

DIE ZWEIFEIMBLÄTTRIGEN GEHÖLZE IM SYSTEM DER ANGIOSPERMEN

VON

H. HUBER

In den letzten Jahrzehnten hat die Paläontologie der Angiospermen einen großen Aufschwung genommen. Nicht gerade, daß die Urangiosperme entdeckt worden wäre; die Funde sind alles andere als spektakulär und die ersten Schritte auf dem Lebensweg der Angiospermen werden allein durch Pollen und Blattabdrücke belegt (DOYLE 1973, 1978, HICKEY 1978). Die aber gibt es in Anzahl und sie erlauben ein paar verlässliche Aussagen.

- (1) Die Angiospermen erscheinen erstmals in der Unterkreide, regelmäßig und sicher finden sie sich seit dem Apt (MULLER 1981).
- (2) Sie führen bis ins Alb hinein einfache Blätter, meist brochidodrom geadert und vorwiegend ganzrandig. Annähernd parallel geaderte Spreiten kommen seit dem oberen Apt, zusammengesetzte seit dem Alb und craspedodrome Aderung seit der Wende Alb/Cenoman vor. Aus der untersten Oberkreide stammen die ältesten Blütenreste (DILCHER 1979).
- (3) Der Pollen ist ursprünglich unisulcat, aber bereits im Apt tritt auch tricolpater Pollen auf. Diese Neuerung beschränkt sich anfangs auf das tropische Gondwanaland, von wo aus sie allmählich auf die gemäßigten Klimagürtel übergreift (BRENNER 1976).

Diese Funde, so unscheinbar sie im Einzelnen auch sind, haben ihre Bedeutung für das Verständnis der heutigen Angiospermen. Sie belegen nicht nur das späte Erscheinen der Klasse in der Erdgeschichte und erklären so die vielen Querverbindungen zwischen den einzelnen Entwicklungslinien, sie deuten darüber hinaus eine frühzeitige Auffächerung an, die über die Differenzierung in Ein- und Zweikeimblättrige hinaus und mit dem Erscheinen der Einkeimblättrigen einher oder ihm vorangeht. Jedenfalls haben tricolpater Pollen und parallel geaderte Blätter ungefähr das gleiche Alter, auch wenn die beiden Progressionen zunächst in verschiedenen Weltgegenden auftraten.

Dadurch ist es fragwürdig geworden, ob die Unterteilung der Angiospermen in die Ein- und Zweikeimblättrigen, die dem menschlichen Ordnungssinn so stark entgegenkommt, tatsächlich den tiefsten Einschnitt in der Klasse bezeichnet oder ob sich nicht gleichzeitig mit oder noch vor Abzweigung der Monokotyledonen andere Spaltungen angebahnt haben. In diese Richtung deuten neben den Beobachtungen aus der Paläontologie einige Wahrnehmungen an rezenten Angiospermen, allen voran das bekannte Übergreifen von Monokotyledonen-Merkmalen auf Zweikeimblättrige. Daran ist nichts Besonderes, solange es sich um ursprüngliche Merkmale handelt, in die sich die beiden Linien von Anfang an teilen. Wie aber läßt es sich erklären, daß bei Zweikeimblättrigen Monokotyledonenhafte Züge auftreten, an deren hohem Ableitungsgrad kein Zweifel besteht? Beispiele dafür liefern die adossierten Vorblätter der Annonaceen, Aristolochiaceen und von Eupomatia (ENDRESS 1977), die in Lang- und Kurzzellen gegliederte Rhizodermis (v. GUTTENBERG & MÜLLER-SCHRÖDER 1958, v. GUTTENBERG 1968) und die Koleoptile der Nymphaeaceen (HAINES & LEE 1975). Es erübrigt sich, die Merkmale, die hierher gehören, aufzuzählen. Wichtig ist nicht ihre Zahl, sondern ihre Verbreitung. Sie beschränkt sich auf wenige Gattungen, Familien und Ordnungen der Zweikeimblättrigen. An erster Stelle sind zu nennen

die Aristolochiaceen (mit *Asarum*), Nymphaeaceen und Piperaceen, an zweiter die Annonales und schließlich begegnet man verirrten Merkmalen von Einkeimblättrigen bei Berberidales und Centrospermen.

Das Vorkommen von Monokotyledonen-Merkmalen bei inner wieder den gleichen Zweikeimblättrigen läßt allein den Schluss zu, daß diese Merkmale innerhalb der Zweikeimblättrigen entstanden sein müssen, sich aber bei ihnen nicht mehr allgemein auszubreiten vermochten, sondern auf eine oder einige wenige zusammenhängende Gruppen beschränkt blieben, aus denen oder aus der schließlich die Einkeimblättrigen hervorgegangen sind. Zu der Zeit, als diese Merkmale verfügbar wurden, waren die Dikotyledonen schon zu tief gespalten, als daß sich die Neuerungen noch hätten allgemein durchsetzen können.

So gesehen, drängt sich die Annahme von zwei - im Vergleich mit der Einteilung in die Mono- und Dikotyledonen - basalen Hauptgruppen der Angiospermen auf, deren eine die Polycarpiceae, Centrospermen und Einkeimblättrigen umfaßt, während die andere, von Monokotyledonen-Merkmalen fast freien Großteil der Zweikeimblättrigen hervorgebracht hat. Die Unterscheidung der beiden Hauptgruppen gründet sich auf sehr verschiedene Merkmale.

Erste Hauptgruppe

Blütenhülle, Androeum und Gynaeum, wenn vielgliedrig, häufig schraubig, wenn wirtelig, häufig dreizählig, auch wenn gut entwickelt, nicht immer in Kelch und Krone gegliedert.

Krone nicht gedreht (ausgenommen Plumbaginales).

Nektarsekretion der Blüte, wenn vorhanden, aus Blattorganen.

Teilung der Pollenmutterzelle nicht selten sukzeden.

Pollen mit einer bis zahlreichen Aperturen oder ohne solche.

Samen nicht selten mit Speichermazellus (Perisperm).

Adossierte Vorblätter und intrapetiolare Nebenblätter nicht selten; paarige Nebenblätter selten (nur einige Centrospermen).

Häufig mit ätherische Öle führenden Idioblasten.

Stärkekörner nicht selten zusammengesetzt oder vom "Pteridophyten-Typus" (CZAJA 1978).

Phenylpropankörper (wie Ellagsäure, Leucodelphinidin, Myricetin) selten.

Zweite Hauptgruppe

Blütenhülle selten schraubig, wenn aus mehr als einem Wirtel bestehend, in Kelch und Krone gegliedert; Androeum und Gynaeum niemals schraubig; Blüte bis auf das Gynaeum selten dreizählig.

Krone häufig gedreht.

