©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

N: 207/1952

PHYTON
ANNALES REI BOTANICAE

VOL. 4. FASC. 1—3. PAG. 1—246 10. VII. 1952

Über die Herkunft der Angiospermen

Von

K. SUESSENGUTH und H. MERXMÜLLER (München)

Mit 2 Abbildungen

Eingelangt am 28. I. 1952

Wenn man die Angiospermen nach einem natürlichen System ordnen will, muß man zunächst sicher sein, daß sie sich von anderen Pflanzengruppen, im wesentlichen also von den Gymnospermen scharf abgrenzen lassen. Diese Voraussetzung ist nicht ohne weiteres erfüllt. So wurde in letzter Zeit wieder mehrfach auf die de facto „gymnospermen" Karpelle etwa der *Resedaceae* oder mancher anderer angiospermer Gruppen (Aufzählung bei EAMES 1951) hingewiesen sowie auf die hohlen Griffel mancher *Butomaceae*, die ebenso wie die Röhrenintegumente der überdies nahezu „angiospermen" *Gnetinae* — PULLE 1938 nannte sie „chlamydosperm" — das ungekeimte Pollenkorn an die Samenanlagen wandern lassen. Diese Eigenheiten mögen in vielen Fällen atavistische Züge aufweisen (EAMES 1951), in anderen reduktive Neubildungen darstellen, vermögen aber an der Sicherheit der Einordnung der betreffenden Typen unter die Angiospermen nichts zu ändern. Bedeutsamer erschien die jüngst diskutierte Idee, daß die bislang als Karpelle eines stark reduzierten Fruchtknotens angesehenen Organe mancher *Santalales* als Integumente nackter Samenanlagen (und jene damit als gymnosperm) zu deuten seien (GAGNEPAIN et BOUREAU 1946, 1947). Jedoch stehen dieser bereits von SCHLEIDEN 1852, WILLKOMM 1854 und HALLIER 1902 vorweggenommenen Annahme zu starke Übereinstimmungen der gesamten *Santalales* und die eindeutige Angiospermie anderer Formen dieser Ordnung so deutlich entgegen, daß sie sich auch diesmal schwerlich durchsetzen wird. Man wird also LAM 1948 kaum in dem Punkt beistimmen können, daß die Grenze zwischen Angiospermen und Gymnospermen heute unklarer geworden sei.

Eine weitere Voraussetzung einer wirklich natürlichen Anordnung der Angiospermen wäre die Kenntnis fossiler oder rezenter Gymnospermen-Gruppen, von denen irgendwelche Angiospermentypen mit Sicherheit ableitbar wären. Dies ist jedoch unglücklicherweise nicht der

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Fall. Vielmehr stellen die rezenten Gymnospermen nur die letzten Ausläufer wahrscheinlich recht heterogener Gruppen dar, die zumindest heute weder untereinander noch zu den Bedecktsamern erkennbare Beziehungen aufweisen, sondern durch tiefe Klüfte getrennt erscheinen. Dies gilt besonders von ihrer verbreitetsten und größten Gruppe, den *Coniferae,* insbesondere den *Abietaceae,* die mit Sicherheit das Endstadium einer Entwicklungsreihe, keinen Übergang darstellen. Eine gewisse Ausnahme bilden lediglich die *Gnetinae,* die jedoch infolge ihrer extremen Reduktion und der Spärlichkeit ihrer Typen, wie noch zu zeigen sein wird, ebenfalls kaum als wirkliches Bindeglied anzusehen sind, zumal das völlige Fehlen fossiler *Gnetinae* weitergehenden Ableitungen ein frühes Ende setzt. Überhaupt ist trotz der verhältnismäßig reichen Zahl fossiler Gymnospermen, die zu unserer Kenntnis gelangt ist, nie ein Typ gefunden worden, der wirklich in die Ahnenreihe der Angiospermen eingefügt werden könnte. Es wurden bisher also weder aus der Kenntnis rezenter noch aus den Funden fossiler Gymnospermen reale Unterlagen für die Ableitung und damit die Anordnung der Angiospermen gewonnen. So ist der Systematiker einstweilen darauf angewiesen, mit seinen, also systematisch-morphologischen Mitteln eine Klärung darüber herbeizuführen, welche rezenten Angiospermen-Typen als die ursprünglichsten zu betrachten sind.

