten, und zwar zum Teil mit dem Vorbehalt, daß die Monokotylen in einer sehr frühen geologischen Periode von der Hauptlinie der Angiospermen, den Dikotylen, abzweigten. Dieser letzteren Ansicht stimmen wir vollkommen bei.

Bei Berücksichtigung des fossilen Beweismaterials zweifeln wir an der Möglichkeit, zu zeigen, daß die eine Gruppe älter als die andere ist. Wir schließen uns der gegenwärtig allgemein verbreiteten Ansicht an, derzufolge die ältesten fossilen Reste, welche wir nach dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse als unzweideutige Angiospermen betrachten können, jene des Neokoms

<sup>1)</sup> Lyon (1901, 1905).

<sup>2)</sup> Sargent (1903), Mottier (1905), Chrysler (1906), Plowman (1906).

<sup>3)</sup> Hallier (1903).

(untere Kreide) von Portugal und der Vereinigten Staaten sind. In diesen Schichten treten nebeneinander Blattabdrücke auf, die sowohl den Dikotylen als den Monokotylen anzugehören scheinen. Es hat begreiflicherweise nicht an Versuchen gefehlt, zu zeigen, daß in den präkretazischen mesozoischen Ablagerungen oder selbst im Paläozoicum Monokotylenblätter zu finden sind. Keine von diesen scheinen uns jedoch ein verlässliches Beweismaterial zu liefern und in vielen Fällen wurden derartige Fossilien bereits als Vertreter anderer Verwandtschaftskreise, wie der Cycadophyten und Cordaiten angesprochen.

Allem Anscheine nach liefern die älteren Angiospermen keine Stütze für den Versuch, die Vorfahren dieses Formenkreises zu verfolgen. Diese Pflanzenreste bestehen fast ausschließlich aus isolierten Blattabdrücken, denen nur eine geringe oder gar keine verlässliche Beweiskraft zukommt, abgesehen von der Tatsache, daß sie unzweideutig von Angiospermen herkommen. Im Tertiär treten in bestimmten Horizonten Früchte und Samen auch im isolierten Zustande auf, aber Blütenabdrücke sind fast unbekannt oder wenigstens äußerst selten. Andererseits finden sich in der oberen Kreide und im Tertiär versteinerte Hölzer von dem typischen Bau der Dikotylen und Monokotylen, speziell der Palmen. Diese Fossilien sind gewöhnlich von beträchtlicher Größe, doch bedeuten sie im großen und ganzen kaum eine Förderung unserer Vorstellungen über die Phylogenie der Gruppe.

Dagegen liefern die Bennettiten, die nahen Verwandten der Hemiangiospermen, nach dieser Richtung einiges Beweismaterial. Wie vor einigen Jahren zuerst Solms-Laubach zeigte, besitzt der Embryo von *Bennettites* zwei Kotyledonen. Wir stellen uns vor, daß auch die Hemiangiospermen zwei Keimblätter besaßen und demgemäß der Typus der Dikotylen ursprünglicher als jener der Monokotylen ist.

Die rezenten Monokotylen betrachten wir als einen Formenkreis, der sich teils in der Richtung geophiler, teils hydrophiler<sup>1)</sup> Ausbildung weitgehend spezialisiert hat. Nach unserer Meinung hat Sargent die beste Erklärung des Embryos der Monokotylen geliefert<sup>2)</sup>. Wir halten es für mehr als wahrscheinlich, daß das einzige Keimblatt der Monokotylen und auch jenes einiger Dikotylen auf Verschmelzung der beiden ursprünglich vorhandenen Kotyledonen zurückzuführen ist, und zwar im Einklang mit geophiler Lebensweise.

Im Laufe der Entwicklung dürfte wohl in jeder Organeinheit der Blüte eine beträchtliche Veränderung platzgegriffen haben, und dies scheint auch vom Embryo zu gelten. Wie bei den Blüten sind auch bei den Embryonen späte, von ursprünglichen weit entfernte Anpassungen zu finden. Die Kotyledonartuben einiger

<sup>1)</sup> Gardner (1883); Henslow (1893), p. 527.

<sup>2)</sup> Sargent (1903, 1904, 1905).

Ranunculaceen und anderer Familien, und die Arbeitsteilung, wie sie die Keimblätter gewisser jüngst von Hill beschriebener *Pepromissia*-Arten bieten, scheinen uns derartige Fälle zu sein<sup>1)</sup>.