Nektarsekretion der Blüte, wenn vorhanden, meist aus Achse oder Discus.

Teilung der Pollenmutterzelle simultan (ausgenommen Apocynaceen, Asclepiadaceen und Podostemonaceen z. T.).

Pollen mit 3 bis zahlreichen Aperturen, sehr selten ohne solche.

Samen ohne Speichermazellus.

Adossierte Vorblätter und intrapetiolare Nebenblätter sehr selten; paarige Nebenblätter verbreitet.

Ätherische Öle führende Idioblasten selten.

Stärkekörner sehr selten zusammengesetzt, selten (vor allem bei Wasserpflanzen) vom "Pteridophyten-Typus".

Phenylpropankörper verbreitet.

Im Ganzen präsentiert die erste Hauptgruppe, trotz geringerer Sippenzahl, die ungleich größere Merkmalsfülle. Die breite Streuung der Merkmale führt zwangsläufig zu einem reichen Bestand an abgeleiteten wie ursprünglichen - im Sinn von Gymnospermenhaften - Eigentümlichkeiten, zu der es in der zweiten Hauptgruppe nichts Vergleichbares gibt. Dennoch wäre es oberflächlich geurteilt, sich die beiden Gruppen als primitiv und abgeleitet einander gegenüber zu denken. Ist es doch die erste Hauptgruppe, die einige der am weitesten abgeleiteten und am höchsten angepassten Familien hervorgebracht hat, wie die Bromeliaceen, Cacteen, Chenopodiaceen, Cyperaceen, Gramineen und Orchideen. In diesem Zusammenhang verdienen jene Neuerungen erwähnt zu werden, die in der ersten Hauptgruppe verbreitet sind und in der zweiten ganz (Perisperm) oder in typischer Ausprägung (adossierte Vorblätter) fehlen oder nur äußerst selten vorkommen (Medialstipeln, Vorläuferspitzen, zusammengesetzte Stärkekörner).

Angesichts des geringen Alters der Angiospermen darf es eine allzu scharfe Demarkationslinie zwischen den beiden Hauptgruppen ebensowenig erwarten wie zwischen den Ein- und Zweikeimblättrigen. Beispiele für Übergreifende Merkmale sind

- (1) die Ausbildung von Vorläuferspitzen, zahlreich bei den ein-, seltener bei den zweikeimblättrigen Vertretern der ersten Hauptgruppe, aber auch bei *Actinidia* (TROLL 1939), die zur zweiten Hauptgruppe gehört;
- (2) die craspedodrome Aderung der Blätter in vielen Familien der zweiten Hauptgruppe, doch auch bei den Berberidales, die zur ersten gehören (HICKEY & WOLFE 1975);
- (3) die Nektarsekretion aus Filamenten oder Petalen, vielfach in der ersten Hauptgruppe, aber auch bei *Camellia* (MELCHIOR 1925) und *Ilex* (LOESENER 1908) in der zweiten;
- (4) der tricolpate oder davon abgeleitete Pollen, verbreitetes Merkmal der zweiten Hauptgruppe, in der ersten beschränkt auf Berberidales, Centrospermen und Illiciales, in deren Umkreis fast sicher auch die Trochodendraceen gehören;
- (5) Stärke-führende, von Proteinkristalloiden oder -filamenten freie Siebröhrenplastiden, die in der zweiten Hauptgruppe vorherrschen, in der ersten nur bei wenigen Ordnungen gefunden werden (BEHNKE 1961);
- (6) das erratische Vorkommen von Benzylisochinolinalkaloiden in bislang acht Ordnungen der zweiten Hauptgruppe im Gegensatz zu einem massiven bei Annonales und Berberidales in der ersten (DAHLGREN & al. 1961).

Die erste Hauptgruppe

Die von Haus aus merkmalsreichere erste Hauptgruppe entmischte sich alsbald in mehrere Entwicklungslinien, von denen die drei gegensätzlichsten mit dem größten Formenreichtum auf uns gekommen sind. Es sind das

- (1) die holzigen Polycarpicace (ohne Illiciales und Piperales),
- (2) die Centrospermen nebst den Berberidales und
- (3) die Nymphaeales mit den eigentlichen Einkeimblättrigen.

Bei aller Unähnlichkeit hängen sie miteinander zusammen und zwar sind die holzigen Polycarpicace mit den beiden anderen durch minder artenreiche Zwischengruppen verknüpft, nämlich die Illiciales, die zu den Centrospermen überleiten (BUXBAUM 1961) und die Piperales (ohne Chloranthaceen), die den Anschluß an die Nymphaeales (DAHLGREN & CLIFFORD 1982) und Monokotyledonen herstellen, ohne daß sie mit einer bestimmten Ordnung derselben besonders nahe verwandt wären.

Die holzigen Polycarpicace sind bekanntlich die Angiospermen mit der größten Häufung von Gymnospermen-Merkmalen. Das hat ihnen zum Ruf einer besonderen Ursprünglichkeit verholfen und läßt sie in den meisten Systementwürfen eine Ahnenrolle spielen. Diese Darstellung wird durch die Tatsachen nicht ganz gerecht und verlangt nach einer Einschränkung. Das zeigen einerseits der Vergleich der holzigen Polycarpicace mit den (wegen ihrer intermediären Stellung davon ausgeschlossenen) Illiciales und andererseits die innere Gliederung der holzigen Polycarpicace.

Die Illiciales sind in ihrem tricolpaten und davon abgeleiteten Pollen weiter fortgeschritten als die holzigen Polycarpicace im engeren Sinn. Dem Ableitungsgrad der Nodien und Blättücken nach entsprechen sie den höchststehenden Annonales. Ursprünglicher als die ganzen holzigen Polycarpicace erweisen sie sich durch das Vorkommen der Phenylpropankörper Leucodelphinidin und Myricetin, die jenen abgehen und in der ersten Hauptgruppe im Ganzen ungewöhnlich sind, bei der zweiten dagegen so gut wie bei den Coniferen - das Leucodelphinidin darüber hinaus auch bei den Farnen - weit verbreitet sind (HEGNAUER 1962) und zur Grundausstattung der Samenpflanzen gehören. Auch das Fehlen von Benzylisochinolinalkaloiden scheint ein ursprüngliches Merkmal der Illiciales zu sein.