Hier haben sich nun seit mehreren Jahrzehnten zwei prinzipiell verschiedene Anschauungen ausgebildet, die sich gegenseitig vollständig auszuschließen scheinen. Während von der einen Seite die *Polycarpicae* als primitiv betrachtet werden, von denen alle anderen Ordnungen z. Tl. durch stärkste Reduktion abzuleiten wären, werden von der anderen Seite die *Apetalae* an den Anfang gestellt, von denen aus durch fast stets aufbauende Weiterentwicklung die „höheren" Gruppen erreicht worden wären. In dieser Scheidung liegt die Kernfrage unseres Problems. Alle übrigen Fragen wie etwa die morphologische Wertung der Blüte, die zu dem Streit zwischen den Vertretern der Pseud- und Euanthientheorie geführt hat, sind sekundär und erst nach einer prinzipiellen Entscheidung in der Hauptfrage sinnvoll. Auch unsere Darstellung der Ableitungsversuche muß daher von dieser Alternative ausgehen.

Eine Nachforschung nach primitiven Typen wird immer auf der Betrachtung von Merkmalen beruhen, die innerhalb der entsprechenden Gruppe nicht als durch Progression oder Reduktion entstanden gelten können, von denen aus aber die Formenmannigfaltigkeit der gesamten Gruppe ableitbar erscheint. Überdies wird man nach Möglichkeit Vergleiche mit benachbarten Gruppen ziehen. In unserem Falle der Angiospermen mag man demnach mit einigem Recht unter anderen folgende Merkmale als ursprünglich betrachten: Holzigen Wuchs gegenüber krautigem, einfache Infloreszenzen gegenüber komplizierten, schraubige

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Organstellung gegenüber zyklischer, unbestimmte Zahlenverhältnisse gegenüber konstanten, radiäre Blüten gegenüber dorsiventralen, Choripetalie und Hypogynie gegenüber Sympetalie, Peri- und Epigynie, Apokarpie und unikarpellate Bälge gegenüber Synkarpie und plurikarpellaten Früchten.

Suchen wir nun Typen, die alle diese ursprünglichen Eigenschaften besitzen, so werden wir fast zwangsläufig zu jener schon genannten Ordnung der *Polycarpicae* geführt, und zwar zu ihrer holzigen Untergruppe der *Magnoliales* (im Sinne HUTCHINSON's 1926), deren anscheinend älteste Vertreter, etwa die *Winteraceae, Himantandraceae* und *Degeneriaceae,* vor allem den südwestpazifischen Raum besiedeln. Nebenbei sei bemerkt, daß schon im Jahre 1818, als noch keinerlei phylogenetische Annahmen in die botanische Systematik eingedrungen sein konnten, der Systematiker A. P. DE CANDOLLE offenbar intuitiv die *Ranunculaceae* und in ihrem Gefolge die übrigen *Polycarpicae* aus rein morphologischen Betrachtungen heraus an die Spitze seines Systems gestellt hat. Weitere gewichtige Argumente finden wir bei einem Vergleich mit manchen Nacktsamertypen, etwa den *Cycadaceae,* deren Zapfen dieselbe verlängerte Blütenachse aufweisen wie die Magnolienblüte, deren unterseits sporangientragende Mikrosporophylle an extrorse Antheren mit breiten Filamenten und langen Konnektiv-Anhängseln erinnern und deren blattartige Megasporophylle mit ihren randständigen Sporangien bei Einrollung vielsamige, unikarpellate Bälge mit marginaler Plazentation ergäben. Selbst das noch gefäßlose Holz der Gymnospermen findet sich, und zwar ausschließlich, bei neun Gattungen der *Magnoliales* (und bei einer der zumindest nahestehenden *Chloranthaceae*) erhalten (HUBER 1951). Desgleichen besitzen die Arten der ebenfalls den ursprünglicheren *Magnoliales* zuzurechnenden *Austrobaileyaceae* eine zweifellos als sehr primitiv anzusprechende Phloem-Struktur (BAILEY and SWAMY 1949). Die Zahl der für eine Ableitung in Frage kommenden Gymnospermentypen wird durch die BAILEY'sche Feststellung eingeengt, daß die ontogenetische Folge im Xylem, die bei den Angiospermen etwa von den Ring- und Schraubentracheiden über Treppentracheiden bis zur Tüpfeltracheide und -trachee geht, bei den *Ginkgoinae, Gnetinae* und besonders auch bei den *Coniferae* in anderem Sinne stark abgeleitet ist, während sie bei den Samenfarnen, *Cycadinae* und *Bennettitinae* wie bei den Farnen nach dem ursprünglichen, oben geschilderten Typ verläuft (BAILEY 1949). Der gleiche Autor hat darauf aufmerksam gemacht, daß der dreifurchige Pollen der meisten Dikotylen auf diese Klasse beschränkt ist, während der einfurchige, der bei Samenfarnen, *Cycadinae* und Verwandten weit verbreitet ist, innerhalb der Angiospermen auf eine Reihe von Magnolialen und Monokotyledonen beschränkt erscheint.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die Entdeckung der mit den *Cycadinae* möglicherweise aus einer Wurzel entstammenden, fossilen *Bennettitinae* mit ihren von einem Perianth umgebenen, zwitterigen Blüten und zu einer Fruchthülle verwachsenden Interseminalschuppen fügte gleichsam den letzten Ring in diese Gedankenkette ein, für die, um nur die wichtigsten zu nennen, DELPINO, BESSEY, HALLIER, ARBER, PARKIN, WIELAND, H. WINKLER, MEZ und HUTCHINSON eingetreten sind. Freilich gelingt es keineswegs, etwa die *Magnoliales* von einer der hier genannten Gruppen direkt abzuleiten. Haben schon die *Cycadinae* mit ihrer strengen Diözie und ihrer Tendenz zur Zapfenbildung (vor allem auch in der männlichen Blüte) einen anderen Weg der Blütenbildung eingeschlagen, so besitzen andererseits die *Bennettitinae* an langen Stielen endständige Samenanlagen und keineswegs die blattartigen Sporophylle mit randständigen Samenanlagen, die für die Ableitung des Magnoliaceen-Balges erforderlich wären. Auch kommt die (nicht vollständige) Angiospermie der *Bennettitinae* auf eine grundsätzlich andere Weise zustande, so daß sie (ähnlich wie bei den *Caytoniales*, die den Samenfarnen nahestehen, mit ihren den Fiederblatt-Abschnitten homologen, nahezu angiospermen Früchten) nur als Beispiel einer konvergenten Entwicklungstendenz, nicht als Homologie zur Bedecktsamigkeit der Angiospermen gewertet werden darf (KRÄUSEL 1949).