Indem wir die Angiospermen im ganzen als monophyletisch betrachten, stimmen wir mit Hallier<sup>2)</sup>, Bessey<sup>3)</sup> und anderen Autoren überein im Gegensatz zu der kürzlich von Coulter und Chamberlain vertretenen Ansicht<sup>4)</sup>. Nach unserer Überzeugung sind die Ähnlichkeit im Bau der amphisporangiaten Zapfen der Monokotylen und Dikotylen, namentlich in jenen Fällen, welche wir als Erhaltung ursprünglicher Charaktere betrachten, sowie die allgemeine Übereinstimmung der Gametophyten in dieser Beziehung beinahe endgültig überzeugend. Die Vermutung, daß derartige Ähnlichkeiten auf Homoplasie beruhen, wie Coulter und Chamberlain behaupten, befriedigt uns wenig, denn die Wahrscheinlichkeit eines solchen vollständigen Parallelismus von so langer Dauer ist unendlich gering.

Daß der polykotype Embryo aus einem dikotylen Vorfahren durch Spaltung der beiden Keimblätter hervorging, wurde vor kurzem wahrscheinlich gemacht<sup>5)</sup>. Dies im Verein mit der Tatsache, daß *Bennettites*, *Ginkgo* und die rezenten Cycadeen zwei Kotyledonen besitzen, führt uns zu der Ansicht, daß der Besitz zweier Keimblätter ein ursprünglicher Charakter der großen Mehrzahl, wenn nicht aller Spermatophyten war.

### Entomophilie.

Wir haben bereits angedeutet, daß nach unserer Ansicht die Angiospermen einer radikalen Änderung in der Art der Fremdbestäubung ihr Dasein verdanken. Wir müssen keineswegs unbedingt annehmen, daß die Bennettiten oder mehr noch die Hemiangiospermen ausschließlich anemophil waren, wenn wir auch meinen, daß die Anemophilie aller Wahrscheinlichkeit nach die allgemein verbreitete Bestäubungsart war. Wir können uns vorstellen, daß die Insekten, welche die mesozoischen Vorfahren besuchten, zu den männlichen Sporophyllen zunächst bloß des Pollens wegen gelockt wurden. In solchen amphisporangiaten Zapfen wie jenen der Hemiangiospermen war wegen des engen Anschlusses der männlichen und weiblichen Sporophylle gelegentliche Fremdbestäubung durch besuchende Insekten wahrscheinlich. Bei monosporangiaten Pflanzen jedoch wurden wohl nur die männlichen Zapfen allein besucht; es war also keine Gelegenheit zur Fremdbestäubung gegeben. Demgemäß können wir erwarten, daß die Entwicklung der Entomophilie bei anthostrobiloiden Pflanzen ein-

<sup>1)</sup> A. W. Hill (1906).

<sup>2)</sup> Hallier (1901<sup>2</sup>, 1906).

<sup>3)</sup> Bessey (1897).

<sup>4)</sup> Coulter und Chamberlain (1904), p. 283.

<sup>5)</sup> Hill und de Fraine (1906).

setzte. Bei den Angiospermen blieb eine derartige ursprüngliche Entomophilie erhalten und wurde durch Übertragung des Pollensammelns von der Samenanlage auf das Fruchtblatt oder Megasporophyll und durch Verschluß dieses Organs fixiert.

Diese Ansicht steht im Einklang mit der Auffassung Robertson<sup>1)</sup>. Es bleibt jedoch immerhin fraglich, wie dieser Wechsel in der Art der Bestäubung die Einhaltung und Vereinigung der Fruchtblätter notwendig bedingt haben sollte. Robertson hat kürzlich diese Frage aufgeworfen, indem er gleichzeitig näher darlegte, daß Windbestäubung sowohl für eine einzige, als auch für mehrere Samenanlagen die beste Bestäubungsart sei. Es ließe sich jedoch auch beweisen, daß der Verschluß des Fruchtblattes für Windbestäubung ebenso günstig sein konnte wie das offene Fruchtblatt. Eine bestimmte empfängnisfähige Partie des geschlossenen Sporophylls konnte den vom Wind herbeigetriebenen Pollen ebenso leicht auffangen als die Samenanlage eines offenen. Gut, aber bei einem Karpell mit zahlreichen Samenanlagen wäre der Verschluß für Windbestäubung nicht so günstig, da aller Wahrscheinlichkeit nach nicht genug Pollen die Narbenfläche erreichen würde, um alle Samenanlagen zu befruchten. Andererseits würden bei Entomophilie als Ergebnis eines einzigen Insektenbesuches auf dem Fruchtblatte große Mengen von Blütenstaub deponiert, hinreichend für die Befruchtung sämtlicher Samenanlagen. Diese Ansicht wird durch die Tatsache bestätigt, daß die meisten anemophilen Angiospermen Fruchtblätter mit einer einzigen Samenanlage besitzen.