Innerhalb der holzigen Polycarpicace hat eine frühe Spaltung drei scharf getrennte Ordnungen hervorgebracht; Ordnungen, wenn man davon absieht, eine jede halbwegs kenntliche Familie in diesen Rang zu erheben, was zwar die Ordnungen vermehrt, aber nicht die Ordnung. Es sind das die Winterales, Annonales und Aristolochiales. Von diesen stehen die Winterales, definiert durch das Fehlen von Benzylisochinolinalkaloiden, Exotesta-Samen (CORNER 1976) und der

Abwesenheit von Diaphragmen oder Nestern von Steinzellen in Mark (METCALFE & CHALK 1950) den Illiciales, mit denen sie diese Merkmale teilen, am nächsten. Darüber hinaus gibt es bei den Winterales eine zögernde Neigung der Staubblätter und Karpelle zu verwachsen. Die Ordnung enthält die Familie Winteraceen mit freien Staubblättern, meist zu Tetraden verbundenen Pollen (WALKER 1976) und apo-, selten syn- oder parakarpem Gynäzeum sowie die Canellaceen mit einer Staubblattröhre, einzelnen Pollenkörnern und parakarpem Fruchtknoten.

Mit den Winterales und Illiciales stimmen die Annonales in ihrer schraubigen oder mehrwirteligen Blütenhülle und der allein vom äußeren Integument abgeleiteten Samenschale überein, jedoch liefern nicht die Exo- sondern Meso- oder Endotesta das Festigungsgewebe und im Gegensatz zu Winterales und Illiciales sind Benzylisochinolinalkaloide verbreitet, oft gibt es auch Steinzellen oder Diaphragmen im Mark. Es hat sich eingebürgert, die Familien, die hierher gehören, nach dem Bau der Nodien und der Zahl der Blattlücken auf zwei Ordnungen zu verteilen, auf die eine die Magnoliaceen und Annonaceen, auf die andere die Monimiaceen und Lauraceen um nur die artenreichsten zu nennen. Wie sehr ein so schematisches Vorgehen sichere Zusammenhänge auseinanderreißt, hat ENDRESS (1980) am Beispiel von *Austrobaileya* beschrieben. Diese nähert sich in ihren Blüten und Samenmerkmalen den Annonaceen, schließt sich aber in Vegetativen ganz den Monimiaceen an, während *Eupomatia* mit Nodien, Blattspursträger und Samen mehr zu den Annonaceen neigt, von denen sie ein Blütenbecher nach Art der Monimiaceen unterscheidet (ENDRESS 1977).

Einen ganz anderen Weg als Winterales und Annonales, die beide in ihrer Samenschale abgeleitet, aber den Merkmalen der Blütenhülle und zum Teil auch des Leitgewebes konservativ sind, haben die Aristolochiales eingeschlagen. Bei ihnen beteiligen sich in Allgemeinen beide Integumente an der Konstruktion der Samenschale, vor allem das Exotegmen, das aus verholzten Fasern oder tracheidenähnlichen Zellen besteht. Der ursprünglichen Samenschale stehen eine abgeleitete, fast immer einreihige und verwachsenblättrige Blütenhülle und Verwachsungstendenzen im Androeum gegenüber. Benzylisochinolinalkaloide (Magnoflorin) scheinen nur bei einer Familie vorzukommen, aber auch da werden sie meist durch die davon abgeleitete Aristolochiasäure ersetzt (HEGNAUER 1964). Myristicaceen und Aristolochiaceen, die beide hierher gehören, kommen sich auch in den Pollenmerkmalen nahe (WALKER 1976). Mit den Aristolochiales sind ferner die Rafflesiaceen verwandt, nur bleibt die Frage, ob die Verwandtschaft so nahe ist, daß sie damit eine Ordnung bilden.

Es überrascht vielleicht, daß in diesem Zusammenhang die Rede noch kaum auf die Siebröhrenplastiden gekommen ist, von denen in den letzten Jahren so viel zu lesen war und die gerade bei dieser Gruppe eine ungewöhnliche Vielfalt hervor-

bracht haben (BERNKE 1981). Schließlich gibt es Ordnungen, zu deren Abgrenzung oder Gliederung sie sich denkbar hilfreich erwiesen haben. Das ist bei den holzigen Polycarpicace nicht der Fall. Bei ihnen besteht auf den ersten Blick keine positive Korrelation von morphologischen und Plastiden-Merkmalen. Aber vielleicht ist diese Nicht-Korrelation nur ein Artefact, wenigstens teilweise hervorgerufen durch eine apodiktische Terminologie, die a priori das eine Merkmal dem anderen überordnet. Dadurch werden Zusammenhänge verdeckt, wie bei den Winterales schön zu sehen ist, die in ihren Siebröhrenplastiden stets Stärkeeinschlüsse, bei einer Familie (Canellaceae) außerdem ringförmige Filamente, aber niemals Proteinkristalloide enthalten und den Annonales, die bei aller Vielfalt stets auch Stärkeeinschlüsse führen, daneben häufig Proteinkristalloide, die von ringförmigen Filamenten begleitet werden können, aber Filamente ohne Kristalloide kommen nicht vor. Es ist im Übrigen nichts gewonnen, wenn man die Ordnung zerlegt und die Laurales davon abtrennt. Die Streuung der Plastidenmerkmale ist in der einen Teilordnung so breit wie in der anderen. Es bleiben somit nur die Aristolochiales mit einem bedenklich breiten Plastidenspektrum. Das gilt vor allem für Asarum mit keilförmigen Proteinkristalloiden, wie sie sonst nur bei den eigentlichen Einkeimblättrigen vorkommen. Ferner isoliert sich Asarum - neben den Rafflesiaceae, denen man als Schmarotzerpflanzen eine gewisse Warrenfreiheit zugestehen muß - unter den ganzen holzigen Polycarpicace, diesmal Illiciales und Piperales eingerechnet, durch das Fehlen von Stärke in den Siebröhrenplastiden. Aus morphologischen, anatomischen und chemischen Gründen (Vorkommen von Aristolochiasäure bei einer Asarum-Art nach COUTTS & al. 1959, zit. nach HEGNAUER 1964) steht die Zugehörigkeit der Gattung zu den Aristolochiaceae außer Frage. Ringförmige Proteinfilamente, ein an sich seltenes Merkmal, sind fast ganz auf die erste Hauptgruppe beschränkt und kommen bei den holzigen Polycarpicace (nicht Illiciales) in allen drei Ordnungen vor. Das deutet Beziehungen zu den Centrospermen an als der einzigen Ordnung, die insgesamt durch dieses Merkmal ausgezeichnet ist.

Die andere große Entwicklungslinie der ersten Hauptgruppe, mit den holzigen Polycarpicace verbunden, aber im Gegensatz zu ihnen vielfach zu krautigen Lebensformen fortgeschritten, sind die Centrospermen nebst den Berberidales. Die Frage nach der Zugehörigkeit der Polygonales und Plumbaginales zu diesem Ast läßt sich nicht sicher beantworten. Das Vorkommen von Leucanthocyanen einschließlich Leucodelphinidin und von Gallussäure in beiden Ordnungen, bei den Plumbaginales ferner Myricetin und Ellagsäure, sprechen auf den ersten Blick gegen die Möglichkeit einer Verwandtschaft mit Ordnungen aus der ersten Hauptgruppe, in der alle diese Stoffe selten sind, aber zumindest beim Besitz der Phenylpropankörper Leucodelphinidin und Myricetin scheint es sich um ein Übersesehenes Gymnospermen-Merkmal zu handeln, das den verwandten Ordnungen ab-

handen gekommen ist. Schwieriger ist der intrastaminale Discus mancher Polygonales und die schraubig gedrehte Krone der Plumbaginales mit einer Zugehörigkeit zur ersten Hauptgruppe zu vereinbaren.