Unter diesen Umständen war es schon nach Ansicht früherer Autoren erforderlich, für die Ableitung der Angiospermen eine hypothetische Pflanzengruppe zu konstruieren, die den Bauplan der *Bennettitinae* und *Cycadinae* gleichsam kombiniert, wobei den ersteren die Zwitterigkeit (mit u n t e r den Megasporophyllen stehenden Mikrosporophyllen) und das Perianth, den letzteren die Megasporophylle entnommen werden; die Mikrosporophylle erscheinen dabei etwa an *Crossotheca*-ähnliche Samenfarne angelehnt. Eine solche hypothetische Pflanzengruppe wurde von ihren Autoren, ARBER and PARKIN 1907, als die der *„Hemiangiospermae"* bezeichnet, die geschilderte Blütenkonstruktion als „Proanthostrobilus". Eine Überleitung in den angiospermen Magnolientyp („Anthostrobilus") durch Zusammenschließen der Fruchtblattränder und starke Reduktion der Mikrosporophylle erscheint von hier aus denkbar. Wesentlich ist, daß die Schöpfer dieser Konstruktion keineswegs behaupten, eine solche Form hätte wirklich existiert, sondern in ihr nur eine Kombination verschiedener zeitlich vielleicht nicht einmal zusammenfallender Differenzierungsstadien sehen.

So glücklich nun eine solche Konstruktion vielfach erschienen ist, so liegt doch in dem rein hypothetischen Charakter dieser Ableitung eine starke Unsicherheit. Unter den heute bekannten Nacktsamern ist niemals ein Typ gefunden worden, der dem Proanthostrobilus auch nur irgendwie nahekäme. Auch die Unterschiede zwischen den Gametophyten

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

etwa der *Cycadinae* und denen der Angiospermen werden durch keinerlei Zwischenstufen überbrückt, die gleichzeitig auch eine morphologische Annäherung bieten würden. *Magnolia* ist schon eine vollgültige Angiosperme; eine *Pro-Magnolia* ist auch bei den neuerlichen Untersuchungen an den ursprünglichsten Typen der *Magnoliales* nicht gefunden worden. Der Anschluß nach rückwärts wird somit nur durch eine Reihe hypothetischer Konstruktionen vermittelt, ohne daß man dadurch wenigstens einen festen Ausgangspunkt gewänne.

