ungleich großer Blätter, von denen das zweite am größten, das vierte und oberste auffallend klein ist. Von diesem obersten Blattpaar stützt das eine Blatt eine sehr junge Infloreszenz, die unter dem Mikroskop schon deutlich vier Blüten erkennen läßt, das andere, größere von beiden ist leer. Ich fasse also den bereits entwickelten Blütenstand als Achselprodukt desselben auf. Von den tiefer stehenden Blättern trägt jedes eine sehr kleine Knospe. Eine Terminalknospe konnte ich auch hier nicht finden. (Fig. 4.)

Der Unterschied im morphologischen Aufbau zwischen *C. pusilla* und *C. filicaulis* liegt also hauptsächlich darin, daß bei letzterer an Stelle der Einzelblüten ganze Infloreszenzen treten. Auch hier stehen diese Infloreszenzen axillär.

Wenn ich die Ergebnisse dieser Untersuchungen nun auf die Systematik anwende, so komme ich zu dem Schlusse, daß die beiden Fälle I und II als eine Gruppe in einen Gegensatz zu stellen sind zu den beiden Fällen III und IV als der anderen Gruppe. Auch ohne die genaue Untersuchung der Rosetten — was bei Herbarmaterial nicht immer angeht — lassen sich die beiden Gruppen leicht voneinander unterscheiden, da die zur Gruppe III und IV gehörigen Pflanzen echte blattlose Schäfte haben, indes die zur Gruppe I und II gehörigen an dem Stengel stets Blätter in — selbst innerhalb ein und derselben Art — wechselnder Zahl und Größe tragen. — Ich habe diese Gruppierung schon bei meiner Bearbeitung der chilenischen Calceolarien für die natürlichste gehalten und finde dieselbe nun durch die Untersuchung der Rosetten bestätigt.

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).

(Fortsetzung.[1])

Die Theorie Englers.

Die Auffassung der typischen Angiospermenblüte als Strobilus ist keineswegs neu[2]), obwohl sie sich von der gegenwärtig von den Systematikern allgemein angenommenen gänzlich unterscheidet. Nach der zwar weit verbreiteten, aber nicht ausnahmslos herrschenden Meinung ist der ursprüngliche Typus der Angiospermenfruktifikation unter den eingeschlechtigen Apetalen zu suchen, welche nach unserer Meinung Formen sind, die durch Reduktion aus amphisporangiaten, jedenfalls mit Perianth versehenen Zapfen entstanden sind.

---

[1]) Vergl. Jahrg. 1908, Nr. 3, S. 89.
[2]) Coulter und Chamberlain (1904), pp. 9 und 10.

Diese vorherrschende Meinung, welche in erster Linie auf Engler[1]) zurückgeht, wurde zu rasch als ein selbstverständliches Axiom angenommen[2]), bevor sie auf ihre Richtigkeit hin ausführlich untersucht wurde.

In einer neueren maßgebenden Diskussion dieser Frage behaupten Coulter und Chamberlain[3]), daß eine Folge der gegenwärtig „aufgegebenen Metamorphosenlehre... die sehr vorherrschende Auffassung war, daß Blüten von einfacherem Bau als der postulierte Typus reduzierte Formen seien. Es gibt gewisse Fälle, in denen dies richtig zu sein scheint... aber die überwiegende Mehrzahl einfacherer Blüten sind besser ursprüngliche als reduzierte Formen zu nennen".

Andererseits hat es nicht an Autoren gefehlt[4]), wie vor allem Hallier, welche bereits die hier behauptete Meinung vertraten[5]). So betrachtet namentlich auch Goebel den amphisporangiaten Zustand als ursprünglich, den monosporangiaten als von diesem abgeleitet[6]).

Es wird hier notwendig sein, ausführlicher die Beweise für die Annahme zu untersuchen, daß gewisse nackte Blüten als ursprünglich betrachtet werden können, und den daraus sich ergebenden Folgesatz, daß ihre nahen Verwandten mit unscheinbarem Perianth sich von ihnen ableiten.

Der Hauptunterschied zwischen dem Engler-Eichlerschen System und dem Bentham-Hookerschen besteht in der Auflassung der großen Gruppe der Monochlamydeen oder Inkompleten und der Verteilung ihrer Familien unter die Polypetalen, welche die einheitliche große Reihe der Archichlamydeen oder Choripetalen bilden; ohne Zweifel ein Schritt auf dem rechten Wege. Gleichzeitig brechen Engler und Eichler mit der Auffassung der *Ranales* (*Polycarpicae*) als Ausgangspunkt der rezenten Dikotylen. Sie beginnen ihr System mit Pflanzen, deren Blüten einfach gebaut sind, speziell den Piperaceen und ihren nahen Verwandten und auch mit den Familien der Amentiferen. Ihr System schreitet demgemäß allmählich von Pflanzen mit nackten Blüten zu solchen mit unscheinbarem, kelchartigem Perianth vor und gelangt schließlich zu Familien, wie die Caryophyllaceen mit wohl ausgeprägtem Kelch und deutlicher Krone. Von diesem Standpunkte aus läßt sich die schrittweise Entwicklung und Differenzierung eines Perianths im allgemeinen verfolgen.

Gegen diese Theorie lassen sich drei schwerwiegende Einwände erheben. Erstens müßten wir annehmen, daß das Perianth de novo entwickelt wurde, also ein Organ sui generis ist. Zweitens

---

[1]) Engler (1897), p. 358.
[2]) Chamberlain (1897).
[3]) Coulter und Chamberlain (1904), p. 10.
[4]) Henslow (1893[1]), p. 485; Čelakovský (1897).
[5]) Hallier (1901[1], 1901[2], 1903, 1905).
[6]) Goebel (1905), p. 528.

ist bei vielen der als ursprünglich betrachteten Gruppen, so z. B. den *Piperales*, *Amentiferae* und *Pandanales*, die Infloreszenz eine scharf abgegrenzte und oft hochgradig komplizierte Bildung. Schließlich erwies sich bisher diese Theorie als vom phylogenetischen Standpunkte unhaltbar bei dem Versuche, sie mit den Ergebnissen des Studiums fossiler Pflanzen in Einklang zu bringen.

Wir wollen nun in Kürze diejenigen Reihen untersuchen, welchen Engler ursprüngliche Charaktere zuspricht.

Piperales.

Diese Reihe wurde zuerst in Engler-Prantls System aufgestellt und umfaßt vier Familien, von denen bloß die Piperaceen durch die Arten der beiden Gattungen *Piper* und *Peperomia* reichlich vertreten werden. Ein Überblick über ihre Vertreter spricht dafür, daß ihre Blüten größtenteils trimer gebaut sind mit zwei Quirlen von Staubblättern und drei Fruchtblättern. Niemand würde folgern, daß eine Spezies von *Piper* mit zwei Staubblättern einer mit sechs vorausging, oder daß eine mit drei Fruchtblättern von einer mit bloß einem einzigen abstammte. Ebensowenig ist anzunehmen, daß eine Gattung wie *Chloranthus* mit einem einzigen Tepalum den Ausgangspunkt gebildet hat für eine Gattung, wie *Lacistema* mit einem vollständigen Perianthquirl. Es ist viel natürlicher anzunehmen, daß die übrigen Glieder des Quirls abortierten, und solche Gattungen wie *Piper* und *Peperomia* durch weitere Rückbildung entstanden, während welcher das Perianth vollständig verschwand. In der monotypen Gattung *Lactoris*, von Engler zu den *Ranales*, von Bentham und Hooker u. a. zu den Piperaceen gestellt, kann ein Zwischentypus erblickt werden, welcher diese beiden Familien miteinander verbindet[1]).

So ist nach unserer Meinung die einleuchtendere und plausiblere Ansicht die, daß die *Piperales* wahrscheinlich schon frühzeitig von den *Ranales* abzweigten und wie bei vielen anderen Angiospermen eine beträchtliche Reduktion in der Einzelblüte — in vielen Fällen bis zum vollständigen Verlust ihres Perianths — erfuhren. Diese Entwicklungsrichtung ging allem Anscheine nach Hand in Hand mit der Tendenz, die Blüten in dichte Ähren zu vereinen, wobei die Brakteen immer mehr die ursprünglich vom Perianth geleistete Funktion übernahmen. Bei einigen wenigen *Piperales* ist die Vereinigung der Blüten noch einen Schritt weiter gediehen. So sind bei den *Piper*-Arten der Sektion *Pothomorphe* die Ähren in Dolden angeordnet. Solche zusammengesetzte Infloreszenzen sind wohl schwerlich ein Charakteristikum für „Pflanzen niederer Organisation“ [2]).

---

[1]) Hallier (1901[2]).
[2]) Willis (1904), p. 515.

Sowohl die neueren Studien Johnsons über die Samenentwicklung der *Piperales*[1]), als jene T. G. Hills über den Bau der Keimlinge[2]) haben beide Autoren zu dem Schlusse geführt, daß diese Reihe keineswegs als ursprünglich betrachtet werden kann.

Amentiferae.

Die Bezeichnung *Amentiferae* wird hier bequemlichkeitshalber gebraucht zur Bezeichnung jener Familien von Holzpflanzen, deren eingeschlechtige Blüten — oder wenigstens die männlichen — in die als Kätzchen bekannten sehr dichten, begrenzten Blütenstände zusammengedrängt sind; ein Infloreszenztypus, welcher als Ganzes abgeworfen wird und so im großen und ganzen als Einzelblüte fungiert. In einzelnen Familien, z. B. jenen, welche Englers Reihe der *Fagales* umfaßt, ist das Kätzchen hochgradig kompliziert und gestaucht — ein Merkmal, welches schwerlich für Ursprünglichkeit, viel eher dagegen für Reduktion in den Blütenteilen spricht. In solchen Fällen ist natürlicherweise eine Unterdrückung des Perianths zu erwarten.

Salicaceae.

Diese Familie besteht bloß aus zwei Gattungen, *Salix* und *Populus*, die eine entomophil, die andere anemophil. Es besteht Meinungsverschiedenheit darüber, ob die Entomophilie von *Salix* — ein beinahe einzig dastehendes Vorkommen bei Amentiferen — als ein ursprüngliches Merkmal zu betrachten ist oder als durch Änderung der Bestäubungsart von einem pappelähnlichen Vorfahren abgeleitet.

Chamberlain schloß auf Grund embryologischer Studien, daß Eingeschlechtigkeit, Diözie und Nacktblütigkeit bei der Gattung *Salix* ursprünglich sind[3]). Auch Robertson betrachtet aus allgemeinen Gründen *Populus* als die jüngere Gattung[4]).

Andererseits wurde die entgegengesetzte Meinung geäußert und erhielt neuerdings eine starke Stütze durch Haines' Beschreibung zweier neuer Arten indischer Pappeln[5]). Eine von diesen, *Populus glauca* Haines, besitzt häufig Zwitterblüten mit unzweideutigem Perianth.