Weiter ist zu erwägen, daß der Verschluß des Fruchtblattes einen wirksamen Schutz für die in Entwicklung begriffenen Samenanlagen und Samen bedingt, und daß gleichzeitig die Wahrscheinlichkeit ihrer Bestäubung durch Lokalisierung der Pollensammelrichtung zunimmt. Das Insekt hat bloß an einer Stelle des Fruchtblattes den Pollen abzuladen. Soll dagegen jedes Ovulum eines offenen Fruchtblattes mit zahlreichen Samenanlagen befruchtet werden, so muß derselbe an oder nahe einem jedem Ovulum deponiert werden.

Während wir soweit mit Robertson übereinstimmen, können wir jedoch seinen Standpunkt nicht teilen, wenn er annimmt, daß ursprünglich der Honig und nicht der Pollen die Insekten zu den Blüten lockte. Das Gegenteil scheint uns wahrscheinlicher und bietet überdies eine bessere Erklärung dafür, wie Entomophilie entstand. Wie sollen wir uns sonst die Entwicklung der floralen Nektarien erklären? Daß die Honigabscheidung dem Insektenbesuch voranging, scheint nicht wahrscheinlich. Später dürfte die Pflanze natürlich daraus Vorteil gezogen haben, daß sie den Pollen durch dieses billigere Nährmaterial ersetzte. Sie konnte also in der Pollenproduktion viel sparsamer vorgehen, abgesehen davon, daß die Entomophilie schon an und für sich nach dieser Richtung

<sup>1)</sup> Robertson (1904).

hin viel weniger Verschwendung bedingt als Anemophilie. Es ist überflüssig, die Entwicklung der Angiospermenblüte unter dem Einfluß der Insekten hier näher zu verfolgen. Dieses Studium gehört einem Spezialzweig der Botanik an, dessen Hauptergebnisse allgemein bekannt sind.

Während wir die Entomophilie bei Angiospermen als einen ursprünglichen Zustand betrachten<sup>1)</sup>, gibt es zahlreiche Fälle, in denen später eine Rückkehr zur älteren Anemophilie eintrat. Diese sind häufig mit extremer Reduktion von dem amphisporangiaten Zustand zu dem monosporangiaten verbunden und oft von vollständiger Unterdrückung des Perianths begleitet. Gegen die Ansicht, daß solche anemophile Pflanzen ursprünglich sind, kann die Tatsache geltend gemacht werden, daß die Infloreszenz fast ausnahmslos dicht und kompliziert ist, und ihre Griffel und besonders die Narbe unzweideutig hochorganisierte Bildungen sind, ausgestaltet nach dem Bauplan der entomophilen Blüten.

### Allgemeine Schlußfolgerungen und Zusammenfassung.

Ein allgemeiner Überblick über die rezenten Angiospermen hat uns zu dem Schlusse geführt, daß die apetalen Familien ohne Perianth wie die *Piperales*, *Amentiferen* und *Pandanales* keineswegs als ursprüngliche Angiospermen betrachtet werden können. Wir weichen hierin von der herrschenden, namentlich durch Engler vertretenen Ansicht vollständig ab. Englers Theorie wird aus drei Gründen beanstandet. Erstens setzt sie voraus, daß das Perianth de novo entstehen und ein Organ sui generis sein muß. Im Gegensatz hiezu vermuten wir, daß das Perianth eine alte Bildung ist, welche bereits die Fruktifikation der unmittelbaren Vorfahren der Angiospermen besaß. Zweitens stehen die sogenannten ursprünglichen Blüten der obenerwähnten Familien ausnahmslos in komplizierten und hochentwickelten Infloreszenzen, die wir nicht als ursprünglich betrachten können. Drittens ist diese Theorie phylogenetisch unfruchtbar, denn sie liefert keinen Schlüssel zu den Vorfahren der Gruppe, wenn ihr auch das Verdienst der Einfachheit nicht abzuspochen ist; ebensowenig bestrebt sie sich, die rezenten Angiospermen in eine Entwicklungslinie mit den fossilen Pflanzen früherer Perioden zu bringen. Nach unserer Ansicht ist die ursprüngliche und typische Angiospermanfruktifikation eine spezielle Form des amphisporangiaten Zapfens, ausgezeichnet durch die besondere Aneinanderreihung der Mega- und Mikrosporophylle und den Besitz eines deutlich ausgesprochenen Perianths. Einen Strobilus mit diesen Merkmalen bezeichnen wir als Anthostrobilus. Das Wort „Blüte“, welches nach unserer Meinung auf die Angiospermen beschränkt werden sollte, wird in sehr verschiedenem Sinne gebraucht. Die Blüte der Vertreter dieser Gruppe ist als eine spezielle Form