So ist es nicht verwunderlich, daß ARBER and PARKIN 1908 schon ein Jahr nach ihrer Anthostrobilus-Theorie den Versuch unternahmen, wenigstens einen Zweig der bekannten Gymnospermen, die *Gnetinae* in etwas nähere Beziehungen zu den Bedecktsamern zu bringen. Indem sie von der männlichen Blüte der *Welwitschia* ausgehend die Gnetinenblüte als stark reduzierten Proanthostrobilus betrachten, können sie die *Gnetinae* als Parallelast der Angiospermen ebenfalls von ihren *Hemiangiospermae* ableiten und diese hypothetische Gruppe dadurch etwas besser begründen.

Nachdem der Blick einmal auf die *Gnetinae* gelenkt war, lag es nahe, eine direkte Ableitungsmöglichkeit der *Polycarpicae* von diesen Formen zu erwägen. Da aus der stärkstens reduzierten, zu komplizierten Infloreszenzen zusammengeschlossenen Einzelblüte der heutigen *Gnetinae* jedoch unmöglich der Anthostrobilus der *Magnoliales* abgeleitet werden kann, muß hierfür eine ganze Gnetinen-Infloreszenz zum Ausgangspunkt genommen werden (wie dies zuerst R. v. WETTSTEIN bei einer anderen, noch zu besprechenden Erklärung unternahm). Im Gegensatz zu der Euanthien-Theorie, die die „Blüte" der *Cycadinae* oder *Bennettitinae* mit der Angiospermen-Blüte gleichsetzt, homologisiert jetzt die Pseudanthien-Theorie die letztere mit einer nacktsamigen Infloreszenz.

KARSTEN 1918, 1936 verwendet für seine Ableitung der Angiospermen die auf einen Wirtel beschränkte männliche Infloreszenz von *Gnetum*, bei der dekussiertstehende Brakteen eine Anordnung spiralig gestellter Einzelblüten stützen, deren äußere männlich (mit zweifächeriger Anthere) und deren innere weiblich (bei den rezenten *Gnetum*-Arten allerdings steril) sind. Es würden hier also die Antheren durch Teilung (wie bei *Ephedra)* vierfächerig werden und ihre Hülle verlieren, die chlamydospermen Samenanlagen durch Umwandlung des äußersten Integuments in ein geschlossenes Fruchtblatt zu Fruchtknoten werden. Wir kommen durch solche nicht sehr tiefgreifende Veränderungen von einer Gnetinen-Infloreszenz her zu einer perianthlosen, aber durch zwei Brakteen gestützten *Magnoliales*-Blüte etwa vom Typ der *Trochodendraceae,* die dann durch Umwandlung der äußeren Staubgefäße in Tepalen den Magnolien-Typ erreicht.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Es mag nicht verkannt werden, daß *Gnetum* auch sonst vielfache Ähnlichkeiten mit den Angiospermen aufweist, so die netzaderigen Blätter, die echten Gefäße (die allerdings gerade *Trochodendron* noch nicht besitzt — die Leitbündelentwicklung verläuft bei *Gnetum* überdies nach dem als abgeleitet geltenden Coniferen-Typus), den dikotylen Embryo und die geringe Anzahl der Embryosack- und Pollenkorn-Kerne. Die Befruchtung freier, undifferenzierter Embryosackkerne bei *Gnetum* wurde lange als entscheidender Gegengrund gegen eine solche Ableitung *Gnetum* → *Magnoliales* betrachtet, da ja eine solche Bildung gegenüber dem seit PORSCH 1907 als aus zwei Archegonien reduziert betrachteten Angiospermen-Embryosack eine Weiterbildung darstellen würde. Jedoch wies unlängst MAHESHWARI 1950 auf wesentliche Bedenken gegenüber der PORSCH'schen Ableitung hin und sah sich aus dem heutigen Stand embryologischer Kenntnis heraus genötigt, wieder auf die alte HOFMEISTER-STRASBURGER'sche Theorie der Gleichwertigkeit der Kerne im Embryosack zurückzugreifen, die eben gerade die Verhältnisse bei *Gnetum* als Vorstadium des Angiospermen-Typs betrachtet.

Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß diese Theorie (wie alle anderen „Gnetinen-Theorien") zwar die *Gnetinae* nahe an die Angiospermen heranrückt und mögliche engere Beziehungen zwischen beiden Gruppen aufzeigt, daß aber für die Ableitung dieser Gesamtgruppe (*Gnetinae* u n d *Angiospermae*) hierdurch faktisch nichts erreicht ist. Infolge des Fehlens jeglicher fossilen *Gnetinae* läßt sich aus unserer Gesamtkenntnis dieser Formen ja nur mit MARKGRAF 1926 feststellen, daß sie „mehrere Merkmale der Urgymnospermen aufweisen, die wir zerstreut bei anderen Abkömmlingen jener wiederfinden". Die Kluft nach rückwärts kann also durch eine hypothetische Ableitung der Angiospermen von den *Gnetinae* her, wie sie oben angegeben wurde, keineswegs als überbrückt betrachtet werden.