Uns scheint es berechtigter, *Populus* als die ältere Gattung und *Salix* als einen von einem pappelähnlichen Vorfahren in späterer Zeit abgeleiteten Typus zu betrachten. Nach dieser Auffassung hat *Populus glauca* ursprünglichere Charaktere beibehalten als die übrigen Arten und weicht so weniger von dem Typus der Vorfahren ab, während die Entomophilie von *Salix* ein spät er-

---

[1]) Johnson (1905).
[2]) T. G. Hill (1906).
[3]) Chamberlain (1897).
[4]) Robertson (1904).
[5]) Haines (1906).

worbener Charakter ist. Diese Auffassung schließt auch die Ableitung einer Blüte wie jene von *Salix* mit bloß zwei Staubblättern und nie mehr als zwei Fruchtblättern durch Reduktion von einer Pflanze wie *Populus* in sich, welche zahlreiche Staubgefäße und bisweilen mehr als zwei Fruchtblätter besitzt. Gleichzeitig betrachten wir *Populus* selbst als keineswegs primär anemophil, sondern gleich den übrigen Familien der Amentiferen als ursprünglich von entomophilen Vorfahren abgeleitet.

In diesem Zusammenhang ist weiters die Tatsache in Erwägung zu ziehen, daß gegenwärtig die Gattung *Salix* durch zahlreiche Arten repräsentiert wird, während *Populus* verhältnismäßig wenige umfaßt. Die erstere Gattung scheint also ein plastischer, in aufsteigender Entwicklung begriffener Typus zu sein, was weiter durch die Schwierigkeit der Begrenzung einiger ihrer Arten erhärtet wird. Der Wiederaufnahme der Entomophilie verdanken die Weiden möglicherweise ihre Erhaltung.

Casuarina.

Für diejenigen, welche der Ansicht zuneigen, daß einige der rezenten Angiospermen primär nacktblütig sind, versprach diese Gattung vielleicht das meiste. Viele ihrer Merkmale sprechen stark für die Annahme, daß sie archäische Charaktere beibehalten hat. Es wurden Versuche gemacht, sie gänzlich von den übrigen Dikotylen abzutrennen. Treubs Auffassung[1]), welche sich auf die erste Entdeckung der Chalazogamie stützte, fiel, als die Tatsache sichergestellt war, daß viele Amentiferen, ja auch andere Gruppen diese Art der Befruchtung[2]) zeigen. Andererseits betrachtet Engler *Casuarina*, welche er in die neue Reihe der *Verticillatae* stellt, als den ursprünglichsten Typus der Dikotylen auf Grund der Tatsache, daß innerhalb des Nucellus zahlreiche Megasporen gefunden wurden[3]). Im Lichte neuerer Untersuchungen erscheint jedoch diese Folgerung keineswegs gerechtfertigt, denn Chamberlain findet, daß gelegentlich auch bei *Salix* mehr als eine Megaspore auftritt[4]). In jüngster Zeit hat Shoemaker gezeigt, daß bei *Hamamelis* mehrere Megasporen zu finden sind[5]). Fryes[6]) Untersuchung des Embryosacks dieser Gattung (*Casuarina* nämlich)[7]) hat gezeigt, daß derselbe von ganz typischem Bau ist und sich im Gegensatze zu Treubs Vermutung in der Ausbildung der Antipoden und der Zeit der Endospermbildung nicht im mindesten von jenem der

---

[1]) Treub (1891).

[2]) Richtiger: „diese Art des Pollenschlauchverlaufes" (Anm. d. Übers.).

[3]) Engler (1897), p. 362.

[4]) Chamberlain (1897).

[5]) Shoemaker (1905), s. auch Coulter und Chamberlain (1904), p. 242.

[6]) Frye (1903).

[7]) Anm. d. Übers.

übrigen Dikotylen unterscheidet. Ferner wurde im Laufe des letzten Jahres auf Grund embryologischer Untersuchungen behauptet, daß *Casuarina* mit *Carpinus* nahe verwandt sei und als eine Gruppe von gleichem Range mit den Coryleen zu den Betulaceen gestellt werden könne[1]).

In den vorgebrachten Argumenten können wir also keinen zwingenden Beweis für die Annahme erblicken, daß die Blüte von *Casuarina* im wesentlichen ursprünglicher Natur ist. Ebensowenig scheint die Stellung der Familie isoliert zu sein[2]).

Fagales.

Das Perianth der weiblichen Blüte ist, wenn überhaupt vorhanden, oberständig und schwach verwachsenblättrig. Beide Charaktere sind höchst unwahrscheinlich Merkmale eines ursprünglichen Perianths. Überdies steht der synkarpe unterständige Fruchtknoten im Widerspruch mit der Vorstellung der Ursprünglichkeit der ganzen Blüte. Auch die Infloreszenz ist besonders kompliziert. Ähnliche Erwägungen gelten in gleicher Weise für die *Juglandales*.

Wir sind geneigt, uns der Ansicht Halliers anzuschließen[3]), daß diese Gruppe (*Fagales*)[4]) zu den Hamamelidaceen und auf diese Weise zu Vorfahren in Beziehung gebracht werden kann, die Zwitterblüten und ein zweireihiges Perianth besaßen. Bei dieser Annahme ist das Perianth der *Fagales* wahrscheinlich als ein Rest des Kelches zu betrachten, wobei die Korolle vollständig verschwunden ist.

Monocotyledoneae.

Unter den Monokotyledonen finden wir einzelne Gattungen, welche höchst wahrscheinlich alte Typen sein dürften, ohne oder mit einem bloß sehr unscheinbaren Perianth. Hieraus ergibt sich die Frage, ob diese Pflanzen ursprünglich einer solchen Blütenhülle entbehrten.

Pandanales.

Auf diese Gruppe, welche von Engler[5]) ebenso wie von Coulter und Chamberlain[6]) als eine der ursprünglichsten be-

---

[1]) Benson, Sanday und Berridge (1906), p. 43.

[2]) Dieser über die systematische Stellung von *Casuarina* hier geltend gemachte Standpunkt dürfte wohl nur von wenigen Systematikern geteilt werden. Über die gegenteilige Auffassung vgl. bezüglich des Gametophyten und der Chalazogamie meine p. 93 (Fußnote) zitierten Schriften, bezüglich der Anatomie und systematischen Stellung im allgemeinen: Porsch, Der Spaltöffnungsapparat von *Casuarina* und seine phyletische Bedeutung. Österr. bot. Zeitschr., 1904. — Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena, 1905, pag. 16—21. — Vorläufig bleibt wohl die Englersche Auffassung noch nach wie vor zu Rechte bestehen. (Anm. d. Übers.)

[3]) Hallier (1903).

[4]) Anm. d. Übers.

[5]) Engler (1897), p. 360.

[6]) Coulter und Chamberlain (1904), p. 228.

trachtet wird, lassen sich, wie wir glauben, dieselben Argumente wie für die Piperaceen und die Familien der Amentiferen anwenden. Die Infloreszenz ist sehr dicht und scharf begrenzt. Bei den Pandanaceen sind die einzelnen Blüten schwer ausfindig zu machen, da Brakteen und Brakteolen fehlen. Es scheint plausibler, daß in diesen Fällen das Perianth der Einzelblüten ebenso wie die Brakteen und Brakteolen der Infloreszenz vollständig verschwanden und die Internodien der Blütenachse stark reduziert wurden mit dem Ergebnisse, daß die Einzelblüten, speziell die männlichen, so dicht aneinander gedrängt wurden, daß sie schwer voneinander zu unterscheiden sind. Wir möchten daher glauben, daß die Pandanaceen schon sehr frühzeitig von der Hauptlinie der Abstammungsreihe der Monokotylen abzweigten und so von einem Vorfahren mit Zwitterblüten und wohl entwickeltem Perianth leicht ableitbar sind.

Araceae.

In der Deutung der Araceenblüte stimmen wir im allgemeinen mit Engler überein. Er betrachtet die Vertreter der Familie mit wenig Blütenteilen als reduziert. Hier bietet die Abstufung von Zwitterblüten mit vollständigem Perianth zu eingeschlechtigen nackten Blütentypen alle Stadien der Rückbildung. Gleichzeitig können wir die Entwicklung einer komplizierten Infloreszenz verfolgen. Die Anlockungsfunktion des Perianths einer wenig hoch entwickelten Gattung, wie z. B. *Acorus*, wird bei vielen der höheren Vertreter der Familie auf die Spatha übertragen, welche petaloid werden und die ganze Infloreszenz einhüllen kann. Tatsächlich übernimmt die Infloreszenz praktisch die Funktion einer Einzelblume.

In diesem Falle stehen auch unsere Gegner auf demselben Standpunkte, den wir in Übereinstimmung mit Hallier u. a. einnehmen, indem wir nachdrücklich betonen, daß sich wohl alle jene Fälle, wo nackte Blüten in dichten Infloreszenzen aneinander gedrängt sind, durch Reduktion erklären lassen. Wenn *Acorus* und seine nahen Verwandten nicht existierten, würde diese Auffassung der Familie einer ebenso bereitwilligen Aufnahme begegnen? Weil diese Stadien in anderen Gruppen, wie bei den Piperaceen und Amentiferen, nicht so leicht verfolgt werden können, wurde die Abwesenheit eines Perianths in diesen Blüten vorschnell als ein ursprüngliches Merkmal hingenommen.

Obwohl Engler die Zwitterblüten einer Gattung wie *Acorus* als die ursprünglichsten Typen in der Familie betrachtet, hat sich andererseits Campbell[1]) dahin entschieden, daß die eingeschlechtige Blüte mit einem einzigen Fruchtblatt und einer einzigen Samenanlage, wie z. B. bei *Spathicarpa*, *Aglaonema* und *Nephthytis*, tatsächlich die am wenigsten hoch entwickelte ist. Dieser auf embryologischer Basis aufgebaute Schluß scheint uns sehr schwach

[1]) Campbell (1905).

begründet zu sein, besonders angesichts der Tatsache, daß keine allgemeine Übereinstimmung darüber besteht, welche Merkmale des Embryosackes als ursprüngliche zu betrachten sind.

Die Urform der Organe des Eu-Anthostrobilus (Blüte).