Centrospermen und Berberidales, so unähnlich sie sich in ihrer Physiognomie auch sind, teilen einige Merkmale, die auf gemeinsamen Ursprung hinweisen, wie das nicht selten von mehreren kurzlebigen Kambien gebildete Sekundärholz, das Fehlen von ätherischen Ölen führenden Idioblasten, das häufige Vorkommen von Triterpenen und Triterpensaponinen und die weite Verbreitung von Phenylalaninalkaloiden.

Die Nymphaeales und eigentlichen Einkeimblättrigen sind der vielfältigste Zweig der ersten Hauptgruppe und wandeln den Bauplan der Angiospermen am weitesten ab. Sie haben Beziehungen zu den Piperales und holzigen Polycarpicae. Solche zu den Berberidales sind möglich, aber unsicher; vielleicht können homorrhizale Bewurzelung, Verlust der Kambien und die mitunter gelappten oder zusammengesetzten Blätter (Araceen, *Dioscorea*, *Tacca*) so gesehen werden.

Die Gliederung dieser Entwicklungslinie stößt auf Schwierigkeiten. Unbestritten ist die Sonderstellung der Nymphaeales mit schraubigem Blütenbau, reichlich Sklereiden in den Blättern und dem Vorkommen von Ellagsäure. Ihre Siebröhrenplastiden führen Stärke, keine Proteinkristalloide oder -filamente und erinnern damit an die der Berberidales und Piperales. Den Piperales und Scitamineen entspricht der Speichernuzellus (Perisperm), den letztgenannten auch die in Lang- und Kurzzellen gegliederte Rhizodermis; diese und die laminare Plazentation kehrt bei den Melobiae wieder. In eine ganz andere Richtung, nämlich auf Berberidales und Liliifloren verweisen die anomocytischen Spaltöffnungen. Ihre nächsten Verwandten finden die Nymphaeales unter den Einkeimblättrigen als Ganzes, nicht bei einer bestimmten Ordnung.

Die Einkeimblättrigen im engeren Sinn zerfallen bekanntlich in mehrere Ordnungen, die, wie DAHLGREN & CLIFFORD (1940) zeigen, vielfältig miteinander verbunden sind. Im Netz dieser Beziehungen zeichnen sich nur wenige nennenswert tiefe Einschnitte ab, am stärksten vielleicht der zwischen den Liliifloren (Dioscoreales, Asparagales, Liliales und Orchidales) auf der einen Seite und den übrigen Ordnungen auf der anderen. Es ist gut möglich, daß sich diese Kluft noch vertieft, wenn erst die durch eine doppelte, korollinische Blütenhülle oberflächlich den Liliifloren ähnlichen Ordnungen (Haemodoriales, Pontederiales, Velloziales) genauer untersucht sein werden.

Liliifloren (Ordnungen wie oben, vielleicht auch Triuridales)

Gelegentlich saprophytische Lebensweise.

Rhizodermis nicht (ausgenommen Orchidaceen s. T.) in Lang- und Kurzzellen differenziert.

Exodermis, wenn mehrschichtig, fast immer mit Lang- und Kurzzellen.

Mittlerippe stets einfach (BOWARD-COMOVER 1982).

Spaltöffnungen meist anocytisch (Ausnahmen bei Asphodelaceen und Orchidaceen).

Pollen meist sulcat, nicht mit einer einzigen, kreisrunden Apertur.

Karpelle meist mit (2 bis) zahlreichen Samenanlagen (ausgenommen Triuridales); Fruchtknoten nicht pseudomonomer.

Stärkekörner nicht vom "Pteridophyten-Typus", sehr selten (wenige Orchideen) zusammengesetzt.

Cyanogene Glycoside sehr selten (JURATZ 1954 zit. nach REGMAUER 1963).

Arales, Palmas, Scitamineae, Melobias, Eranthisatae nebst Satelliten

Saprophytische Lebensweise fehlt.

Rhizodermis häufig in Lang- und Kurzzellen differenziert.

Exodermis, wenn mehrschichtig, stets einheitlich.

Mittlerippe bei fiedrig geaderter Spreite häufig zusammengesetzt.

Spaltöffnungen mit 2 oder mehr Nebenzellen.

Pollen häufig mit einer einzigen, kreisrunden Apertur (ulcerat).

Einsamige Karpelle und Pseudomonomerie verbreitet.

Stärkekörner häufig vom "Pteridophyten-Typus" oder zusammengesetzt (CEAJA 1978).

Cyanogene Glycoside nicht selten.

In beiden Ästen der Einkeimblättrigen gibt es Familien und Ordnungen mit ursprünglichen, von den Dikotyledonen überkommenen Merkmalen. Unter den Liliifloren finden sie sich gehäuft bei den Dioscoreales (letzte Zusammenfassung bei DAHLGREN & CLIFFORD 1982). Höchst merkwürdig sind in dieser Hinsicht die exotegmischen Samen von *Tamus* mit einer zusätzlichen Endotesta wegen ihrer Ähnlichkeit mit jenen der Aristolochiaceen (SUESSENGUTH 1921, NETOLITSKY 1926).

Die übrigen Monokotyledonen verfügen über eine kleinen Zahl solcher Merkmale und nirgends kommt es zu einer auffälligen Anreicherung. Erwähnung verdienen die Arales mit ihrer zellulären Endospermibildung, die Helobiae mit Speicherembryonen, die Scitamineen und Hydatella mit Perisperm und die Taccaceen mit einer wie bei den Dikotyledonen gebildeten Antherenwand (DAVIS 1966). Die Streuung dieser Merkmale und die vielfachen Übereinstimmungen zwischen den Ordnungen führen zu dem Schluß, daß sie sich in mehreren parallelen Linien aus einer gemeinsamen, zweikeimblättrigen Ausgangsgruppe entwickelt haben müssen.