Immerhin zeigen unsere bisherigen Betrachtungen, daß sich jedenfalls mannigfache Gründe für die angenommene Primitivität der *Magnoliales* anführen lassen, die einerseits aus ihren unzweifelhaften Ähnlichkeiten mit gymnospermen Typen, andererseits aus der leichten Ableitbarkeit einer beträchtlichen Anzahl angiospermer Typen von den *Polycarpicae* gewonnen werden, während umgekehrt wohl kaum eine Progression vorstellbar ist, die von anderen Angiospermen aus zu den *Polycarpicae* führen sollte. So lassen sich etwa beträchtliche Teile der Monokotylen, ferner die *Rhoeadales*, *Rosales*, die *Parietales* und *Guttiferae* samt allen deren Deszendenten nur als Ableitungen aus der Grundmasse der *Polycarpicae* verstehen (*„Metangiospermae"*, NEUMAYER's 1924). Die dabei auftretenden Veränderungen lassen, wie bereits besprochen, im großen und ganzen eine deutliche Richtung der Progression erkennen; sie sind nur als Weiterbildungen zu deuten, nicht als ur-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

sprüngliche Formprägungen. So ist es sicher berechtigt, wenn wir die *Polycarpicae* als eine sehr ursprüngliche Gruppe der Angiospermen betrachten und unmittelbar an nacktsamige Gruppen, vielleicht aus der *Cycadopsida*-Deszendenz anzuschließen suchen, wenn auch unserem modernen Gefühl das rein Hypothetische konstruierter Zwischenformen widerstrebt.

Hingegen stößt man auf ungleich größere Schwierigkeiten, wenn diese Ableitung in den Bereich der *Apetalae* vorgetrieben werden soll. Es wurde zwar mehrfach versucht, durch mehr oder minder gewagte Konstruktionen Brücken zu erkennen oder zu bauen, die einen klaren Anschluß der *Apetalae* an die *Polycarpicae* oder ihre Deszendenten ermöglichen sollten. Zumeist wurden hierfür die *Hamamelidales* verwendet, die Beziehungen zu den *Rosales* aufweisen, während manchmal vermutete Ähnlichkeiten mit den *Apetalae*, etwa den *Fagales* oder den *Urticales* nur oberflächlicher Natur sein dürften. Ebensowenig kann die jüngst von PORSCH 1950 versuchte Einordnung von *Castanea* zwischen *Polycarpicae* und *Rosales* nach unserer Ansicht einen wirklich brauchbaren Weg aufzeigen. Der Versuch HUTCHINSON's 1926, 1946 endlich, durch eine prinzipielle Teilung der Angiospermen in einen holzigen (*Magnoliales*-Deszendenz) und einen krautigen Ast (*Ranales*-Deszendenz) klarere Verwandtschaftsverhältnisse herauszuschälen, erfordert für dieses „Brückenproblem" sogar mehrere derartige, unbefriedigende Übergänge. Die Absurdität solcher Wege wird schließlich vollends evident, wenn man versuchen will, über eine solche Brücke die archaischen Typen der *Verticillatae (Casuarina)* zu erreichen.

Begründet wird diese Behauptung auch, wenn wir (z. Tl. nach JANCHEN 1950) eine Reihe von Merkmalen gerade der einfacheren *Apetalae* aufführen, die uns entweder durch Reduktionen von *Magnolia* her unerklärbar erscheinen oder aber durch ihr häufiges Vorkommen bei bestimmten Gymnospermen unabweisbar nähere Zusammenhänge mit diesen annehmen lassen. Zu den ersteren Charakteren rechnen wir vor allem grundständige Plazentation, Superposition der Stamina, Atropie der Samenanlagen, Chalazogamie und verhältnismäßig undifferenzierte Holzstruktur; zu den letzteren Vorherrschen von Holzpflanzen, Diözie, unscheinbares Perianth, Spaltung der Stamina, sitzende Narben, intraseminale Leitbündel, Anemogamie und langsame Gametophytenentwicklung. Es wird jedoch auch von den erstgenannten Merkmalen zu zeigen sein, wie gut sie sich in den Gedanken einer direkten Ableitung der *Apetalae* von den Gymnospermen her einfügen lassen. Wir sind hiermit in jene zweite Gruppe von Ableitungsversuchen eingetreten, die die *Apetalae* als Ausgangspunkt der Angiospermen ansieht. Vgl. hierzu Abb. 1.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die bedeutendste Theorie in dieser Richtung hat R. v. WETTSTEIN 1907 geschaffen; sie wurde jüngst von JANCHEN 1950 noch einmal eingehend durchdacht und zu stützen gesucht. Die Ableitung geht von der Gnetine *Ephedra* aus, ist also wieder notwendigerweise eine Pseudanthien-Theorie und zwar die ursprünglichste von allen. Hierbei wird die männliche Apetalenblüte entstanden gedacht aus dem Zusammenrücken von vier männlichen *Ephedra*-Blüten, deren Mikrosporophyll gespalten (vgl. *Casuarina, Betulaceae*) oder verwachsen ist und bereits zwei zweifächerige Synangien, also vier Pollensäcke, trägt. Die Einzelhülle der Mikrosporophylle schwindet (bei *Casuarina* noch erhalten), die Tragblätter bilden das neue Perianth; die Stamina sind daher epi-