Wir haben gesehen, daß Engler und andere Autoren gewisse Familien, deren Blüten perianthlos und oft eingeschlechtig sind, als die primitiveren Vertreter der rezenten Dikotylen und Monokotylen betrachten. Doch es darf nicht übersehen werden, daß die Theorie

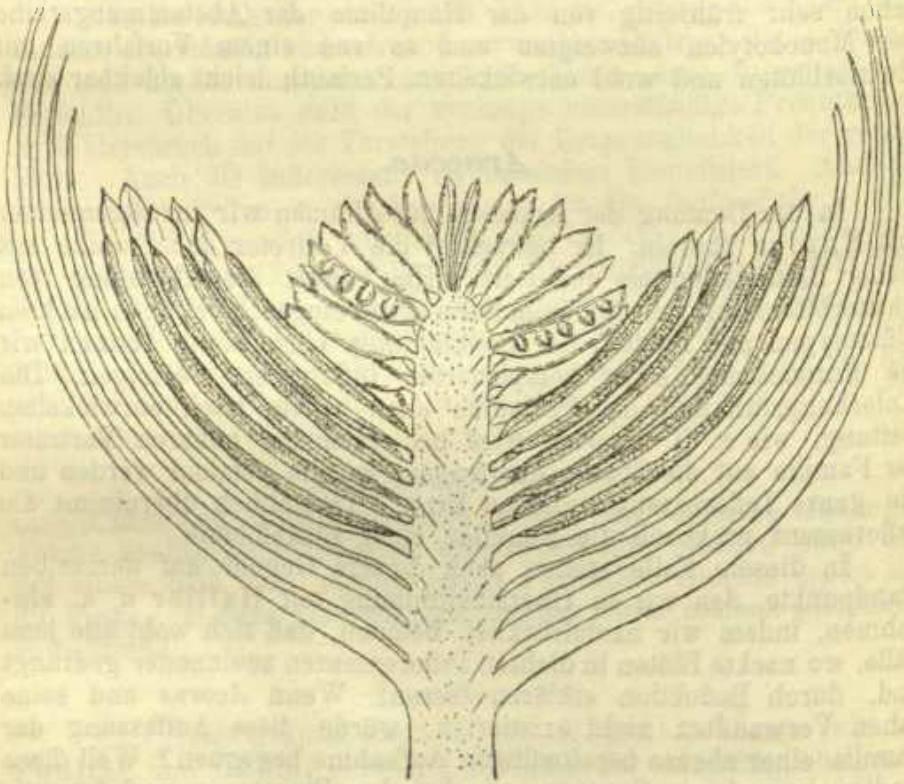

Fig. 1.
Mutmaßliche Urform des Angiospermenstrobilus (Blüte) mit Perianth, Mikrosporophyllen und Megasporophyllen (zwei der letzteren im Längsschnitt). Dieser Strobilus ist eine durchaus theoretische Konstruktion und hat wahrscheinlich nie existiert.

Englers ebenso wie die hier besprochene Strobilustheorie bloß eine Arbeitshypothese ist, deren Richtigkeit sich erst aus ihrer Anwendbarkeit ergeben muß. Die gegenwärtig herrschende Ansicht hat allerdings den Vorzug der Einfachheit. Wir gehen von Einfachem aus und leiten von ihm die komplizierteren Blütentypen mit doppeltem Perianth und gleichzeitig zwittrigem oder amphisporangiatem Bau ab. Doch ihre Anwendung als Arbeitshypothese

hilft uns nicht auf unserer Suche nach einem Schlüssel zur Phylogenie der Angiospermen als Ganzes. Ebensowenig hilft sie uns, diese Gruppe in eine Linie mit irgendwelchen fossilen Pflanzenresten zu bringen. Andererseits führt uns die Strobilustheorie, welche behauptet, daß die monosporangiaten Apetalen durch Reduktion aus einem amphisporangiaten Strobilus mit deutlichem Perianth hervorgegangen sind, ungezwungen zurück zu einer großen Gruppe mesozoischer Pflanzen, den Bennettiten, welche uns den Schlüssel zur Vorfahrenreihe des in Frage stehenden Formenkreises liefert.

Auf der Suche nach der Urform der verschiedenen Teile des Angiospermenstrobilus hat es sich uns als sehr fördernd erwiesen, uns ein geistiges Bild einer Blüte zu entwerfen, in der alle Organe in gleichem Maße ursprünglich waren. Wir wollen jedoch keineswegs daraus folgern, daß eine derartige Blüte jemals existierte; denn wie wir oben (pag. 96) angedeutet haben, stünde dies im Widerspruch mit dem allgemeinen Entwicklungsgesetz, daß korrespondierende Stadien in der Differenzierung der verschiedenen Organe einer Samenpflanze in einem beliebigen Zeitpunkt ungleich sind. Ein derartiger Strobilus (vgl. Fig. 1) würde aus einer großen verlängerten, konischen Achse bestehen, welche oben Megasporophylle und unten Mikrosporophylle trägt. An der Basis der kegelförmigen Achse wäre ein deutlich ausgeprägtes Perianth zu finden, bestehend aus sterilen, blattähnlichen Teilen, welche der Achse als Ganzes Schutz gewähren und auch bei dem Mechanismus zur Sicherung der Fremdbestäubung eine Rolle spielen, indem sie zu dessen Augenfälligkeit beitragen. Alle Organe des Konus wären von beträchtlicher Größe, von bedeutender oder unbegrenzter Zahl und spiralig angeordnet. Der Konus stünde einzeln, entweder terminal oder axillär.

Das Gynoeceum bestünde aus einer unbestimmten Zahl von Fruchtblättern, welche apokarpe, einblättrige Fruchtknoten bilden, jeder mit mehreren Samenanlagen und marginaler Placentation. Ein Griffel fehlte. Die Narbenfläche wäre mehr oder weniger auf die Spitze des Fruchtblattes beschränkt, und wahrscheinlich klebrig, oder die Spitze des Fruchtblattes könnte schwach offen geblieben sein wie bei der rezenten Gattung *Reseda*. Die Samenanlage wäre orthotrop mit zwei Integumenten. Das Fruchtblatt würde sich an der Bauchnaht öffnen und die Samen würden bloß dadurch verbreitet, daß sie von dem Fruchtblatt abfallen oder durch den Wind ausgestreut werden. Der Embryo würde kurze Zeit nach der Befruchtung auskeimen und besäße zwei epigäische Keimblätter.

Das Androeceum bestünde aus einer unbestimmten Zahl Stamina mit langen Antheren. Die Filamente wären kurz und das Konnektiv über die Anthere hinaus als schwache Verbreiterung ausgezogen.

Das Perianth bestünde aus zahleichen spiralig angeordneten Teilen, entweder alle in Form, Farbe usw. einander ähnlich oder etwas differenziert mit einer inneren petaloiden Reihe, welche als Schauapparat und Schutzorgan fungiert.

Die Bestäubung wäre entomophil, da der Mechanismus des Pollensammelns durch die Fruchtblätter geliefert wird.

Hieraus ist also zu ersehen, daß wir Polypetalie, Hypogynie und Apokarpie als ursprüngliche Zustände betrachten[1]), zeitlich vorangehend den höher entwickelten Stadien, bei denen Kohäsion oder Adhäsion ähnlicher oder unähnlicher Organe auftreten.

Wie wir angedeutet haben, besteht kein Grund zur Annahme, daß irgend eine Angiosperme mit vollständiger Vereinigung dieser primitiven Blütencharaktere gegenwärtig zu finden ist, ebenso wenig, daß eine derartige Blüte je existierte. Andererseits gibt es viele Angiospermenblüten, welche einen oder mehrere dieser ursprünglichen Charaktere beibehalten haben. Nach unserer Ansicht weisen die größte Zahl derselben die Familien der Magnoliaceen, Ranunculaceen, Nymphaeaceen und Calycanthaceen unter den Dikotylen, der Alismataceen, Butomaceen und Palmaceen unter den Monokotylen auf.

Magnoliaceae.

In dieser Familie finden wir eine verlängerte Blütenachse mit einer unbestimmten Anzahl von spiralig angeordneten Staub- und Fruchtblättern. Die Form des Staubblattes mit seinem langen und breiten Konnektiv, nach unten als ein sehr kurzes Filament fortgesetzt, und nach oben als eine sterile Spitze, ist ein ursprünglicher Charakter. Das Perianth der Vertreter der beiden Triben der *Schizandreae* und *Illicieae* besteht aus vielen spiralig angeordneten Tepalen. In dem Tribus der *Magnolieae* dagegen ist es zyklisch und bisweilen in drei deutlichen Quirlen angeordnet, ein unzweideutig von dem vorhergenannten abgeleitetes Stadium. Für die verwandten Anonaceen ist dieselbe Anordnung allgemein charakteristisch.

Bestimmte Glieder dieses Verwandtschaftskreises behalten auch einen ursprünglichen Zustand in dem einförmigen Charakter des Holzbaues bei, z. B. *Drimys*, *Tetracentron* und *Trochodendron*[2]). Diese Familien wurden bereits von Hallier u. a. als Beispiele der Vereinigung einer großen Zahl primitiver Charaktere angeführt[3]). Die jüngst erschienene Untersuchung Strasburgers[4]) über den Embryosack von *Drimys* hat jedoch gezeigt, daß dieser von der fast allen Angiospermen gemeinsamen Normalform tatsächlich nicht abweicht.

Ranunculaceae.

Einige Glieder dieser Familie weisen in der Form des Receptaculums und des Perianths, sowie darin, daß die zahlreichen Staub- und Fruchtblätter spiralig angeordnet sind, ursprüngliche

---

[1]) Vgl. auch Bessey (1897).
[2]) Harms (1897).
[3]) Hallier (1903).
[4]) Strasburger (1905).

Charaktere auf. Auch das Perianth dieser Gruppe ist in vielen Fällen ursprünglich, wenn auch oft petaloid und bisweilen deutlich differenziert in Kelch und Krone. Außerdem können Honigblätter — die Homologa fertiler Mikrosporophylle — vorhanden sein.

Nymphaeaceae.

Bei den Vertretern dieser Familie, speziell bei der Gattung *Nelumbo*, finden wir zahlreiche Staubblätter von ähnlicher Form wie jene der Magnoliaceen, ebenso wie gewisse auf das Perianth bezügliche Merkmale, die wir als relativ ursprünglich betrachten.

Calycanthaceae.

Die zahlreichen spiralig angeordneten Staub- und Fruchtblätter und die große Zahl der Perianthglieder können als primitiv angesehen werden.

Monokotyledonen.

Alismataceae und *Butomaceae.*

Bei einigen Vertretern dieser nahe verwandten Familien sind die Staubblätter unbegrenzt an Zahl und die Fruchtblätter zahlreich und apokarp, Merkmale, welche von unserem Standpunkte aus als ursprünglich betrachtet werden können.

Palmaceae.

In dieser großen Familie sind der unverzweigte Habitus[1]) und die freien Fruchtblätter vielfach ursprüngliche Merkmale.

Die Megasporophylle und Megasporangien.

Goethes Wahrspruch, daß das Fruchtblatt ein mehr oder weniger modifiziertes fertiles Blatt darstellt. steht bis heute unerschüttert da, und es scheinen auch so umfassende Beweise für dessen Richtigkeit vorzuliegen, daß jede weitere Diskussion überflüssig ist. Bei den Angiospermen scheint uns die Apokarpie das ursprüngliche Verhalten zu sein. Die spiralige Anordnung der aus einem Fruchtblatt bestehenden Ovarien an einem verlängerten Receptaculum, ein bis heute bei den Magnoliaceen und gewissen *Ranales* erhaltener Zustand, kann ebenfalls als ein ursprünglicher Charakter der Blüte betrachtet werden. Von diesem Stadium leiten wir durch Stauchung der Internodien die quirlige Stellung ab, die für die große Mehrzahl der Angiospermen charakteristisch und oft allen Teilen des Strobilus gemeinsam ist. Wir halten die quirlige Stellung für eine Folge teils der Tendenz der Kohäsion und Adhäsion, die stets bei den Angiospermen ausgeprägt war, teils der Neigung zur Differenzierung in der Größe und Form der einzelnen Bestandteile des Zapfens. Die Tatsache, daß die Funk-

---

[1]) Vgl. Morris (1893). (Arber und Parkin, 1908.)

tion des Schutzes bei diesem Zapfentypus auf die sterilen Glieder an der Basis beschränkt ist, dürfte auch nicht ohne Bedeutung für unsere Frage gewesen sein, da ein ausgiebigerer Schutz vielleicht dort geliefert wird, wo die Achse in ihrer Länge reduziert ist und die verschiedenen Teile quirlig angeordnet sind. Die Folge davon war daher die stärkere Neigung zu einer horizontalen Ausbreitung der Teile als zu einer vertikalen Verteilung derselben.