Die zweite Hauptgruppe

Was die zweite Hauptgruppe vor der ersten auszeichnet, sind nicht so sehr besondere Neuerungen; die gibt es zwar, aber von Erwerbungen auf dem Gebiet der sekundären Pflanzstoffe abgesehen, ist kaum eine auf die zweite Hauptgruppe beschränkt. Die vielfältigen Discusgebilde und schraubig verdrehten Kronblätter gehören zu den wenigen morphologischen Besonderheiten, die der ersten Hauptgruppe fast fehlen - wie vergleiche aber unter Polygonales und Plumbaginales -, in der zweiten dagegen verbreitet sind. Was die zweite Hauptgruppe vor allem unterscheidet, ist ihr im Vergleich mit der ersten Gruppe ausgedünnter Merkmalsbestand. Nur was die Entwicklung sekundärer Inhaltsstoffe angeht, kann von einer Verarmung keine Rede sein. Spektakuläre Gymnospermen-Merkmale, wie das gefäßfreie Sekundärholz (Trochodendron hat wahrscheinlich weder mit den Hamamelidales noch überhaupt die zweite Hauptgruppe etwas zu tun, sondern gehört eher in die Nähe der Illiciales), Pollenkörner mit nur einem Keimfeld oder gar solche mit dem Keimfeld am proximalen Pol (WALKER 1971) kommen nicht vor. Indes gehen die Gymnospermen-artigen Merkmale nicht ganz ab und wenigstens eines hat sich in der zweiten Hauptgruppe besser erhalten oder weiter ausgebreitet als in der ersten, nämlich die schon erwähnten Phenylpropankörper Leucodelphinidin und Myricetin.

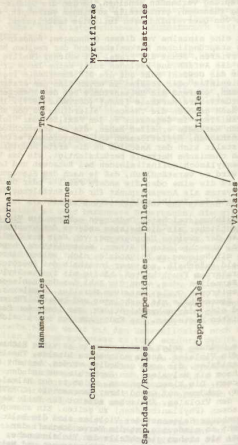
Verarmt, wie gesagt, ist die zweite Hauptgruppe in ihrem Bestand an morphologischen Merkmalen, nicht an Möglichkeiten sie zu kombinieren; hierin übertrifft sie die erste Hauptgruppe, die Einkeimblättrigen vielleicht ausgenommen. Die

Ordnungen lassen sich weithin durch Umstellung einiger weniger Merkmale entstanden denken. Während die meisten zur Sympetalie fortgeschrittenen von den übrigen leicht abgerückt und auch untereinander oft mehr durch Konvergenzen als gemeinsamen Ursprung verbunden scheinen, hängen die Gehölz-Ordnungen eng zusammen, großenteils zu Ringen verknüpft, die sich infolge von Querverbindungen teilweise umschließen.

Da nicht eine einzelne von diesen Ordnungen, sondern alle zusammen den ursprünglichen Merkmalsbestand der zweiten Hauptgruppe konservieren, lohnt die Frage, mit welcher Familie oder Ordnung die Aufzählung beginnen soll, keine lange Erörterung. Wer das Gewicht mehr auf die Blütenmerkmale legt, wird den Dilleniales oder Rosales im engen Sinn den ersten Platz einräumen, während die Holzanatomie bei den Theaceen noch altertümlichere Merkmale findet (GOTTWALD 1977). Ihrer Samenschale nach gehören die Theaceen allerdings zu den abgeleiteten Familien, im Gegensatz zu den Familien der Violaes, bei denen sich Merkmale erhalten haben, die an Aristochlochiaceen, Chloranthaceen, Myristicaceen und Papaveraceen erinnern. Ganz anders stellt sich der Anschluß an die erste Hauptgruppe dar, wenn man chemische Merkmale berücksichtigt, wie das Vorkommen von Benzylisochinolinalkaloiden bei Rutaceen und Leguminosen. So wird es verständlich, daß je nach dem Standpunkt des Betrachters die eine oder die andere Familie oder Ordnung aus dem Ringsystem als Ausgangspunkt für die Entfaltung des Hauptkontingents der Zweikeimblättrigen erscheint.

Zu den beziehungsreichsten Ordnungen gehören die Violaes. Sie zeigen deutlicher als die meisten anderen den ursprünglichen Bauplan der zweiten Hauptgruppe: von Haus aus Gehölze mit einfachen, abwechselnden Blättern, Nebenblättern, hypogynen Blüten mit Neigung zu Polyandrie, nicht selten Discusymbildungen, bald außerhalb, seltener innerhalb des Androeums, syn- oder parakarpem Fruchtknoten, häufig mit freien Styluli, vielsamigen Karpellen oder, wenn die Zahl der Samenanlagen zurückgeht, epitropen Ovula; massivem Nuzellus, komplexer, bitegmischer Samenschale mit verholzter und kristallführender Endotesta und ein- oder mehrschichtigem, aus liegenden Fasern zusammengesetzten Exotegmen. Das Endosperm ist meist reichlich.

Kaum eine Ordnung zeigt Beziehungen in so viele Richtungen wie die Violaes. Außer solchen zu Linales, Theales und Capparidales, die noch gewürdigt werden, besteht ein Zusammenhang mit Malvaes, den Euphorbiaceen und den Dilleniaceen. Die Elaeocarpaceen, meist zu den Malvaes gerechnet, gehören auf Grund ihrer Samenschale (CORNER 1976) zu den Violaes. Ähnliches scheint für Teile der Euphorbiaceen (Phyllanthoideen) zu gelten. Ein anemophiler und anemochorer Seitenast der Violaes sind die Salicaceen. Nicht so eindeutig ist die Verwandtschaft der Urticales; sie stehen gleichfalls den Violaes nahe, zeigen aber außerdem Anklänge an Dilleniaceen und Malvaes.



Ordnungsgesüst der zweiten Hauptgruppe

Für die Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse der Violaes ist die Falterfamilie der Nymphaliden hilfreich. Die Raupen der Unterfamilie mit den meisten ursprünglichen Merkmalen leben meist auf holzigen Polycarpicac (Annonaceen, Lauraceen), außerdem an Sapindaceen und Mimosaceen, die der weniger heterobathmischen Unterfamilien vorzugsweise an Violaes (Flacourtiaceen, Violaceen) und Urticales sowie den Satellitenfamilien der Violaes Euphorbiaceen, Passifloraceen und Salicaceen, deren Zusammengehörigkeit nicht bestritten ist. Dabei fällt auf, daß die Malvales trotz ihrer Beziehungen zu den Violaes fast ganz gemieden werden.

Von den Violaes ist es ein kleiner Schritt zu den Linales, die häufig zu opponierter Blattstellung übergehen, mit stets synkarpen Gynäzeum, den regelmäßig epitropen Samenanlagen einzeln oder paarweise in den Fruchtfächern und ohne eine Kristallschicht in der Testa. Wie bei den unmittelbar folgenden Ordnungen verdrängt der Speicherembryo schrittweise das Endosperm.