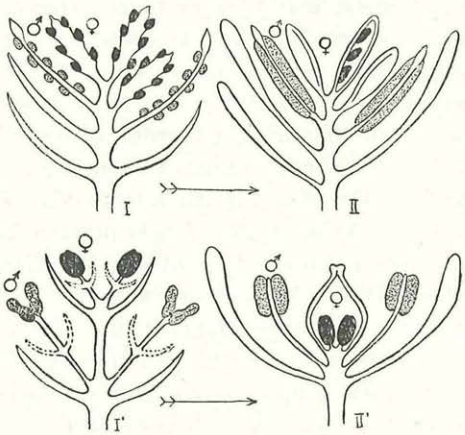

Abb. 1. Schemata für die Ableitung einer zwittrigen Angiospermenblüte (II, II') nach der Euanthientheorie (I—II) und nach der Pseudanthientheorie (I'—II'). Pollensäcke punktiert, Samenanlagen schwarz (nach FIRBAS).

tepal. Bei den weiblichen Infloreszenzen werden die bei *Ephedra* bereits hoch verwachsenen Tragblätter mit den Fruchtblättern homologisiert; ihre papillösen Spitzen werden zu Narben (die bezeichnenderweise bei den *Fagales* noch sehr kurz, also unzweckmäßig für die Windbestäubung sind). Die ursprüngliche Plazentation ist nach dieser Ableitung basilär, der Fruchtknoten einfächerig *(Juglans, Myrica)* oder zweifächerig *(Casuarina, Fagales)*, die ein bis zwei Samenanlagen sind atrop. Da die Tragblätter für die Fruchtknotenbildung verbraucht sind, besitzt die weibliche Apetalenblüte im Gegensatz zur männlichen ursprünglich kein Perianth (*Casuarina, Betula, Alnus, Batis* u. a.). Die Zwitterblüte wird durch Ausbildung einer terminalen weiblichen Blüte an der Spitze des männlichen *Ephedra*-Blütenstandes erreicht, wie dies von rezenten Arten bekannt ist. Ursprünglich herrscht jedoch Diözie, wobei JANCHEN mit Recht darauf hinweist, daß das Auftreten von rudimentären Orga-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

nen des anderen Geschlechts durchaus kein Anzeichen für eine Reduktion von Zwitterblüten bedeuten muß, sondern zwanglos als Erbteil vom andersgeschlechtigen Parens her aufgefaßt werden kann.

Es zeigt sich, daß also der *Ephedra*-Blütenstand mit zufriedenstellender Wahrscheinlichkeit, wenn auch nicht als wirklicher Vorfahre, so doch als Vorbild, und zwar im Gegensatz zu den PARKIN'schen *Hemiangiospermae* als real existierendes Vorbild der Blütenentstehung bei den primitiven *Apetaiae* betrachtet werden könnte. Einwände ENGLERS 1926, die auf dem Vorhandensein eines Exotheziums und auf den abweichenden Embryosackverhältnissen bei den *Gnetinae* beruhen, werden durch die Auffindung von Exothezien bei *Arceuthobium* (STAEDTLER 1923) und *Chamaegyne* (BITTL 1952) einerseits, durch die MAHESHWARI'sche Ablehnung der PORSCH'schen Embryosacktheorie andererseits einigermaßen entkräftet. Auch die holzanatomischen Einwände BAILEYS 1949 verlieren dadurch, daß wir ja nur die abgeleitetsten Gnetinen-Typen kennen, an Kraft.