Verschiedene Familien, z. B. die Ranunculaceen, Crassulaceen und Rosaceen, liefern uns zahlreiche Beispiele dafür, wie Synkarpie aus Apokarpie entstand. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Angiospermen war nach dieser Richtung eine deutliche Neigung vorhanden mit verschiedenen Modifikationen, nach deren Bedeutung in den Früchten zu suchen ist. Das Ergebnis derselben waren Ovarien mit zwei bis vielen Fruchtblättern.

Wir betrachten das Fruchtblatt als ein Megasporophyll, das schon bei den Vorfahren der Angiospermen als ein offenes Blatt vorhanden war, welches an seinen Rändern Samenanlagen von wechselnder Zahl trug und dem Megasporophyll von *Cycas* nicht unähnlich war. Mit der Übertragung der Aufgabe des Pollensammelns von der Samenanlage selbst auf das Fruchtblatt wurde es diesem letzteren möglich, sowohl den in Entwicklung begriffenen Samenanlagen besseren Schutz zu gewähren, indem es sich vollständig um dieselben schloß, als auch die neue Aufgabe des Pollenauffangens zu erfüllen, indem es sich an der Spitze für diesen Zweck differenzierte. Die Notwendigkeit eines Schutzes für das Ovulum ist sehr schön bei den Bennettiten zu sehen, wo derselbe aber auf ganz anderem Wege erreicht wird. Der Griffel, der zuerst wahrscheinlich nicht existiert hat, kann als eine spätere Anpassung betrachtet werden, im Zusammenhang mit der Vervollkommnung in der Sicherstellung der Fremdbestäubung entstanden. Die Narbenfläche war in den ersten Stadien einfach ein begrenzter Teil des Fruchtblattes, der möglicherweise für das Sammeln des Pollens durch Ausscheidung eines klebrigen Sekretes besonders geeignet war.

Es braucht wohl kaum erwähnt zu werden, daß wir in Übereinstimmung mit Bessey u. a. neueren Autoren[1]) alle synkarpen Fruchtknoten von apokarpen Vorfahren ableiten und alle Pflanzen mit unterständigem Fruchtknoten von Vorfahren mit oberständigem.

Bei den ursprünglichen Angiospermen war die Samenanlage orthotrop. Diese Ansicht ist auch gegenwärtig herrschend[2]). Von diesem ursprünglichen Typus leitet sich der Typus der kampylotropen und anatropen Samenanlage ab.

Wir neigen zu der Ansicht, daß das primitive Fruchtblatt zahlreiche Samenanlagen besaß[3]). Allerdings besteht bei den Frucht-

---

[1]) Bessey (1897).
[2]) Coulter und Chamberlain (1904), p. 57.
[3]) Prantl (1888).

knoten aus einem Fruchtblatt die unverkennbare Tendenz zur Reduktion in der Anzahl der Ovula. Dies ist beispielsweise besonders schön zu sehen bei einer Familie wie den Ranunculaceen. Die Bedeutung ist in den Früchten zu finden, die gewöhnlich einsamige Schließfrüchte, also Achenen sind.

Die Mikrosporophylle und Mikrosporangien.

Der Typus des Mikrosporophylls und Mikrosporangiums, wie er sich fast durchwegs bei den rezenten Angiospermen findet, ist im großen und ganzen sehr konstant, und dies deutet darauf hin, daß wir es in ihnen mit bereits fixierten Organen zu tun haben, wenn auch hier in vielen Fällen eine starke Neigung zu Abort, Reduktion oder Umprägung besteht. Wir betrachten das Staubblatt als ein Sporophyll, gleichwertig einem modifizierten Blattorgan, welches — wie sich zeigen läßt — bei den Pteridospermen, den paläozoischen Vorfahren, tatsächlich vorhanden war. Dieses Sporophyll trägt zwei Synangien, jedes in gewisser Hinsicht vergleichbar dem männlichen Organ einer Pteridosperme, z. B. *Crossotheca*. Die Auffassung des Staubblattes als Synangium ist keineswegs neu, doch wurde bis jetzt noch kein Versuch gemacht, sie mit einem Vorfahren in Verbindung zu bringen, der ebenfalls denselben Mikrosporangientypus besitzt. Wir werden weiter unten zu zeigen versuchen, daß eine derartige Auffassung annehmbar ist.

Bei den rezenten Angiospermen betrachten wir das Androeceum in der Familie der Magnoliaceen als ursprünglich, namentlich wegen der spiraligen Anordnung, unbestimmten Zahl und der Form der Mikrosporophylle und Mikrosporangien. Die Kürze des Filaments, die Länge des Konnektivs und die Verlängerung desselben über die Anthere hinaus als ein steriler Anhang sind in dieser Beziehung wichtige Charaktermerkmale. In bezug auf die Mikrosporophylle der Angiospermen stimmen wir vollkommen mit Hallier überein [1]). Von einem derartigen Staubblattypus ausgehend, schließen spätere Entwicklungsstadien Modifikationen des Konnektivs und Filaments in sich, wie sie in dem basifixen und versatilen Antherentypus fertig vorliegen.

Das Perianth.

Es wurde bereits gezeigt, daß Angiospermenblüten ohne Perianth, oder solche, in denen dieses Organ unscheinbar ist, sich bei Pflanzen mit dichten Infloreszenzen finden. Einzelstehende nackte Blüten mit vielen Staub- und Fruchtblättern sind uns beinahe unbekannt. In Anerkennung dieser beiden Tatsachen glauben wir, daß alle rezenten Angiospermen von Formen mit einem augenfälligen Perianth abstammen, und daß bei jenen Pflanzen, wo dieses fehlt, dessen Abwesenheit auf Abort zurückzuführen ist. Wir sind also geneigt,

[1]) Hallier (1903).

für diesen Formenkreis ein ursprüngliches Perianth anzunehmen, welches einerseits den Sporophyllen und andererseits den Laubblättern gegenüber schon vollständig differenziert war, bevor die rezenten Angiospermen in Erscheinung traten. Daher können wir auch nach dessen Ursprung schwerlich unter den rezenten Vertretern suchen. Gleichzeitig räumen wir ein, daß das heutige Perianth in gewissen Fällen durch Hinzufügung neuer Glieder bereichert worden ist, u. zw. entweder von oben durch Sterilisation von Mikrosporophyllen oder von unten durch Umbildung von Blattorganen.

Trachten wir nun auf Grund des Studiums rezenter Formen mit dieser Annahme zu einer Vorstellung zu gelangen, worin wohl die Charaktere dieses primitiven Perianths bestanden haben mögen, welches den unmittelbaren Vorfahren der rezenten Angiospermen zukam. Begreiflicherweise wenden wir uns zunächst zu den *Ranales*, denn diese Familiengruppe scheint, wie wir bereits gesehen haben, eine Reihe von ursprünglichen Charakteren im Androeceum und Gynoeceum beibehalten zu haben. Die vom Perianth der *Ranales* dargebotenen speziellen Merkmale, die den Eindruck von ursprünglichen machen, sind die unbeständige Zahl und spiralige Anordnung seiner Einzelbestandteile ebenso wie der Mangel einer deutlichen Differenzierung in Kelch und Krone. Das Perianth der Magnoliaceen ist von diesem Standpunkte aus von besonderem Interesse, da es Übergänge zu einer bestimmten Zahl von quirlig angeordneten Tepalen und zur Differenzierung in Kelch und Krone zeigt. Bei *Illicium* findet sich ein allmählicher Übergang von sepaloiden zu petaloiden Tepalen. Bei *Drimys* ist der Unterschied zwischen den schützenden und anlockenden Teilen des Perianths deutlicher ausgesprochen, obwohl diese noch spiralig angeordnet sind. Bei *Magnolia* und deren engeren Verwandten zeigt das Perianth die Neigung zu einer zyklischen Anordnung und die Tepalen werden auf eine bestimmte Zahl reduziert. *Magnolia grandiflora* L. und *M. stellata* Maxim. z. B. haben dreizehn Perianthglieder, alle ziemlich gleich. Bei *M. Yulan* Desf. sind sie auf neun reduziert, in drei sehr ähnlichen Quirlen angeordnet. *M. obovata* Thunb. und *M. glauca* L. haben dieselbe Zahl, aber die drei äußeren sind sehr klein. Man kann also sagen, daß in dieser Familie die Neigung nach einem bestimmt ausgeprägten, drei Quirle umfassenden Perianth besteht. Eine solche Blütenhülle, wobei als Regel der äußere Quirl sepaloid, die beiden inneren petaloid sind, ist ein konstanter Zug der nahe verwandten, aber höher entwickelten Familie der Anonaceen.

Die Ranunculaceen sind vielleicht von diesem Standpunkt aus die nächst interessanteste Familie unter den *Ranales*, aber das Perianth scheint im ganzen hier kaum so ursprünglich zu sein und ist durch das Auftreten der sogenannten „Honigblätter“ kompliziert, welche wir in Übereinstimmung mit Prantl als jüngere Modifikation einer Anzahl äußerer Stamina betrachten[1]). Wir sind

[1]) Prantl (1888).

geneigt, die vielblättrige Blütenhülle von *Trollius* mit ihren spiraligen und sehr blumenblattähnlichen Gliedern als ein primitives Perianth zu betrachten.

Ohne rücksichtlich der *Ranales* in weitere Details einzugehen, glauben wir, daß sich ihr Perianth am besten durch die Annahme erklären läßt, daß ihre Vorfahren ein Perianth aus einer unbestimmten Zahl spiralig angeordneter Teile besaßen, von welchen die äußeren sepaloid, die inneren petaloid waren, doch ohne ausgesprochene Trennung zwischen den beiden. Da wir die *Ranales* als die ursprünglichste Gruppe betrachten, müssen wir annehmen, daß auch die unmittelbaren Vorfahren der Angiospermen als Ganzes diesen Perianthtypus besessen haben.

Ohne zu versuchen, die Entwicklung des Perianths in den höheren Formenreihen der Dikotylen eingehender zu verfolgen, dürften hier einige Vorbemerkungen am Platze sein. Aus der obigen Annahme eines teils sepaloiden, teils petaloiden Perianths könnte man folgern, daß wir daher die Blütenhüllen der höheren Polypetalen und Gamopetalen auf eine scharf ausgesprochene Trennung der sepaloiden und petaloiden Glieder in zwei verschiedene, gewöhnlich pentamere Quirle zurückführen, dem Kelch, resp. der Korolle dieser Subklassen entsprechend. Dies ist allerdings eine mögliche und zudem einfache Auffassung; doch gibt es auch andere in gleichem Maße plausible Erklärungen. So nahm vor vielen Jahren A. P. de Candolle an, daß alle Blütenblätter durch Sterilisation von Sporophyllen abzuleiten seien. Čelakovský kam auf Grund eines erschöpfenden Studiums des Perianths schließlich zu derselben Folgerung[1]). Für die Petalen wenigstens wird diese Ansicht durch die Ranunculaceen gestützt, wo die Entwicklung einer „Krone" von Honigblättern durch Modifikation von Staubblättern verfolgt werden kann.