Beziehungen bestehen außer zu den Violaes und Celastrales durch die Malpighiaceen zu den Zygophyllaceen (CORNER 1976), einer Familie, die den Rutales nahe steht, aber nicht dazu gehört.

Die Celastrales wandeln den Merkmalsbestand der Linales in wenigen Einzelheiten ab: die Nebenblätter gehen häufig verloren, das Andrözeum beschränkt sich auf einen Wirtel und die Styluli verwachsen in einen Griffel. An die Stelle eines veränderlichen Discus, der bei den Linales meist schwach entwickelt ist oder fehlt, tritt ein oft stattlicher und häufig intrastaminaler. Die Samenanlagen sind apotrop orientiert.

Schließt man alle Familien aus, die sich anderen Ordnungen nähern, wie Aquifoliaceen, Icacinaceen und Staphyleaceen, dann bleiben ganz wenige legitime Mitglieder der Celastrales. Ein Familienmerkmal der Celastraceen (wenn nicht Ordnungsmerkmal der Celastrales) ist die Speicherung von Dulcit, was sich bei *Brexia* wiederholt, deren Ausschluß aus den Escalloniaceen und den ganzen Cornales Verf. 1963 vorgeschlagen hat (PLOUVIER 1956 zit. nach HEGNAUER 1964).

Die Myrtifloren bringen peri- und epigyne Blüten neu ins Spiel, sonst kombinieren sie das oft vielgliedrige Andrözeum und die zahlreichen Samenanlagen der Violaes mit der meist gegenständigen Belaubung, dem intrastaminalen Discus, synkarpen Gynäzeum, echten Griffel und den Speicherembryonen der Celastrales. Der Samenschale nach ist die Ordnung gespalten. Combretaceen, Lythraceen und Onagraceen sind in diesem Merkmal konservativ und den Violaes, Linales und Celastrales ähnlich; Melastomataceen, Myrtaceen und Rhizophoraceen führen dagegen eine Exomesotesta und leiten so zu den Rosales und

Theales über (CORNER 1976, BRIGGS & JOHNSON 1979). Den Zusammenhang mit den Theales stellen die Lecythidaceen und Chrysobalanaceen her, die letzten außerdem noch den mit den Rosales.

Mit den Myrtifloren beginnen die Ordnungen mit häufigem Vorkommen von Ellagi- und Gallitanninen. Eine davon sind die etwas isolierten Rosales im engeren Sinn. Ihre Beziehungen weisen auf Myrtifloren, Theales und Cornales.

Von den bisher behandelten Ordnungen unterscheiden sich die Theales durch ihre tenuinucellaten Samenanlagen. In Übrigen greifen sie voll auf das Merkmalsreservoir der Violales, mit denen sie die Ochnaceen verbinden, und der Myrtifloren zurück. An die einen erinnern die meist abwechselnden Blätter, die Nebenblätter der Ochnaceen, die hypogynen Blüten, das Fehlen eines Discus und die häufig freien Stylis an die anderen das Fehlen von Nebenblättern bei den übrigen Familien, das synkarpe Gynäzeum, die Exo- und Exonesotests und die Speicherembryonen. Uneinheitlich ist die Ordnung in ihren Sekundärholz. Die Theaceen selbst verkörpern den ursprünglichsten Bauplan, der in der zweiten Hauptgruppe und bei den gefäßführenden Angiospermen überhaupt vorkommt (GOTTWALD 1977), die übrigen Theales ein mittleres Stadium. Ähnlich den Rosales. Sie stehen hierin auf einer tieferen Stufe als die meisten Myrtifloren.

In den Umkreis der Theales gehören die Ebenaceen. Sie speichern Guttapercha wie die verwandten Sapotaceen (HEGNAUER 1966) und nähern sich in diesem Merkmal stärker den Celastraceen als den Theales. Zwei sympetale Ordnungen mit Beziehungen zu den Theales sind die Bicornes und Primulales, wie Ebenaceen und Sapotaceen beide mit biternischen, tenuinucellaten Samenanlagen. Theales, Sapotaceen und Primulaceen akkumulieren reichlich Triterpensäponine und sind sich in ihrem Polyphenolspektrum ähnlich. Dadurch erinnern sie an die Rosales im engeren Sinn die Saxifragales (beschränkt auf Crassulaceen, Grossulariaceen und Saxifragaceen) und einige Familien der Cornales.

Die Cornales sind mit den Theales durch Übergänge verbunden. Bei ihnen geht die Vereinfachung der Samenanlagen noch einen Schritt weiter, sie werden unitegmisch. Das ursprüngliche Sekundärholz mit leiterförmigen Gefäßdurchbrechungen und oft apotrachealen Längsparenchym erinnert an das der Theaceen. Die endospermreichen Samen erleichtern die Abgrenzung von den Theales. Einige bei den Cornales nicht allgemein verbreitete Merkmale scheinen den Celastraceen mit denen sie durch die Icacinaceen verbunden sind, wenige den Myrtifloren entliehen. Zur ersten Kategorie zählen die gegenständige Blattstellung, die Rückbildung des Androeum auf einen Wirtel, der breite, intrastaminale Discus und die einsamigen Fruchtfächer der Cornaceen, zur zweiten die Epigynie (selten Perigynie) der Cornaceen und anderer Familien.

Ein wichtiges Ordnungsmerkmal ist der Besitz von Pseudoindikanen oder Iridoiden Verbindungen (DAHLGREN 1975, 1980). Die paar Familien, denen sie abgehen (Aquifoliaceen, Diapensiaceen, Styracaceen) leiten dadurch sowie mit ihrer streng abwechselnden Belaubung und dem Fehlen eines Discus zu den Theales über, die Styracaceen außerdem durch ihre bei mehreren Gattungen noch bitegmischen Samenanlagen.

Die Bicornes teilen mit den Cornales das häufige Vorkommen von Pseudoindikanen und mit den Theales die bitegmischen Samenanlagen. Die Ordnung hängt über die Actinidiaceen mit den Dilleniaceen zusammen. Eine andere Sympetalen-Ordnung aus der engsten Verwandtschaft der Cornales sind die Dipsacales, deren am stärksten isolierte Familien Adoxaceen und Sambucaceen DAHLGREN (1975) zu den Cornales gestellt hat.