Die Weiterentwicklung der *Apetalae* läßt JANCHEN auf folgenden Wegen vor sich gehen: Die Staubgefäße verdoppeln sich, ein zweiter Kreis alterniert, bei genügend großer Anzahl tritt Spiralisierung ein. Die Fruchtblätter vermehren sich, damit meist auch die Zahl der Fächer, trennen sich dann oft (Chorikarpie also sekundär) und werden ebenfalls spiralig gestellt. Die vermehrten Samenanlagen steigen an einer Zentralplazenta oder an den Karpell-(also Tragblatt-)Rändern empor. Blütenblätter entstehen aus Hochblättern (*Nyctaginaceae, Cactaceae*), Perigonblättern, die in ein oder mehr Kreisen angeordnet sind (*Polygonaceae, Liliaceae, Magnoliaceae)* und zusätzlich von Hochblättern umgeben werden (*Portulacaceae, Hepatica)* oder in einen kelchartigen und einen korollinischen Kreis geschieden sind *(Alisma, Commelinaceae)* oder sie entstehen endlich aus den vermehrten Staubgefäßen durch Verbreiterung *(Nymphaea)*, Umwandlung (*Ranunculaceae*, höhere Dikotylen) oder seriale Abspaltung *(Caryophyllaceae)*.

Diesen Annahmen JANCHENS kann man nun nicht mehr zustimmen. Von den angeführten Prozessen sind zumindest diejenigen, die zur Apokarpie, also zur Trennung der sogenannten Fruchtblätter und zur Spiralisierung der Staubgefäße und Bälge führen sollen, ungewohnt und reichlich hypothetisch. Es ist leicht zu sehen, daß durch solche angenommene Prozesse ein Übergang zu den *Rosales* und *Polycarpicae* konstruiert werden soll, also zu jenen Gruppen, bei denen wir eingangs überdies eine Anzahl Merkmale gefunden haben, die ihrerseits als primitiv und nicht ableitbar gelten müssen. Mit anderen, sehr kurzen Worten: Ebensowenig wie ein wirklich beschreitbarer Weg für eine Deszendenz von *Magnolia* bis *Casuarina* zu finden war — ebensowenig vorstellbar ist die umgekehrte Entwicklung von *Casuarina* bis *Magnolia*. Wenn JANCHEN betont,

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

daß ein derart großer Entwicklungsabschnitt wie der der *Apetalae* unmöglich das Ergebnis steter Regression und Reduktion sein könne, so ist umgekehrt ebensowenig daran zu denken, daß auf dem Wege klarer Progressionen so urtümliche Typen wie *Magnolia* erreichbar wären.

Der einzige Ausweg aus diesem Dilemma kann also nur darin bestehen, von dem Gedanken einer monophyletischen Entwicklung der Angiospermen abzugehen und eine zumindest diphyletische, vielleicht sogar pleiophyletische Genese zuzugestehen. Diesen Gedanken hat bereits ENGLER 1926 klar formuliert: „Ich sehe mich genötigt, eine . . . hypothetische Abteilung anzunehmen, welche ich als *Protangiospermae* bezeichne und die die Möglichkeit bietet, daß von ihr die perianthlosen oder mit einfachem Perianth versehenen Angiospermen ebenso gut wie die *Ranales* abgeleitet werden können . . . Die einzelnen Abteilungen oder Stämme der höheren Pflanzen, zumindest der großen Mehrzahl der jetzt lebenden Vertreter haben sich nebeneinander und nicht auseinander entwickelt". ENGLER nimmt in dieser seiner letzten Stellungnahme zu unserem Problem an, daß möglicherweise die *Apetalae* ebenso wie die *Magnoliaceae* von Vorfahren mit strobilusartigen Zwitterblüten abstammen, wobei sich diese Ahnen der *Apetalae* nur durch einfache oder fehlende Blütenhülle und bald einsetzende starke Reduktion der ursprünglich ebenfalls zahlreicheren Stamina und Karpelle mit schnellerem Übergang zu Synkarpie von denen der *Polycarpicae* unterscheiden.