Noch eine dritte Ableitung des zweiteiligen Perianths tritt uns bei der Vorstellung einer primitiven Blütenhülle entgegen. Letztere kann nämlich gänzlich petaloid geworden sein und als Krone persistiert haben, während der Kelch als eine von Laubblättern herstammende Neubildung hinzutrat.

Wir halten es für möglich, innerhalb der *Ranales* die Entstehung eines doppelten Perianths in Übereinstimmung mit jeder dieser drei Theorien zu verfolgen. Für die erste Auffassung, nämlich Differenzierung des ursprünglich einfachen Perianths in deutlichen Kelch und Krone, können die Blüten von *Drimys* und Vertreter der Anonaceen als Beispiele dienen. Die zweite, direkte Ableitung der Krone von Staubblättern, kann bei *Ranunculus* verfolgt werden. Bezüglich der dritten, nämlich Ableitung des Kelchs von unten durch Modifikation von Laubblättern oder deren direkten Homologen, der Brakteen, sei auf *Anemone Hepatica* Linn., *Paeonia* und Gattungen der Dilleniaceen verwiesen[2]).

---

[1]) Čelakovský (1897), II. Teil, p. 46.
[2]) Von Bentham und Hooker zu den *Ranales* gestellt.

In der Tat können die *Ranales* als eine lehrreiche Gruppe betrachtet werden, in welcher der Versuch einer deutlichen Trennung in Kelch und Krone auftaucht, wobei gewisse Glieder in der einen, andere in anderer Richtung fortschreiten.

Phytopaläontologische Beweise.

Im vorhergehenden wurden gewisse von rezenten Angiospermen dargebotene Charaktere betont, welche uns mehr oder weniger ursprünglich zu sein scheinen. Wir wenden uns nun der Phytopaläontologie zu, um zu untersuchen, ob wir hier zur Bekräftigung dessen eine Gruppe von Pflanzen finden, welche einige dieser Eigentümlichkeiten vereinigt.

Im Mesozoikum begegnen wir einer großen Menge fossiler Pflanzenreste, welche viele gemeinsame Züge mit den rezenten Cycadeen aufweisen. Von diesen Resten wurde oft als von den mesozoischen Cycadeen gesprochen, und die Vorstellung, daß sie, was sie auch immer gewesen sein mögen, im wesentlichen doch Cycadeen waren, blieb bis zu einem gewissen Grade herrschend. Dieser Schluß ist jedoch nach unserer Ansicht unrichtig. Er entspringt zum Teil aus der Tatsache, daß diese Fossilien seit vielen Jahren und vielleicht auch noch gegenwärtig uns am besten bloß aus isolierten Blattabdrücken bekannt sind, welche zugestandenermaßen denselben Typus wie jene der rezenten Cycadeen aufweisen.

Selbst Wieland hat sein jüngst erschienenes Werk, in vieler Hinsicht das bedeutsamste, was in dieser Richtung geleistet wurde, „American Fossil Cycads" betitelt, und spricht von den außerordentlich interessanten Vertretern der Gattung *Cycadeoidea* als Cycadeen[1]). Diese Schlußfolgerung halten wir für inkorrekt und geeignet, eine falsche Vorstellung von der Natur dieser Fossilien zu erwecken, von denen viele nach unserer Ansicht den Angiospermen näher stehen als irgend einer anderen Gruppe.

Im Laufe der vergangenen Jahre hat es sich vielfach immer mehr herausgestellt, daß unter dem großen Komplex mesozoischer Fossilien viele waren, welche nicht als Cycadeen in dem Sinne bezeichnet werden können, in dem dieser Name gegenwärtig auf rezente Pflanzen angewendet wird. Aus diesem Grunde hat Nathorst im Jahre 1902 den Namen *Cycadophyta* als allgemeine und nach keiner Richtung hin verbindliche Bezeichnung für diesen umfangreichen mesozoischen Formenkreis vorgeschlagen[2]).

Es wurde auch klar, daß diese Gruppe sehr heterogen ist. Sie umfaßt einige Pflanzen, welche echte Gymnospermen und den rezenten Cycadeen so nahe verwandt waren, daß sie aller Wahrscheinlichkeit nach als die Vorfahren dieser Reihe betrachtet werden können. Diese echten Gymnospermen fallen natürlich in den Be-

---

[1]) Wieland (1906), Cap. IX.
[2]) Nathorst (1902), p. 3.

reich der Gruppe der *Cycadales*. Als Illustration dessen wollen wir die Tatsache erwähnen, daß der Typus der weiblichen Fruktifikation, wie ihn die rezente Gattung *Cycas* darbietet, allem Anscheine nach ein alter ist. So kennen wir einige Exemplare[1]) von Fruchtblättern, ähnlich jenen von *Cycas*, in einigen Fällen sogar noch mit den anhängenden Samen, aus verschiedenen alten Schichten[2]). Auch zapfenähnliche Fruktifikationen, ähnlich jenen anderer Gattungen rezenter Cycadeen, wurden beschrieben[3]).

Die Bennettiten.

Abgesehen von solchen Fossilien, welche leicht in den Begriff der *Cycadales* einbezogen werden können, gibt es andere, die sich im Fruktifikationstypus von diesen gänzlich unterscheiden. Während der letzten sechsunddreißig Jahre haben wir nach und nach immer mehr derartige mesozoische Pflanzen kennen gelernt. Der älteste Bericht über ihren Bau bezieht sich auf *Williamsonia gigas*, beschrieben von Williamson im Jahre 1871[4]). Auf diesen folgte unmittelbar das bedeutende Werk von Carruthers über *Bennettites* und andere Gattungen, ebenfalls auf britisches Material gegründet[5]). Einige Jahre später lieferte Solms-Laubach wertvolle Beiträge zu unserer Kenntnis dieser Gruppe auf Grund britischen und italienischen Materials der letzteren Gattung[6]). Auch Lignier hat weitere auf *Williamsonia* und *Bennettites* bezügliche Aufklärungen nach französischem Material geliefert[7]).

Aus diesen Untersuchungen ging klar hervor, daß keine jener Gattungen als Vertreter der *Cycadales* betrachtet werden darf, sondern in die neue Familie der Bennettiten[8]) zu stellen ist.

Jedoch das bei weitem vollständigste und von unserem Standpunkt aus wichtigste Werk, welches über diese Fossilien jemals erschien, ist jenes Wielands[9]) über das herrliche Material von *Bennettites* (*Cycadeoidea*)[10]) aus dem Jura und der Kreide der Vereinigten Staaten. Die früheren vorläufigen Mitteilungen dieses Autors[11]) sind nun, durch einen umfassenden Bericht ergänzt, im Laufe des vergangenen Herbstes in dem glänzend illustrierten Werke „American Fossil Cycads“ erschienen. Diesem Werke sind

---

[1]) Nathorst (l. c.), p. 6, Taf. 1, Fig. 11.

[2]) Solms-Laubach (1891), p. 86.

[3]) Seward (1895), pag. 109, Taf. 9, Fig. 1—4; Nathorst (1902), p. 5, Taf. 1, Fig. 1—4.

[4]) Williamson (1870).

[5]) Carruthers (1870).

[6]) Solms-Laubach (1890); Capellini und Solms-Laubach (1891).

[7]) Lignier (1894, 1901, 1903[1], 1904).

[8]) Dieser Ausdruck wird gegenwärtig in einem viel weiteren Sinne angewendet, als ursprünglich von Carruthers beabsichtigt war. Engler (1897), p. 5, 341, gebraucht die abgeleitete Bezeichnung *Bennettitales*.

[9]) Wieland (1906).

[10]) Wir betrachten diese Gattungsnamen als Synonyme, ohne uns näher über die Priorität auszusprechen.

[11]) Wieland (1899, 1901).

wir speziellen Dank schuldig sowohl für die erste eingehende Untersuchung des amphisporangiaten Strobilus der Gattung als für weitere Aufklärungen über den Habitus und den Bau dieser Fossilien. Wielands Werk hat auch viele Punkte aufgehellt, welche nach dem früher untersuchten englischen, französischen und italienischen Material dunkel geblieben waren.

Fig. 2.
Schematische Skizze eines Längsschnittes durch einen amphisporangiaten Zapfen von *Bennettites* (*Cycadeoidea*) *dacotensis* Ward. Ungefähr natürliche Größe. (Nach Wieland.)

Diese Untersuchung der amerikanischen Bennettiten hat ferner die Tatsache hervorgehoben, daß nicht nur in Wirklichkeit eine große Menge und Mannigfaltigkeit cycadeenähnlicher mesozoischer Pflanzen existierte, welche keineswegs in die *Cycadales* einbezogen werden dürfen, sondern daß einige von ihnen die Auffassung rechtfertigen, sie näher den Angiospermen als den Gymnospermen zu stellen. In der Tat scheinen die mesozoischen Bennettiten, soweit wir sie gegenwärtig kennen, den langgesuchten Schlüssel für die Phylogenie der Angiospermen zu liefern, namentlich bei unserer bereits besprochenen Auffassung der ursprünglichen Charaktere der Blüte.

Wir beabsichtigen, hier bloß die Hauptpunkte über die Morphologie der Fruktifikation von *Bennettites* kurz zu rekapitulieren. Bezüglich der ausführlichen Darstellung verweisen wir den Leser auf Wielands ausgezeichnet illustrierte Monographie.

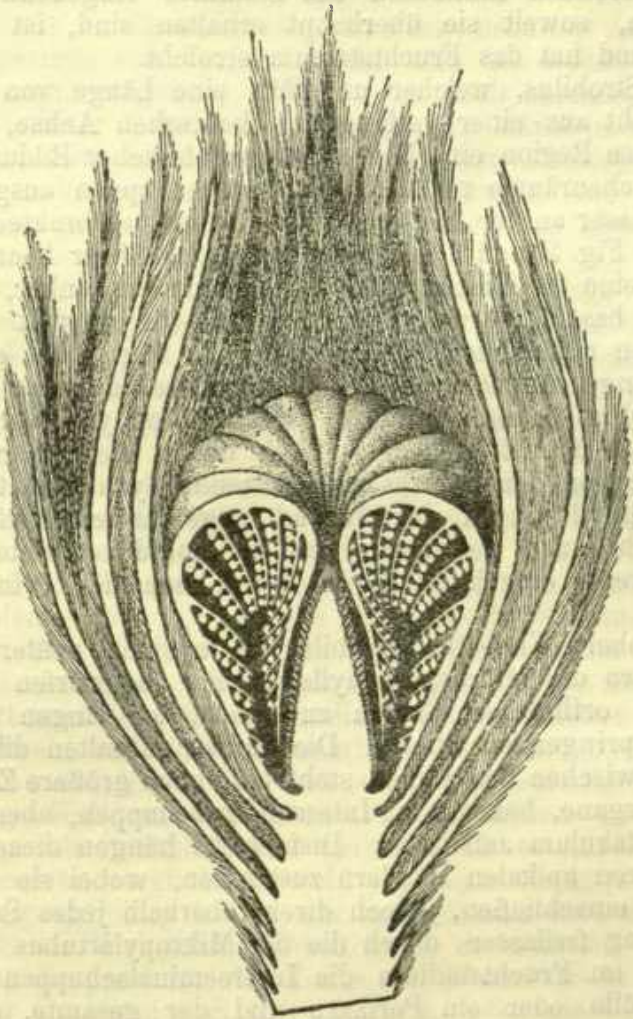

Fig. 3.
Restauration eines Längsschnittes durch den amphisporangiaten Strobilus von *Bennettites* (*Cycadeoidea*). Ungefähr natürliche Größe. (Nach Wieland.)