<sup>1)</sup> Henslow (1893<sup>2</sup>), p. 266; Wallace (1889), p. 323 und 324.

des Anthostrobilus zu betrachten und kann als Eu-Anthostrobilus unterschieden werden, dessen ausschlaggebende Charaktere der Besitz desjenigen Spezialtypus eines Mikrosporophylls, den wir als Staubblatt bezeichnen, und geschlossene Fruchtblätter sind. Nach unserer Ansicht ist unter den Gymnospermen eine ursprünglichere Form des Anthostrobilus zu finden, bei dem aber die Megasporophylle nicht geschlossen sind und die Mikrosporophylle noch nicht die als Staubblätter zu bezeichnende Form besitzen. Wir bezeichnen diesen letzteren Typus als Pro-Anthostrobilus. Dies ist die Zapfenform, wie sie die mesozoischen Bennettiten besaßen und unserer Meinung nach auch die hypothetischen direkten Vorfahren der Angiospermen oder, wie wir sie hier nennen, die Hemiangiospermen.

Auf dem Boden der Strobilustheorie der ursprünglichen Angiospermenfruktifikation ist es unter Berücksichtigung der Beweise der Phytopaläontologie möglich, die Abstammung der rezenten Angiospermen in den Hauptumrissen zu verfolgen. Die direkten Vorfahren dieser Gruppe, die Hemiangiospermen, sind uns im fossilen Zustande derzeit noch unbekannt. Doch vom Standpunkte dieser Theorie aus erkennen wir im Pro-Anthostrobilus der mesozoischen Bennettiten, der nach unserer Ansicht nahen Verwandten der Hemiangiospermen, Charaktere, die uns instand setzen, bis zu einem gewissen Grad die fehlende Fruktifikation der Vorfahren zu ergänzen. Bei dieser Aufgabe werden wir von dem Gesetz der korrespondierenden Entwicklungsstadien unterstützt, welches besagt, daß gleichwertige Entwicklungsstadien der verschiedenen Organe einer und derselben Samenpflanze nicht zeitlich zusammenfallen. Dieses Gesetz hat sich namentlich bei der Betrachtung der Entstehung des angiospermen Belaubungstypus bewährt, welcher nach unserer Meinung durch einen Wechsel im Verzweigungstypus eingeleitet wurde.

Wir betrachten die Angiospermen als eine im wesentlichen monophyletische Gruppe, wobei die Monokotylen in einer sehr frühen geologischen Periode von dem Dikotylenstamm, u. zw. wahrscheinlich von der Formenreihe der *Ranales* abzweigten. In diesen beiden Gruppen war Entomophilie ein ursprüngliches Merkmal. Wir glauben, daß der Wechsel von der allgemein angenommenen Anemophilie der mesozoischen Hemiangiospermen und der Bennettiten zur Entomophilie durch Übertragung der Vorrichtung des Pollensammelns vom Megasporangium auf das Megasporophyll und damit zusammenhängend die Bildung eines Ovariums die „treibende Kraft“ bildete, welche nicht nur die Angiospermen ins Leben rief, sondern auch den Grundstein zu ihrer gedeihlichen Weiterentwicklung legten.

Falls sich diese Schlußfolgerungen bewähren, dann ist es schon jetzt möglich, die Abstammungslinie der Angiospermen in eine weit zurückliegende geologische Epoche zu verfolgen. Dies mag aus folgender Tabelle ersichtlich sein:

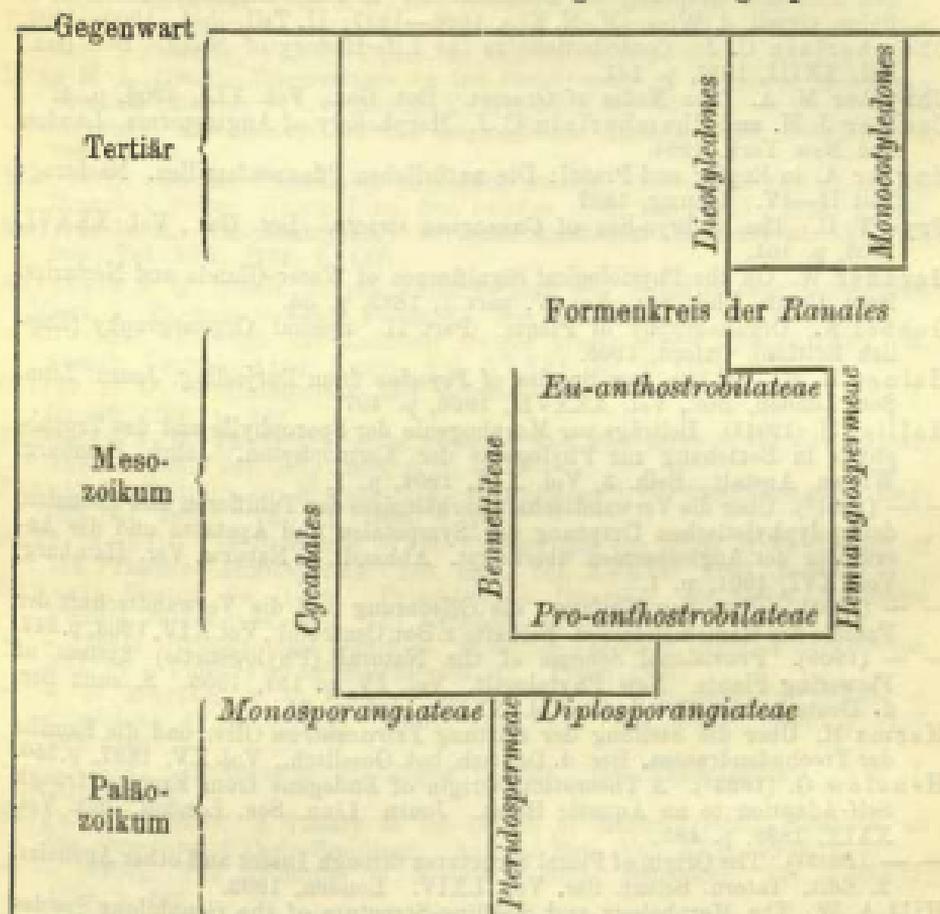
5. Angiospermen . . . . .	} mesozoisch und tertiär (re- zent). — Eu-Anthostrobi- laten.
4. Hamiangiospermen . . . . . (fossil unbekannt)	
3. Pteridospermen . . . . .	} paläozoisch. — Nicht strobi- late Vorfahren.
2. Heterosporer farnähnlicher Vorfahr	
1. Homosporer farnähnlicher Vorfahr	

Nummer 1, 2 und 4 sind fossil unbekannt, doch wird zu Nummer 1 und 2 der Schlüssel von den Pteridospermen (Nummer 3) und zu Nummer 4 von den Bennettiten geliefert. Nummer 3—5 waren Spermophyten.

Diese Abstammungstheorie gestattet uns, noch weiter zu gehen.

Es ist aller Grund zu der Annahme vorhanden, daß bei den homo- und heterosporen ursprünglichen farnähnlichen Vorfahren die Sporophylle locker verteilt und nicht in begrenzten Zapfen aneinandergereiht waren. Dieser Zustand blieb noch ein Charaktermerkmal der farnähnlichen Samenpflanzen oder Pteridospermen. Von diesem paläozoischen Formenkomplex entwickelten sich jedoch wahrscheinlich auf zweifachem Wege im Mesozoicum strobilate Abstammungslinien. Bei der einen waren die gleichen Sporophylle in monosporangiaten Zapfen aneinandergelagert. Bei den anderen wurden die männlichen und weiblichen Sporophylle in einem amphisorangiaten Zapfen vereinigt, wobei die Sporophylle wenigstens eine Zeitlang ihre ursprüngliche farnwedelähnliche Form beibehielten, wie an den männlichen Organen der Bennettiten deutlich zu sehen ist. Die monosporangiaten Strobilaten führten zu den modernen Cycadeen. Diese Folgerung wird durch die Tatsache bekräftigt, daß in der Gattung *Cycas* selbst bloß die männlichen Sporophylle in Zapfen vereinigt sind. Die weiblichen können als mehr oder weniger in ihrem ursprünglichen Zustand verblieben betrachtet werden, namentlich rücksichtlich ihrer Verteilung am Stamme. Dieser Fall wäre schwer mit der Annahme vereinbar, daß der monosporangiate Zustand sich bei den rezenten Cycadeen von einem ursprünglich amphisorangiaten Strobilus ableitet. Andererseits führten die amphisorangiaten Strobilaten zur Entstehung anderer Formenreihen wie der Bennettiten und Angiospermen im Sinne der folgenden Tabelle.