Die Hamamelidales kommen den Theales und Cornales nahe. Mit beiden, was die Theales angeht, wenigstens der namengebenden Familie, teilen sie ein konservatives Sekundärholz, mit den Theales im Ganzen die abwechselnde Belaubung, die Skelettidioblasten im Mesophyll, die Exomesotesta und die kräftig entwickelten Embryonen, wenn auch das Endosperm erhalten bleibt. Wie die Theales führen die meisten Familien zwei Integumente, die Betulaceen, *Carpinus* ausgenommen, allerdings nur eins. Im Gegensatz zu Cornales und Theales, bei denen Styluli und echte Griffel vorkommen, dominieren bei den Hamamelidales die freien Styluli, bei einer Familie (Platanaceen) gibt es sogar Apokarpie. Pseudoindikane fehlen im Allgemeinen, finden sich aber bei *Liquidambar* (PLOUVIER & PAVRE-BONVIN 1971 zit. nach JENSEN & al. 1975). Ebenso gibt es intrastaminale Discusgebilde, wenn auch selten. Von den Theales im engeren Sinn und den ganzen Cornales weicht die Ordnung durch den Besitz von Nebenblättern und die crassinucellaten Samenanlagen ab.

Die Hamamelidales haben es als die hypothetischen Vorfahren der Kästchenblütler zu unverdientem Ansehen gebracht. Die einzigen Amentiferen, die sicher hierher gehören, sind die Betulaceen und Platanaceen. Im Unkreis der Hamamelidales sind auch die Saxifragales im engeren Sinn und die Paeoniaceen beheimatet. Das Fehlen von Nebenblättern bringt sie oberflächlich in die Nähe der Theales, von denen sie sich durch die Neigung zur Teilung der Blattspreite, einen oft deutlichen intrastaminalen Discus, crassinucellate Samenanlagen und - nur Saxifragales - drüsigte Behaarung unterscheiden.

Von den Hamamelidales ist es ein so kleiner Schritt zu den Cunoniales, daß man sich fragt, ob diese Trennung zu- recht erfolgt. Unterschiede liegen in der meist gegenständigen, häufig gefiederten Belaubung und den stets hypogynen Blüten der Cunoniales. Sofern ein Discus vorkommt, verhält er sich wie bei den Hamamelidales und Cornales und wie bei diesen

führen die Samen Endosperm. Ähnlich den Hamamelidales haben die Cunoniales eine anemophile Nebenlinie hervorgebracht (*Myrothamnus*).

Mit den Cunoniales beginnt die Reihe der fiederblättrigen Gehölzordnungen, deren stärker abgeleitete Mitglieder durch einfache Gefäßdurchbrechungen, paratracheales Längsparenchym und Speicherembryonen, zum Teil auch durch die Unterdrückung der Nebenblätter abweichen. Zwei Familien, bereits mit rückgebildeten Stipeln, markieren den Übergang: die Brunelliaceen mit epitropen Samenanlagen den zu den Rutales, die Staphyleaceen mit apotropen Samenanlagen den zu den Sapindales, mit denen sie auch das abgeleitete Längsparenchym teilen. Diese merkwürdige Familie hängt außerdem mit Celastrales und Cornales (oder Theales?) zusammen. Die Staphyleacee *Suscaphis* führt nämlich in ihren Kapseln ein Anthocyan (*Illicyan*), das sonst nur von *Euconymus* und *Ilex* bekannt ist (ISHIKURA 1971 zit. nach HEGNAUER 1973). In diesem Zusammenhang fällt auf, daß *Euconymus*, *Ilex* und *Staphylea* zu den nicht zahlreichen Gehölzen gehören, bei denen das Phellogen aus der Epidermis hervorgeht (MÖLLER 1882).

Gemeinsam betrachtet, besitzen Rutales und Sapindales auf das Fehlen der Nebenblätter, die schon erwähnten Hohlmerkmale und die Speicherembryonen wenig, das sie von den Cunoniales unterscheidet. Sogar die Apokarpie, bei den Cunoniales durch die Brunelliaceen verwirklicht, kehrt bei den Rutales (Connaraceen) wieder. Der bei den Cunoniales häufig intrastaminale Discus wiederholt sich bei den Rutales, meist in Verein mit epitropen Samenanlagen. Dieses ungewöhnliche Merkmalspaar ist sonst für die Araliales bezeichnend, die mit den Rutales eng verbunden sind. Chemisch sind die Rutales durch den Besitz von tetracyclischen Triterpen-Bitterstoffen ausgezeichnet, einige Familien führen außerdem Ellag- und Gallussäure sowie hydrolysierbare Gerbstoffe, während Sapindales zurücktreten. Umgekehrt sind diese bei den Sapindales fast ein Ordnungsmerkmal, wogegen ihnen die Bitterstoffe der Rutales abgehen. Bemerkenswert sind die veränderlichen, teils intra-, häufiger extrastaminalen Discusbildungen der Sapindales. Apotrope Samenanlagen herrschen vor.

Zu den nächsten Verwandten der Sapindales zählen einerseits die Polygalales und andererseits, trotz gut entwickelter Nebenblätter, die Leguminosen, die ihrerseits deutliche Anklänge an die Proteaceen zeigen.

In eine ganz andere Richtung deuten die Verwandtschaftsbeziehungen der Rutales. Über die Simaroubaceen sind sie mit den Araliales verbunden. Trotz apotroper Samenanlagen stehen die Anacardiaceen den Rutales näher als den Sapindales. Auf eine starke Übereinstimmung der Anacardiaceen mit den Hamamelidaceen macht HEGNAUER (1964) aufmerksam. In einem ähnlichen Verhältnis wie die Betulaceen zu den Hamamelidaceen stehen die Fagaceen zu den Anacardiaceen. Weiterhin zeichnen sich Anklänge der

Rutales an die Ampelidales (Vitaceen, Leeaceen) ab.
Zwischen Rutales und Capparidales vermitteln die Zygo-
phyllaceen und - den Rutales schon ferner - die Oxali-
daceen.

Im Gegensatz zu den Cunoniales (wenn man *Tapiocia* aus-
schließt), Hamamelidales und Theales mit konservativem Holz
und abgeleiteter Samenschale (Exo- oder Exomesotesta) er-
scheinen bei den in ihren Holzmerkmalen abgeleiteten Rutales
und Sapindales reliktiertartig Samenschalen mit faserförmigen
oder tracheidenartigem Exotegmen, bei den Rutales manchmal
außerdem mit kristallführender Endotesta. Diese Merkmale,
schon von den Violaales bekannt, kennzeichnen die Capparidales,
die ihren Merkmalsbestand zum größten Teil aus dem der
Sapindales und Violaales rekrutieren, womit sich der Kreis
schließt. Den einen nähern sie sich durch die häufig zu-
sammengesetzten Blätter, das Fehlen von Nebenblättern,
kampylotrope Samenanlagen und Speicherembryonen, den anderen
durch den parakarpn Fruchtknoten und beiden durch einen
extrastaminalen Discus. Eigene Wege geht die Ordnung in den
extrastaminalen Blütenständen (wiederholt bei den Ordnungen im Um-
kreis der Sapindales), der Speicherung von Senfölglykosiden
(wegen ihrer Verbreitung vergleiche man DAHLGREN & al. 1981)
und der Verarmung ihrer Phenolgarnitur.