Der Bau des Strobilus ist in Fig. 2 und 3 abgebildet, die Wielands Buch entnommen sind[1]). Wie Scott ausgeführt hat[2]), ist es klar, daß, „wenn wir uns diesem Gegenstande nähern, wir uns geistig von allen vorgefaßten Meinungen vollständig befreien müssen, die sich uns auf Grund unserer Kenntnisse der rezenten Cycadeenzapfen aufdrängen."

---

[1]) Wieland (1906), Textfig. 87 und 88, pp. 164 und 165.
[2]) Scott (1900), p. 454.

Die Art, welche von unserem Standpunkt aus als typisch betrachtet werden kann, ist *Bennettites* (*Cycadeoidea*) *dacotensis* Ward von den Black Hills in Süd-Dacota. Wie in dieser Gattung gewöhnlich, werden die Fruchtstände seitlich getragen, zwischen die persistierenden Blattbasen des Stammes eingekeilt. An allen Exemplaren, soweit sie überhaupt erhalten sind, ist der Zapfen ganz reif und hat das Fruchtstadium erreicht.

Der Strobilus, welcher ungefähr eine Länge von 12 cm besitzt, besteht aus einer verlängerten konischen Achse, welche in ihrer unteren Region eine Reihe brakteenähnlicher Bildungen trägt, deren Zwischenräume reichlich mit Spreuschuppen ausgefüllt sind. Oberhalb dieser an der Achse hypogyn befestigten brakteenähnlichen Organe, in Fig. 2 und 3 leicht zu kennen an ihrer haarigen Oberfläche, ist eine als Diskus bekannte Bildung erkennbar, entstanden durch die basale Verwachsung von 18—20 doppelt gefiederten Wedeln, den männlichen Sporophyllen. In Fig. 2 ist einer dieser letzteren eingekrümmt zu sehen, der andere in voller Reife ausgebreitet. Fig. 3 zeigt mehrere Mikrosporophylle vor der Entfaltung. Das doppelt gefiederte Laub besitzt viele sehr reduzierte Fiederchen, von denen jedes zwei sitzende Synangien trägt. Das Mikrosporophyll ist in der Jugend ungefähr ein Drittel seiner Länge nach innen geschlagen und die Spindeln zweiter Ordnung sind paarweise eingekrümmt, in der Ebene der Primärspindeln liegend.

Am obern Ende des Strobilus ist in einem späteren Stadium zur Zeit, wo die Mikrosporophylle bereits abgeworfen sind, eine große Zahl orthotroper Samen zu sehen, an langen direkt der Achse entspringenden Stielen. Die Samen enthalten dikotyle Embryonen. Zwischen den Samen steht eine noch größere Zahl keulenförmiger Organe, bekannt als Interseminalschuppen, ebenfalls direkt dem Rezeptakulum aufsitzend. Distalwärts hängen diese Schuppen alle mit ihren apikalen Rändern zusammen, wobei sie die Samen vollständig einschließen, jedoch direkt oberhalb jedes Samens eine zarte Öffnung freilassen, durch die der Mikropylartubus hervorragt. So bilden im Fruchtstadium die Interseminalschuppen eine vollständige Hülle oder ein Perikarp und der gesamte, die Makrosporangien tragende Teil des Konus erscheint wie eine Einzelfrucht. In Fig. 2 und 3 ist die Vergrößerung zu gering, um die jungen Samen und die Interseminalschuppen deutlich zu sehen. Jedoch ihre Anordnung in der Weise, daß sie den apikalen Teil der Achse gleichmäßig bekleiden, ist angedeutet.

Weitere auf den Bau der Fruktifikation von *Bennettites* bezügliche Punkte werden später erörtert werden. Wir wollen hier nur noch hinzufügen, daß Wielands Erläuterung des amphisporangiaten Konus von *Bennettites* nebenbei auch unsere Kenntnis der früher beschriebenen Gattung *Williamsonia* erweiterte, bei der die Fruktifikationen auf langen Stielen getragen werden und so mit den Blättern am Gipfel des Stammes eine Krone bilden. Es ist

möglich, daß *Williamsonia* in diesem Merkmal noch ursprünglicher ist als *Bennettites*.

Bisherige Deutungen des Bennettiten-Strobilus.

Bevor wir in die Diskussion der Frage nach der Abstammung der Angiospermen von Vorfahren, die mit den Bennettiten nahe verwandt waren, eingehen, möchten wir noch betonen, daß wir keinen der bisher bekannten Vertreter der letzteren Gruppe als direkten Vorläufer der Entwicklungsreihe der Angiospermen betrachten. Sie divergieren jedoch so unbedeutend, daß es unserer Meinung nach gegenwärtig wenig Schwierigkeiten bietet, zu begreifen, wie die Angiospermen entstanden.

Wir wollen mit einer Betrachtung der Deutungen beginnen, zu denen man bezüglich der Strobili der bisher bekannten Vertreter der Gruppe gelangt ist. Indem wir so die Arbeit einer früheren Zeit überblicken, müssen wir daran erinnern, daß unsere Erkenntnis bis in die jüngste Zeit ziemlich unvollständig geblieben ist.

Merkwürdig ist in dieser Beziehung, daß in einer der ältesten Beschreibungen des Zapfens von *Williamsonia*, welche Yates[1]) im Jahre 1847 der philosophischen Gesellschaft von Yorkshire vorlegte, diese Fruktifikation als „aus einer Zahl von Schuppen" bestehend gedeutet wurde, „welche Sepalen, Petalen und vielleicht verbreiterten Staubblättern ähnlich sind, alle von der Spitze des Fruchtstieles ausgehen und einander gegenseitig überdecken". Yates führt auch aus, wie stark dieser Konus von den Blüten der Cycadeen sowohl äußerlich als innerlich abweicht.

Williamson[2]), welcher mit sehr unvollständigem Material der Gattung *Williamsonia* arbeitete, unterschied zwei Fruktifikationstypen als männlich und weiblich, die er mit den Zapfen rezenter Cycadeen verglich. Obwohl wir gegenwärtig wissen, daß diese Deutung unrichtig ist, so war doch damals eine engere Annäherung an die Wahrscheinlichkeit kaum zu erwarten.

Bei der Besprechung des Konus von *Bennettites* in Beziehung zu jenen der Cycadeen sagt Carruthers, „daß die Unterschiede mehr in die Augen springen, als die gemeinsamen Berührungspunkte . . . Das Fossil ist echt gymnosperm, da der Pollen durch die röhrenförmigen Öffnungen in der Samenhülle zum Embryosack Zutritt hat und nicht durch einen Griffel, welcher von einem fruchtblattähnlichen Hüllorgan gebildet wird. Der bemerkenswerteste Unterschied ist in der zusammengesetzten Frucht des Fossils zu finden . . . Sie ist zu den übrigen Cycadeen in dieselbe Beziehung zu setzen wie *Taxus* mit seinem fleischigen, becherförmigen Perikarp zu den zapfentragenden Koniferen[3])".

---

[1]) Yates (1855), p. 40.
[2]) Williamson (1870), p. 672.
[3]) Carruthers (1870), p. 698.

Saporta[1]) betrachtet die Fruktifikation von *Williamsonia* als die Frucht einer ursprünglichen Monokotylen, speziell eines Vertreters der Pandanaceen. Derselbe Autor erkannte im Verein mit Marion[2]) in den interseminalen Schuppen die Homologa von Fruchtblättern und schloß, daß die Infloreszenz einem Spadix mit eingeschlechtigen Blüten ähnlich ist, wie er sich bei gewissen Monokotylen findet.

In seiner Diskussion der Fruktifikation von *Bennettites Gibsonianus* Carruth. sagt Solms-Laubach[3]), daß dieser unter den rezenten Pflanzen die nächsten Verwandtschaftsbeziehungen mit den Cycadeen besitzt, gleichwohl sei er andererseits nicht abgeneigt, Saportas Beweisführung anzuerkennen, daß die Gattung Analogien in der Richtung der Angiospermen aufweise. Derselbe Autor skizziert auch drei Hypothesen über die Homologien des weiblichen Teiles des Strobilus. Entweder sind die Samenstiele und Interseminalschuppen sämtlich Karpelle, die einen fertil, die anderen steril, oder die Schuppen sind Triebe ohne Blätter und die Fruchtstiele Triebe, welche in eine auf ein einziges Ovulum reduzierte Blüte endigen; oder aber die Schuppen sind Blätter, welche Triebe mit einem einzigen Ovulum stützen. Im großen und ganzen neigt er der letzten Deutung zu.

Ähnlich schloß Lignier[4]) bei der Beschreibung des Baues von *Bennettites Morierei* Sap. et Mar., daß, soweit es sich um den weiblichen Zapfen handelt, derselbe eine Infloreszenz ist, wobei die Brakteen und die Interseminalschuppen die Blätter der Hauptachse sind, die Samenstiele jedoch fertile Blätter, welche zu einblättrigen Knospen höherer Ordnung gehören. Er betrachtet die Gruppe als Abkömmlinge den Cycadeen gemeinsamer Vorfahren, doch nicht der Cycadeen selbst und vermutet ferner, daß die Bennettiten und Cordaiten möglicherweise größere Verwandtschaft besitzen als gegenwärtig angenommen wird.

Im März 1899 beschrieb Wieland[5]) zum erstenmal die männliche Blüte von *Bennettites* (*Cycadeoidea*) *ingens* Ward und zeigte, daß sie sich von den männlichen Zapfen der rezenten Cycadeen gänzlich unterscheidet. Wie der Autor[6]) jedoch später ausführt, ist dieser Strobilus in Wirklichkeit amphisporangiat, was damals nicht erkannt war. In dieser späteren Mitteilung lenkt Wieland die Aufmerksamkeit auf die Ähnlichkeit dieser Fruktifikation mit jener der Angiospermen einerseits und der Cycadeen andererseits.

---

[1]) Saporta (1875), p. 56.
[2]) Saporta und Marion (1881), p. 1187; Saporta (1891), p. 88.
[3]) Solms-Laubach (1890), pp. 830, 832, 843.
[4]) Lignier (1894), pp. 69 und 73.
[5]) Wieland (1899), p. 224.
[6]) Wieland (1901 und 1906).