## Tabelle der Verwandtschaftsbeziehungen der Angiospermen.



## Literatur.

- Allen G. The Colours of Flowers. Nature, London 1882.  
 Anonymous. Discussion on the Vascular Structure of Seedlings. New Phytologist, Vol. V, 1906, p. 182.  
 Benson M. The Origin of Flowering Plants. New Phytologist, Vol. III, 1904, p. 49.  
 —, Sanday E. and Berridge E. Contributions to the Embryology of the Amentiferae. Part. II. *Carpinus Betulus*. Trans. Linn. Soc. London, 2. Ser., Bot., Vol. VII, pt. 3, 1906, p. 37.  
 Bessey C. E. Phylogeny and Taxonomy of the Angiosperms. Bot. Gaz., Vol. XXIV, 1897, p. 143.  
 Campbell D. H. (1891). Contributions to the Life-History of *Isocetes*. Ann. of Bot., Vol. V, 1891, p. 331.  
 — (1905). Studies on the *Araceae*. III. Ann. of Bot., Vol. XIX, 1905, p. 329.  
 Capellini G. und Solms-Laubach, Graf zu. I Tronchi di Bennettitee del museo italiani. Mem. R. Accad. Sci. Ist. Bologna, Ser. 5, Vol. II, 1891, p. 161.  
 Carruthers W. On Fossil Cycadean Stems from the Secondary Rocks of Britain. Trans. Linn. Soc. London, Vol. XXVI, 1879, p. 676.

- Čelakovský L. J. Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüte und über den Ursprung der Blumenkrone. I. Teil. Sitzungsberichte d. k. Böhm. Gesell. d. Wiss. (M.-N. Kl.), 1896—1897; II. Teil. *ibid.*, 1900—1901.
- Chamberlain C. J. Contributions to the Life-History of *Salix*. Bot. Gaz., Vol. XXIII, 1897, p. 147.
- Chrystler M. A. The Nodes of Grasses. Bot. Gaz., Vol. XLI, 1906, p. 1.
- Coulter J. M. and Chamberlain C. J. Morphology of Angiosperms. London and New York, 1904.
- Engler A. in Engler und Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Nachtrag: Teil II—IV. Leipzig, 1897.
- Frye T. C. The Embryo-Sac of *Casuarina stricta*. Bot. Gaz., Vol. XXXVI, 1903, p. 101.
- Gardner W. On the Physiological Significance of Water-Glands and Nectaries. Proc. Camb. Phil. Soc., Vol. V, part 1, 1883, p. 35.
- Goebel K. Organography of Plants. Part II. Special Organography (English Edition), Oxford, 1905.
- Haines H. H. On two new Species of *Populus* from Darjeeling. Journ. Linn. Soc. London, Bot., Vol. XXXVII, 1906, p. 407.
- Hallier H. (1901<sup>1</sup>). Beiträge zur Morphogenie der Sporophyllen und des Trophephylls in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten. Jahrb. Hamburg. Wissen. Anstalt., Beih. 3, Vol. XIX, 1901, p. 1.
- — (1901<sup>2</sup>). Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren und Ebenalen, den polyphyletischen Ursprung der Sympetalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt. Abhandl. d. Naturw. Ver. Hamburg, Vol. XVI, 1901, p. 1.
- — (1903). Über den Umfang, die Gliederung und die Verwandtschaft der Familie der Hamamelidaceen. Beihefte z. Bot. Centralbl., Vol. XIV, 1903, p. 247.
- — (1905). Provisional Scheme of the Natural (Phylogenetic) System of Flowering Plants. New Phytologist, Vol. IV, p. 151, 1905. S. auch Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., Vol. XXIII, 1905, p. 85.
- Harms H. Über die Stellung der Gattung *Tetracentron* Oliv. und die Familie der Trochodandraceen. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., Vol. XV, 1897, p. 350.
- Henslow G. (1893<sup>1</sup>). A Theoretical Origin of Endogens from Exogens through Self-Adaption to an Aquatic Habit. Journ. Linn. Soc. London, Bot. Vol. XXIX, 1893, p. 485.
- — (1893<sup>2</sup>). The Origin of Floral Structures through Insect and other Agencies. 2. Edit. Intern. Scient. Ser. Vol. LXIV. London, 1893.
- Hill A. W. The Morphology and Seedling-Structure of the Geophilous Species of *Peperomia*, together with some Views on the Origin of Monocotyledons. Ann. of Bot., Vol. XX, 1906, p. 398.
- Hill T. G. On the Seedling-Structure of certain *Piperales*. Ann. of Bot., Vol. XX, 1906, p. 161.
- — and De Fraine E. On the Seedling-Structure of *Gymnosperms*. Ann. of Bot., Vol. XX, 1906, p. 471.
- Johnson D. S. Seed Development in the *Piperales* and its bearing on the Relationship of the Order. John Hopkins Univ. Circ., Nr. 178 (N. S., Nr. 5), 1905, p. 28.
- Lewis C. E. Studies on some anomalous Dicotyledonous plants. Bot. Gaz., Vol. XXXVII, 1904, p. 127.
- Lignier O. (1894). Végétaux fossiles de Normandie. Structure et Affinités du *Bennettites Morieroi* Sap. et Mar. (sp.). Mém. Soc. Linn. Normandie, Vol. XVIII, 1894, p. 1.
- — (1901). Végétaux fossiles de Normandie. III<sup>e</sup> Étude anatomique du *Cycadeoidea micromyela*, Mor. Mém. Soc. Linn. Normandie, Vol. XX, 1901, p. 331.
- — (1903<sup>1</sup>). Le Fruit du *Williamsonia gigas* Carr. et les *Bennettitales*. Mém. Soc. Linn. Normandie, Vol. XXI, 1903, p. 19.
- — (1903<sup>2</sup>). La Fleur des Gnétacées est-elle intermédiaire entre celle des Gymnospermes et celle des Angiospermes? Bull. Soc. Linn. Normandie, Sér. 3, Vol. VII, 1903, p. 53.