Die übrigen Familien und Ordnungen der zweiten Haupt-
gruppe hängen in Trauben an den Ringgliedern. Manchmal zeigen
sie nur zu einem einzelnen Ringglied Beziehungen, häufiger
zu mehreren (Anacardiaceen, Leguminosen, Rosales im engeren
Sinn). Am wenigsten deutlich ist der Anschluß der tetracy-
clischen Sympetalen. Das Ordnungspaar Cornales-Dipsacales
bezeichnet nur einen Kontaktpunkt. Auch andere Ringglieder
besitzen vereinzelte Merkmale der tetracyclischen Sympetalen.

Dieser Versuch, die Verwandtschaftsbeziehungen der Angio-
spermen zu beschreiben, konzentriert sich bewußt auf die Ge-
hölz-Ordnungen. Sie sind das Gerippe des Angiospermensystems.
Es ist keine Frage, daß die Zukunft neue Merkmale und mit
ihnen neue Beziehungen bringen wird, aber es ist wahrschein-
lich, daß sich die neuen Beobachtungen in den hier gesteckten
Rahmen einfügen. Der Verfasser hält das, wenn es zutrifft,
zum geringsten Teil für sein Verdienst, sondern zum größten
Teil für das von E.J.H. CORNER, der mit "The Seeds of the
Dicotyledons" einen unschätzbaren Beitrag zum Verständnis
der Zweikeimblättrigen Angiospermen geleistet hat.

Literaturverzeichnis

- BEHNKE, H.-D., 1981 in Nord. Journ. Bot. 1: 381-400.
BRENNER, G.J., 1976 in CH. B. BECK (ed.): Origin and Early Evolution of Angiosperms: 23-47.
BRIGGS, B.G. & L.A.S. JOHNSON, 1979 in Proc. Linn. Soc. New S. Wales 102: 157-256.
BUXBAUM, F., 1961 in Beitr. Biol. Pfl. 36: 3-56.
CORNER, E.J.H., 1976: The Seeds of the Dicotyledons.
CZAJA, E.T., 1978: Stärke und Stärkespeicherung in Gefäßpflanzen.
DAHLGREN, R., 1975 in Bot. Notiser 128: 119-147.
-- 1980 in Bot. Journ. Linn. Soc. 80: 91-124.
--, S.R. JENSEN & B.J. NIELSEN, 1981 in D.A. YOUNG & S. SODERLIER (eds.): Phytochemistry and Angiosperm Phylogeny: 149-204.
-- & H.T. CLIFFORD, 1982: The Monocotyledons, A Comparative Study.
DAVIS, G.L., 1966: Systematic Embryology of the Angiosperms.
DILCHER, D.L., 1979 in Rev. Palaeobot. Palynol. 27: 291-328.
DOYLE, J.A., 1973 in Q. Rev. Biol. 48: 339-413.
-- 1978 in Ann. Rev. Ecol. Syst. 9: 365-392.
ENDRESS, P.K., 1977 in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 90: 83-101.
-- 1980 in Bot. Jahrb. Syst. 101: 393-433.
GOTTWALD, H., 1977 in Plant. Syst. Evol. Suppl. 1: 111-121.
v. GUTTENBERG, H., 1968. Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. Handb. Pflanzenanat. Band 8, Teil 5.
-- & R. MÜLLER-SCHRÖDER, 1958 in Planta 51: 481-510.
HAINES, R.W. & K.A. LYE, 1975 in Bot. Journ. Linn. Soc. 70: 255-265.
HEGNAUER, R., 1962-73: Chemotaxonomie der Pflanzen, Band 1-6.
-- 1973 in Biochemical Systematics 1: 191-197.
HICKEY, L.J., 1978 in Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 30: 27-34.
-- & J.A. WOLFE, 1975 in Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 538-589.
HOWARD (CONOVER), M., 1982 in Telopea, in press.
HUBER, H., 1963 in Mitt. Bot. Staatssamml. München 5: 1-41.
JENSEN, S.R., B.J. NIELSEN & R. DAHLGREN, 1975 in Bot. Notiser 128: 148-180.
LOESENER, TH., 1908: Monogr. Aquif. pars 2. Abh. K. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. Naturf. 78.
MELCHIOR, H., 1925 in ENGLER & PRANTL, Nat. Pflanzenfam., 2. Aufl. 21: 109-154.
METCALPE, C.R. & L. CHALK, 1950: Anatomy of the Dicotyledons.
MÜLLER, J., 1882: Anatomie der Baumrinden.
MÜLLER, J., 1981 in Bot. Rev. 47: 1-142.
NETOLITZKY, F., 1926: Anatomie der Angiospermen-Samen. Handb. Pflanzenanat. Band 10.
SUESSENGUTH, K., 1921 in Beih. Bot. Zbl. 38 (II): 1-79.
TAKHTAJAN, A.L., 1980 in Bot. Rev. 46: 225-359.

THORNE, R.P., 1974 in *Aliso* 8: 147-209.
 TROLL, W., 1939: *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Erster Band, zweiter Teil.*
 WALKER, J.W., 1971 in *Contrib. Gray Herb.* 202: 1-132.
 -- 1976 in CH.B. BECK (ed.): *Origin and Early Evolution of Angiosperms:* 241-299.

LIST OF JORDAN VASCULAR PLANTS

BY
DR. DARIUS M. AL-SIBANI*

Introduction

Flora of the Middle East, especially the Arabic countries is not well studied. This particularly applies to the flora of Jordan which is not written yet, and where many plant taxa and resistance of the different plant groups are not available.

With this work, the main source of information on the flora of Jordan, Palmer and Sidiqi which was published in 1935, is being revised by J. A. D. D. in 1976. The names in this flora were mainly based on the specimens which are not give the true number of plant species. Since then the collection of plants from Jordan was done and was found sufficient to give a true judgment about the size of the flora.

Extensive collections were made during the last ten years throughout the whole country by J. A. D. and Sidiqi. These collections enabled me to start writing the check list of the vascular plants of Jordan.

Scope and arrangement of the list

The scope of this work is to represent as up to date list of the vascular plants which occur in Jordan (the area between the west bank of the Jordan river and the borders of the neighbouring countries).

This check list is just a starting point for further detailed work to write the flora of Jordan which needs extensive research and studies and which may take at least ten years or more.

Therefore this list includes the species recorded in Jordan or collected by us, if we were sure the species mentioned here are not collectively the complete number of

*Author's botanical department, University of Jordan, Amman, 1976

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-
Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der
Botanischen Staatssammlung München](#)

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: 18

Autor(en)/Author(s): Huber H.

Artikel/Article: DIE ZWEIFEIMBLÄTTRIGEN
GEHÖLZE IM SYSTEM DER
ANGIOSPERMEN 59-77