Dr. Scott[1]) resümiert in seinen „Studies in Fossil Botany“ die Ansichten über die Homologien des Bennettitenzapfens. Er sagt: „Daß die Achse einen modifizierten Zweig des Stammes darstellt, ist klar. Die Hüllblätter sind unzweifelhaft modifizierte Blätter oder Blattbasen und bieten ebenfalls keine Schwierigkeit. Wir könnten sie den Schuppenblättern vergleichen, in welche ein junger Zapfen einer gewöhnlichen Cycadee eingehüllt ist.“ Bezüglich der Samenstiele und Interseminalschuppen „ginge die einfachste Auffassung dahin, sie als modifizierte Blätter zu betrachten, wobei die fertilen Stiele die Sporophylle wären und die Interseminalschuppen entweder abortive Sporophylle oder eine Art Brakteen darstellen würden. Doch wir könnten ebenso beide Organe als reduzierte Triebe deuten oder diese Auffassung bloß auf die Samenstiele beschränken und die Interseminalschuppen weiter als Brakteen betrachten, vergleichbar den Paleae zwischen den Einzelblüten auf dem Rezeptakulum verschiedener Kompositen.“

Wir müssen jedoch daran erinnern, daß, als diese Ansicht geäußert wurde, unsere Kenntnis der Bennettiten viel weniger vorgeschritten war als gegenwärtig dank den Untersuchungen Wielands.

In einer späteren Arbeit beharrt Lignier[2]) bei seiner ebenerwähnten Deutung des weiblichen Strobilus der Bennettiten und diskutiert den morphologischen Wert des Konus von *Bennettites* (*Cycadeoidea*) *ingens*. Er meint, daß der männliche Teil eine Blüte sein könne, nämlich zusammengesetzt aus Staubblätter tragenden Wedeln an der Hauptachse, während der weibliche eine Infloreszenz ist. Er kritisiert auch Wielands Vergleich dieses Strobilus mit jenem der Cycadeen und Angiospermen und scheint die letzteren von den Cordaiten[3]) abzuleiten. In einer späteren Mitteilung diskutiert derselbe Autor die Morphologie der Interseminalschuppen[4]).

Wir gehen nun zu der Deutung von Wieland über, der bei weitem das umfassendste Beweismaterial an Zapfen amerikanischer Bennettiten zur Verfügung hatte. Dieser Autor[5]) beschreibt die amphisporangiate Achse als eine Blüte, homolog jener einer Angiospermen. Er sagt von ihr folgendes: „Die von einem kurzen und kräftigen Stiel getragene Blüte oder der Strobilus besteht aus einem terminalen, Samenanlagen tragenden Konus, umgeben von einem hypogynen Staminaldiskus und einer äußeren Reihe von Hüllblättern, auf welche die alten Blattbasen der Umhüllung folgen[6]).“ Beim Vergleich dieses Konus mit der Blüte der Angiospermen ge-

---

[1]) Scott (1900), pp. 475—476.
[2]) Lignier (1903[1]), p. 44.
[3]) Lignier (1903[1]), Schema auf S. 49.
[4]) Lignier (1904).
[5]) Wieland (1906), Kap. VII und p. 143.
[6]) Wieland (1906), pp. 165 und 235.

langt der Autor zu folgendem Schlusse[1]): „Es scheint, daß Differenzierung in einen Diskus, dem spiralig angeordnete Brakteen vorausgehen mit darauffolgender Verlängerung der Hauptblütenachse, ebenso wie die Ausbildung eines einfachen terminalen Konus (oder einer Infloreszenz) in späterer geologischer Zeit hauptsächlich eine von den Angiospermen erworbene Kombination ist, wenn auch andererseits dessen scheinbar isoliertes Vorkommen bei den Gymnospermen auf Mängel in der Kenntnis und dem Verständnis der fossilen Überlieferung zurückzuführen sein könnte."

In seiner Diskussion der Entwicklung der Bennettiten im Gegensatz zu jener der Cycadeen sagt er[2]): „In dem einen Falle ging die größere Veränderung in den Megasporophyllen vor sich, und es kam zur Entwicklung einer echten Blüte, welche Typen der Veränderung in den reproduktiven Organen täuschend wiedergibt, wie sie bei den Angiospermen Endergebnis waren. In dem andern Falle" (den Cycadeen) „wurden beide Typen von Sporophyllen aufgegriffen und durch dieselben Stadien der Reduktion weitergeführt mit Ausschluß des einzig dastehenden wunderbaren Restes aus dem Paläozoicum, des Fruchtblattes von *Cycas*, des Analogons zum Staubblattwedel."

Gegenwärtige Deutung der Fruktifikation der Bennettiten.

Nachdem wir in Kürze die bisherigen Meinungen über die Homologien des Bennettitenzapfens überblickt haben, gehen wir zu unserer eigenen Deutung über, welche von fast allen bisher erwähnten bedeutend abweicht. Nach unserer Ansicht ist dieser Konus ein einfacher Strobilus und keine Infloreszenz. Seine Teile sind den Fruchtblättern, Staubblättern und dem Perianth einer typischen amphisporangiaten Angiospermenblüte homolog. Mit anderen Worten, der einfache Konus der Bennettiten ist ein Anthostrobilus (p. 98), welcher sich von dem Anthostrobilus der Angiospermen in einigen wichtigen Merkmalen unterscheidet, vor allem anderen durch den Besitz einer von der Samenlage selbst gebildeten Vorrichtung zum Pollensammeln und durch die Form der Mikrosporophylle. Eine derartige Fruktifikation kann als Proanthostrobilus unterschieden werden (p. 98).

Wir werden gleich sehen, daß diese Deutung alle Vorzüge der Einfachheit besitzt. Doch schließt sie, wie die meisten Theorien, spezifische Schwierigkeiten in sich, welche hier erörtert werden sollen. Wir wollen zeigen, daß es möglich ist, einen sehr weitgehenden Vergleich zwischen dem Euanthostrobilus der Angiospermen und dem Proanthostrobilus der Bennettiten zu ziehen. Ferner ist die Übereinstimmung zwischen diesen beiden Anthostrobilustypen so weitgehend, daß der Schluß sehr naheliegt, die Angiospermen von

---

[1]) Wieland (1906), pp. 230 und 79.
[2]) Wieland (1906), p. 66.

mesozoischen, den Bennettiten nahe verwandten Vorfahren abzuleiten.

Bei der Auffassung, daß der Proanthostrobilus ein einfacher Konus ist, kann der Ausdruck „Braktee“ nicht länger für die äußeren Hüllblätter angewendet werden. Nach unserer Deutung bilden diese ein ursprüngliches Perianth und sind sterile Blattorgane. Die männlichen Organe, die zehn bis zwanzig doppeltgefiederten Blätter vom Typus der Marattiaceenwedel, sind in ihrer Gesamtheit dem Androeceum der Angiospermen homolog, wobei die Staubblätter der letzteren von ersteren durch Reduktion abgeleitet sind. Die Stellung der Mikrosporophylle an der Achse in bezug auf die übrigen Organe des Strobilus ist ähnlich jener des Androeceums einer typischen Angiospermenblüte und mit Ausnahme von *Welwitschia* dieser Abstammungslinie eigentümlich. Die weiblichen Organe bestehen aus langgestielten Samenanlagen und interseminalen Schuppen. Wir betrachten die letzteren als Homologa der Fruchtblätter der Angiospermen ungeachtet der Tatsache, daß sie die Samenstiele stützen und nicht tragen. Die aus dieser Tatsache resultierende unverkennbare Schwierigkeit wird später erörtert werden. Dieses Merkmal war es, welches nach den Axiomen der starren formellen Morphologie bisher dazu verleitet hat, jenen Teil des Proanthostrobilus, der die Samenanlagen trägt, als Infloreszenz zu deuten. Nach unserer Ansicht sind die Fruchtblätter der Bennettiten bis zu einem gewissen Grade synkarp, und dies stellt ein Stadium dar, welches in diesem Falle dem Vorgang des Einschließens der Samenanlage durch Einfaltung der Fruchtblätter vorausgeht. Wir betrachten dieses Merkmal speziell als eines, in welchem die bekannten Bennettiten von der direkten Abstammungslinie der Angiospermen abweichen. In ihrer basalen Vereinigung und der zyklischen Anordnung zeigen die männlichen Organe eine gleich frühe Abweichung.

Wir betrachten die Fruktifikation der Bennettiten als im wesentlichen amphisporangiat, doch geben wir die Möglichkeit zu, daß in dieser Gruppe wie in ihren Deszendenten, den Angiospermen, eine deutlich und konstant ausgesprochene Neigung nach Reduktion zu dem monosporangiaten Zustand vorhanden war mit Monöcie und Diöcie als Endergebnis. Diese Ansicht wurde von Wieland[1]) so bewundernswert und ausführlich erläutert, daß es genügt, bloß folgende Stelle zu zitieren: „Der Zustand der überwiegenden Majorität der untersuchten Zapfen drängt zu dem Schlusse, daß alle bekannten Cycadeen von bisporangiaten Formen abstammen, und daß unter der großen Zahl der Früchte von *Cycadeoidea* und *Bennettites Gibsonianus* oder verwandter Arten bei weitem der größere Teil bisporangiat und diskophor war“. Bei Erörterung dieses Punktes möchten wir daran erinnern, daß in der Mehrzahl der bekannten Bennettitenzapfen die Früchte mehr

---

[1]) Wieland (1906), p. 114 und pp. 130, 137, 169, 174, 184.

oder minder reif sind und oft einen wohl entwickelten Embryo besitzen. In einem solchen Stadium werden die Mikrosporophylle höchst wahrscheinlich abgestorben oder, wie sich Wieland ausdrückt, „verdorrt“ oder abgefallen sein, wie dieser Autor ausführlich erörtert hat. Reste des „hypogynen Diskus“, der durch basale Verwachsung der zehn bis zwanzig Mikrosporophylle zustande kommt, bleiben gewöhnlich als einziger Beweis der amphisporangiaten Natur des Zapfens übrig, mit Ausschluß etlicher fünfundzwanzig bekannter Fälle, inbegriffen *Bennettites* (*Cycadeoidea*) *Jenneyana* Ward, *B.* (*C.*) *ingens* Ward, *B.* (*C.*) *dacotensis* Ward, wo diese Organe noch erhalten sind. Selbst bei *Williamsonia* waren solche Diskusbildungen lange bekannt, obwohl ihre eigentliche Natur erst kürzlich durch Wielands Untersuchung aufgeklärt wurde.

Daß die Fruktifikation der Bennettiten Charaktere darbietet, welche an jene der Angiospermen erinnern, wurde bereits von früheren Autoren ausgeführt.