- Lignier O. (1904). Notes complémentaires sur la structure du *Bennettites Morierii* Sap. et Mar. Bull. Soc. Linn. Normandie, Sér. 5, Vol. VIII, 1904, p. 3.
- Letsy J. Contributions to the Life-History of the genus *Gnetum*. Ann. Jard. Bot., Buitenzorg, Vol. XVI (Ser. 2, Vol. I), 1899, p. 46.
- Lyon H. L. (1901). Observations on the Embryogeny of *Nelumbo*. Minnesota Botanical Studies, Vol. 2, Nr. XXXVIII, 1901, p. 643.
- (1906). The Embryo of the Angiosperms. Americ. Nat., Vol. XXXIX, 1906, p. 13.
- Morris D. On the Phenomena concerned in the Production of Forked and Branched Palms. Journ. Linn. Soc. London, Bot. Vol. XXIX, 1893, p. 281.
- Mettier D. M. The Embryology of some Anomalous Dicotyledons. Ann. of Bot., Vol. XIX, 1906, p. 447.
- Natherst A. G. (1880). Nigra anmärkingar om *Williamsonia Carruthera*. Öfvärk. k. Vetenskaps-Akad. Förhandl., Vol. XXXVII, Nr. 9, 1880, p. 33.
- (1902). Beiträge zur Kenntnis einiger mesozoischen Cycadophyten. K. Svensk Vetensk.-Akad. Handl., Vol. XXXVI, Nr. 4, 1902.
- Oliver F. W. Pteridosperms and Angiosperms. New Phytologist, Vol. V, Nr. 10, 1906, p. 232.
- Plowman A. B. The Comparative Anatomy and Phylogeny of the *Cyperaceae*. Ann. of Bot., Vol. XX, 1906, p. 1.
- Prantl K. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Englers Bot. Jahrb., Vol. IX, 1898, p. 225.
- Robertson C. The Structure of the Flowers and the Mode of Pollination of the Primitive Angiosperms. Bot. Gaz., Vol. XXXVII, 1904, p. 294.
- Saporta Gaston de (1875). Paléontologie française. 2<sup>e</sup> Série - Végétaux. Plantes Jurassiques. Vol. II. Cycadées. Paris, 1875.
- (1891). Paléontologie française. 2<sup>e</sup> Série - Végétaux. Plantes Jurassiques. Vol. IV. Types Proangiospermiques etc. Paris, 1891.
- et Marion A. P. (1881). Sur les genres *Williamsonia* Carruth. et *Goniodium* d'Orb. Compt. Rend. Acad. Sci., Vol. XCIV, 1881, p. 1185 und 1268.
- (1885). L'Évolution du Règne végétal. Les Phanérogames. Vol. I. Paris, 1885.
- Sargent E. (1903). A Theory of the Origin of Monocotyledons founded on the Structure of their Seedlings. Ann. of Bot., Vol. XVII, 1903, p. 1.
- (1904). The Evolution of Monocotyledons. Bot. Gaz., Vol. XXXVII, 1904, p. 325.
- (1906). The Early History of Angiosperms. Bot. Gaz., Vol. XXXIX, 1906, p. 420.
- Schaffner J. H. The Development of the Stamens and Carpels of *Typha latifolia*. Bot. Gaz., Vol. XXIV, 1897, p. 93.
- Scott D. H. (1900). Studies in Fossil Botany. London 1900.
- (1901). On the Structure and Affinities of Fossil Plants from the Palaeozoic Rocks. IV. The Seed-like Fructification of *Lepidocarpon*, a genus of Lycopodiaceous cones from the Carboniferous Formation. Phil. Trans. Roy. Soc., Ser. B., Vol. 194, 1901, p. 291.
- Seward A. C. The Wealden Flora. Part II. *Gymnosperms*. Catalogue of the Mesozoic Plants in the British Museum (Nat. Hist.), London, 1895.
- Shoemaker D. N. On the Development of *Hamamelis virginiana*. Bot. Gaz., Vol. XXXIX, 1906, p. 243.
- Solms-Laubach H., Graf zu (1890). Über die Fruktifikation von *Bennettites Gibsonianus* Carr. Bot. Zeit., 1890, p. 789, 805, 821, 843. Übersetzung in Ann. of Bot., Vol. V, 1891, p. 419.
- (1891). Fossil Botany (Engl. Trans.), Oxford, 1891.
- Strasburger E. Die Samenanlage von *Drumys Winteri* und die Endosperm-Bildung bei Angiospermen. Flora, XCV, 1906, p. 213.
- Treub M. Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel. Ann. Jard. Bot., Buitenzorg, Vol. X, 1891, p. 145.
- Wallace A. R. Darwinism. London, 1889.