Saporta brachte im Jahre 1875 *Williamsonia* in Beziehung zu den Monokotylen auf Grund der vermuteten Ähnlichkeit des weiblichen Teiles des Strobilus mit der Frucht gewisser Pandanaceen[1]). In späteren Arbeiten reihte er im Verein mit Marion[2]) die Gattung in die neue Klasse der Pro-Angiospermen oder Ur-Angiospermen ein. Obwohl der Beweis für diese Einordnung sehr unvollständig und die Schlußfolgerung keineswegs gerechtfertigt und zwingend war, befand sich Saporta doch unserer Meinung nach mit seiner glücklichen Vermutung der nahen Verwandtschaftsbeziehungen dieses mesozoischen Fossils vollständig im Rechte.

Im Jahre 1880 kam Nathorst[3]) zu dem Schlusse, daß die vermeintlichen Früchte der Bennettiten in Wirklichkeit nichts anderes als parasitische Pflanzen ähnlich den Balanophoraceen darstellen[4]).

Solms-Laubachs Schlußfolgerungen wurden bereits erwähnt[5]). In der englischen Übersetzung seiner „Palaeophytologie“ findet sich folgender Passus: „Es ist möglich, daß sich die Samenstiele als Karpophylle besonderer Art erweisen können; in diesem Falle wären wir genötigt, die Bennettiten insgesamt von den Cycadeen abzutrennen und als eine intermediäre Gruppe zwischen Gymnospermen und Angiospermen zu betrachten.“

Dr. Scott[6]) bemerkte in seinen „Phytopaläontologischen Studien“ vom Jahre 1900, daß die Frucht von *Bennettites* „der

---

[1]) Saporta (1875), p. 56.

[2]) Saporta und Marion (1885), Vol. I, p. 246, und Saporta (1891), p. 87.

[3]) Nathorst (1880).

[4]) Eine Ansicht, die der Autor selbst einige Jahre später wieder aufgab. (Arber und Parkin, 1908).

[5]) Solms-Laubach (1891), p. 97.

[6]) Scott (1900), pp. 462, 477 und 478, auch p. 523.

Angiospermie schon sehr nahe kommt", doch „bloß in dem Sinne, daß die Samen in einem zusammenhängenden Pericarp eingeschlossen waren". Derselbe Autor schloß, daß „die Bennettiten mit Recht Pro-Angiospermen genannt werden können, um Saportas Ausdruck zu gebrauchen, wofern wir damit einfach Pflanzen mit starker Annäherung an den Bau der Angiospermen bezeichnen wollen, ohne jedoch damit irgend eine Verwandtschaft zur Klasse der jetzt lebenden Angiospermen ausdrücken zu wollen. Nach der gegenwärtigen Einsicht ist eine derartige Verwandtschaft sehr unwahrscheinlich".

Demgegenüber ist jedoch zu betonen, daß wir erst im Jahre 1901 oder, genauer gesagt, im Laufe des vergangenen Jahres volle Einsicht in die Fruktifikation bekommen haben, weshalb diese auf unvollständiges Material sich stützenden Schlüsse bloß provisorisch sein konnten.

Als Wieland im Jahre 1901 in einer vorläufigen Mitteilung den amphisporangiaten Strobilus von *Bennettites* beschrieb[1]), betonte er die in einer früheren Mitteilung ausgesprochene Vermutung: „Während der den weiblichen Teil der Achse von *Cycadeoidea* umgebende Staminaldiskus ursprünglich eine Entwicklung andeutet, welche, soweit es sich gegenwärtig verfolgen läßt, bei den Gymnospermen abschließt, spricht die Kombination der Organe, wenn nicht ebensosehr ihre Beschaffenheit, in hohem Maße für die Möglichkeit einer direkten Entwicklung der Angiospermen aus farnähnlichen Formen. Denn in diesen Zapfen sind die Sporophylle zu einer Blüte vereinigt . . . . deutlich die charakteristische Angiospermenanordnung der Staubblätter ahnen lassend, die am Ende einer verkürzten Achse um ein Samenanlagen tragendes Zentrum und bisweilen zapfenähnlich wie bei *Liriodendron* inseriert sind.

Im Jahre 1903 unterzog Lignier die Ansicht Wielands über die mögliche Verwandtschaft des amphisporangiaten Strobilus von *Bennettites* mit den Angiospermen einer Kritik und verwarf diese Theorie mit der Begründung, daß die Fruktifikation korrekterweise nicht als einfacher Konus gedeutet werden könne[2]).

Wichtiger sind die kürzlich von Wieland[3]) geäußerten Meinungen darin, daß sie rücksichtlich der Fruktifikation von *Bennettites* die volle Beweisführung erbringen.

Er kommt zu folgendem Schlusse: „Es wäre sehr auffallend, wenn die Abstammungslinie der Angiospermen gegenwärtig anders als bloß in ihren breitesten Grundzügen festzulegen wäre. Es wäre sehr auffallend, sagen wir, wenn nicht mehr als ein halbes Dutzend gut erkannter großer Pflanzentypen, welche über lange Zeitperioden zerstreut sind und nur einen geringen Bruchteil der endlosen Reihe unbekannter Entwicklungsetappen darstellen, wirklich die einzigen

---

[1]) Wieland (1901), p. 426.
[2]) Lignier (1903[1]), p. 45.
[3]) Wieland (1906), pp. 243 und 244.

sein sollen, die uns zur Behauptung berechtigen, daß z. B. gewisse Reihen (*Cycadofilices*) zu den *Cycadales* und *Ginkgoales* führten und einen Seitenzweig entsendeten, der zuerst die Gesamtheit von *Cycadeoidea* und dann die *Cordaitales* lieferte oder umgekehrt, und daß erst von diesen letzteren die Angiospermen entsprangen." Derselbe Autor gibt auch seiner Überzeugung dahin Ausdruck, daß ursprüngliche samentragende Farne „solchen Typen wie den mesozoischen Cycadeoideen ihren Ursprung gaben und, wie ich glaube, gleichzeitig oder nur wenig später als diesen den älteren Angiospermen[1])."

Er verteidigt die von ihm schon früher nahegelegte Analogie zwischen der Blüte von *Cycadeoidea* und jener von *Liriodendron* in folgenden Worten[2]): „Auch im Falle des alleinstehenden, isolierten Typus, dessen Kenntnis wir einem glücklichen Zufall verdanken, drängen sich schlagende Analogien zu rezenten Angiospermen auf, wobei es gleichgiltig ist, ob wir, den histologischen Bau beiseite lassend, unsere Aufmerksamkeit bloß der einen Reihe von Merkmalen zuwenden und uns an *Liriodendron* erinnern oder einer anderen, wobei sich als Ergebnis die männlichen und weiblichen Kätzchen der Amentaceen aufdrängen, oder schließlich einer dritten Reihe, welche uns wieder andere Charaktere nahelegt, welche bei den zahllosen Vertretern eines großen Proangiospermenkomplexes vorhanden sein mußten, wie sich die Monokotylengattung *Pandanus* Saporta von selbst aufdrängte. Wir sollten nicht so sehr nach isolierter Erkenntnis fragen, uns aber auch nicht mit einer spärlichen Auslegung hochbedeutsamer Tatsachen begnügen."

Er fügt ferner hinzu[3]): „Für die Zwecke einer großzügigeren Generalisation gehören die farnwedelähnlichen Blätter, welche unzweideutig den Pollen von *Lyginodendron* trugen, die nach dem reinen Marattiaceentypus gebauten Staubblattwedel von *Cycadeoidea*, die Makro- und Mikrosporophylle von *Cycas*, die Staubblätter von *Cordaites* und *Ginkgo* und schließlich jene von *Ricinus* und *Liriodendron*, alle insgesamt einer Reihe an." Derselbe Autor weist auch auf andere Analogien zwischen den Bennettiten (*Cycadeoidea*) und den Angiospermen hin.

Aus diesem kurzen Résumé früherer Auffassungen dürfte hervorgehen, daß, soweit der volle Bau des Bennettitenzapfens aufgeschlossen wurde, von verschiedenen Seiten Anzeichen von Angiospermenverwandtschaft zugegeben wurden und damit der hier vorgetragenen Theorie eine Stütze geboten wird.

Seit Wielands Entdecknngen erschien unseres Wissens im Laufe des vergangenen Herbstes bloß eine einzige Diskussion über die Verwandtsbeziehungen des Benettitenzapfens. Professor Oliver hat in einer kurzen darauf bezüglichen Abhandlung einige Haupt-

---

[1]) l. c., p. 243.
[2]) l. c., p. 245.
[3]) l. c., p. 245.

punkte der Beweisführung dargetan, zu denen wir unabhängig von ihm gelangt sind[1]). Er sagt: „Wir kommen nun zur Frage nach der morphologischen Deutung dieser Fruktifikation, ob sie als eine mit Sporophyllen besetzte Achse, also als Blüte zu betrachten ist oder andererseits in Wirklichkeit eine kompliziertere Bildung, nämlich eine Infloreszenz oder ein Zweigsystem mit weitgehender Reduktion darstellt . . . Der von Dr. Wieland eingenommene Standpunkt, demzufolge wir hier eine Zwitterblüte vor uns haben, wird wohl allgemeiner Zustimmung begegnen. Bei weiterer Umschau und bei Berücksichtigung der Pteridospermenverwandtschaft der Bennettiten drängt sich diese Deutung unwiderstehlich auf. Aus dieser Bildung ein „cyathium" herauslesen wollen, heißt wohl sich ins Grundlose versteigen."

Derselbe Autor sagt weiter: „Wie man auch immer über diese Blüte denken mag, sie darf keineswegs als jene einer typischen Angiosperme betrachtet werden . . . Ihr Hauptinteresse und Wert scheint mir darin zu liegen, daß sie, obwohl sie gerade den Angiospermencharakter vermissen läßt, zeigt, wie nahe die Cycadeenreihe an die Verwirklichung desselben herankommen konnte. Sie ist in der Tat der Schlüssel zu den Angiospermen; wenn dies erkannt ist, dann ist alles übrige leicht. . . Wenn es auch fast unglaublich scheint, ist an der Möglichkeit nicht zu zweifeln, daß eine Blüte mit Perianth, Staubblättern und Gynoeceum in genau derselben gegenseitigen Stellung wie bei *Cycadeoidea* auch außerhalb der Entwicklungsreihe hervorgebracht wurde, welche jener zunächst stand, die zu den Angiospermen führte". (Schluß folgt.)

Ein Beitrag zur Kenntnis der Flora der Dinarischen Alpen.

Unter Mitwirkung von **A. v. Degen** (Budapest)
verfaßt von **E. Janchen** und **B. Watzl** (Wien).

(Mit 2 Textfiguren.)

(Fortsetzung.[1])

Fagaceae.

Fagus silvatica L. Hauptbestandteil aller Wälder am Nordostabhang des Gebirges; ein kleiner Wald unter dem Nordabhange des Hauptgrates der Dinara, ca. 1300—1400 m (D.); einzelne Wetterbuchen noch höher, bis ca. 1600 m (D.).

Quercus lanuginosa (Lam.) Thuill. Karstterrain oberhalb Ježević; Abhänge der Schlucht Sutina; buschige Stellen der mittleren Region der Dinara (D.).

---

[1]) Oliver (1906), p. 239—240.

[1]) Vgl. Jahrg. 1908, Nr. 3, S. 100.

ZOBODAT - 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. 133-161