- Wisland G. R. (1899). A Study of some American Fossil Cycads. Parts I—III, Amer. Journ. of Sci., Ser. 4, Vol. VII, 1899, p. 219, 302, 383.  
 — — (1901). A Study of some American Fossil Cycads. Part IV. On the Microsporangiate Fructification of *Cycadeoidea*. Amer. Journ. of Sci., Ser. 4, Vol. XI, 1901, p. 423.  
 — — (1906). American Fossil Cycads. Washington, 1906.  
 Williamson W. C. Contributions towards the History of *Zamia gigas* Lindl. and Hutt. Trans. Linn. Soc. London, Vol. XXVI, 1870, p. 663.  
 Willis J. C. A Manual and Dictionary of the Flowering Plants and Ferns. 2. Edit. Cambridge, 1904.  
 Vries H. de (1901). Die Mutationstheorie. Vols. I—II. Leipzig, 1901—1902.  
 — — (1905). Species and Varieties. Their Origin by Mutation. London 1905.  
 Yates J. Notice of *Zamia gigas*, a fossil plant occurring on the N. E. coast of Yorkshire. Proc. Yorkshire Phil. Soc. (read 1847), 1855, p. 37.

## Ein Beitrag zur Kenntnis der Flora der Dinarischen Alpen.

Unter Mitwirkung von A. v. Degen (Budapest)  
 verfaßt von E. Jauchem und H. Watzl (Wien).

(Mit 2 Textfiguren.)

(Fortsetzung.<sup>1)</sup>)

Das kleinste Blatt war 21 mm lang und 28 mm breit, das größte 97 mm lang und 125 mm breit, maß also mehr als das Vierfache in beiden Richtungen. Sämtliche Blätter, auch solche, die den Eindruck eines vollkommen kreisförmigen Umrisses machten, waren breiter als lang. Das Verhältnis der Breite zur Länge schwankte zwischen 1·12 (bei einem Blatt von 83 mm Länge und 93 mm Breite) und 1·62 (bei einem Blatt von 32 mm Länge und 52 mm Breite; höhere Verhältnisse, 1·75 und 1·88, habe ich nur zweimal an zweituntersten Stengelblättern beobachtet). Das mittlere Verhältnis betrug 1·32. Verhältnisse von 1·5 und darüber wurden nur achtmal beobachtet (1·50, 1·50, 1·51, 1·53, 1·54, 1·55, 1·56, 1·62). Der Blattgrund ist bei unseren Exemplaren manchmal quer abgeschnitten oder es ist nur eine seichte Bucht mit weit auseinander gehenden Rändern vorhanden, manchmal dagegen ist die Bucht über 1 cm tief und die beiderseitigen Lappen des Blattgrundes greifen dann gewöhnlich mehr oder weniger weit übereinander, so daß das Blatt wie vom Stengel durchwachsen aussieht. Die vier tiefsten beobachteten Buchten maßen 20, 23, 25, 25 mm. Die Individuen mit hohem, mehrblütigem Stengel und tief stengelumfassenden, fast schildförmigen Blättern waren an feuchten Stellen im Wald gesammelt, die niedrigen, meist einblütigen Exemplare mit kurzen, breiten Stengelblättern und weit offener oder fast fehlender Bucht gleich daneben an freien trockeneren Stellen. Daß sich zwischen den

<sup>1)</sup> Vgl. Jahrg. 1908, Nr. 4, S. 161.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische  
Datenbank/Zoological-Botanical  
Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische](#)

Botanische Zeitschrift = Plant  
Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 058

Autor(en)/Author(s): Arber E. A. N., Parkin  
J.

Artikel/Article: Der Ursprung der  
Angiospermen. 184-204