Während der ENGLER'sche Erklärungsversuch auf genauere anatomische und entwicklungsgeschichtliche Ableitungen verzichtet, haben skandinavische Autoren in jüngerer Zeit eine Reihe von Arbeiten über unser Problem unter besonderer Berücksichtigung dieser Kriterien vorgelegt. Neben den Untersuchungen des Dänen HAGERUP 1934, 1936, 1938 sind hier diejenigen des Schweden FAGERLIND 1947 besonders bemerkenswert, der, wie KARSTEN und WETTSTEIN wieder auf die *Gnetinae* zurückgreift, ohne allerdings wie jene eine direkte Ableitbarkeit zu postulieren. Der Nötigung, auf Grund eines solchen Verzichts wieder zahlreiche hypothetische Zwischenformen zu konstruieren, entgeht FAGERLIND durch die Annahme einer größeren Plastizität der Organe, zu der die Telomtheorie ZIMMERMANNS 1949 gewisse Voraussetzungen schafft, eine Annahme, die allerdings einen Verzicht auf strengere Organ-Homologien mit sich bringt. Der Autor geht von der *Gnetum*-Infloreszenz aus. Da Einzelblüte und Blütenstand dieser Gattung nach seiner Angabe gleiche Ontogenese zeigen und ihre verschiedenen Entwicklungsstadien ineinander übergehen, so betrachtet FAGERLIND hier die Blüte einerseits, die Infloreszenz andererseits als homologisierbare Sproßsysteme, derart, daß die Blüte einem reduzierten Sproß, der Nucellus dem reduzierten Sproßgipfel, die Hüllen und Integumente den Brak-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

teenkränzen gleichzustellen sind. Der Unterschied zwischen diesen Homologen sei nur dadurch bedingt, daß Sprosse verschiedener Ordnung verschiedenartig und verschieden stark reduziert seien. Auch die Samenanlagen der Angiospermen müssen daher als Zwergsprosse aufgefaßt werden, so daß also die Plazenten Achselsprosse der sogenannten Fruchtblätter, die Stamina (wenigstens vielfach) Achselsprosse der Perianthblätter sind. Durch mehr oder weniger starke kongenitale Verwachsung der Plazenten mit ihren Stützblättern und mit der Spitze der Blütenstandsachse ergibt sich direkt und zwanglos eine Reihe angiospermer Fruchtknotentypen, die also nebeneinander, nicht auseinander abgeleitet werden. Selbst der Ranunculaceen-Balg und die Leguminosen-Hülse werden als gespaltene Plazenten, also Sprosse, gedeutet, die mit ihren Tragblättern kongenital bis zur Spitze verwachsen sind. Die Naht des Balges würde hier also aus zwei Plazentenhälften und der Blütenachsen-Spitze bestehen, welche untereinander und mit dem Tragblatt verwachsen sind. FAGERLIND gelangt hiernach zu der Auffassung, daß sich verschiedene, heute nicht von einander ableitbare Angiospermen-Reihen wie etwa die *Verticillatae, Centrospermae, Tricoccae, Fagales* usw., sowie die *Polycarpicae* polyphyletisch aus *Gnetum*-ähnlichen „Urangiospermen" entwickelt hätten, die den *Gnetinae* nahe, den *Cordaitae-Coniferae* entfernt verwandt gewesen seien.

Diese Schlußfolgerungen scheinen zunächst die aufgetauchten Schwierigkeiten unseres Problems weitgehend beheben zu können, wie auch die ihr zugrundeliegende Kombination bisheriger Ideen sympathisch berührt. Die paläontologischen Befunde aus der Kreide scheinen ebenfalls ein gleichzeitiges Auftreten polykarper und apetaler Angiospermen-Typen anzuzeigen (KRÄUSEL 1949). Immerhin sind natürlich starke Zweifel in die glückliche Wahl des Ausgangsobjektes zu setzen: *Gnetum* ist sicher, wohl noch in höherem Grade als *Ephedra*, so stark abgeleitet, daß auch FAGERLIND die Urangiospermen weit vor der Ausgliederung der heutigen *Gnetinae*-Typen von dem gemeinsamen Ast abzweigt. Es kann also von *Gnetum* nur ein gewisser Bautyp herübergerettet werden, der aber so vager Natur ist, daß den gesamten Ableitungen FAGERLINDS wenig Evidenz zugebilligt werden kann. Daß u. a. auch die Reihenfolge der Integument-Entwicklung bei den Angiospermen gegen ihre Brakteenkranz-Natur spricht, sei nur nebenher erwähnt. Überdies sei auch für diesen Gnetinen-Anschluß noch einmal der allgemeine Einwand wiederholt, daß eine gesicherte Anknüpfung nach rückwärts dadurch keineswegs erreicht wird. Die Angiospermen haben die speziellen Gnetinen-Merkmale nicht übernommen — und werden diese von den *Gnetinae* abstrahiert, so bleibt eben nur eine höchst unspezifische, indifferente „Gymnospermen-Grundmasse" zurück.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Bei der FAGERLIND'schen Ableitung der Fruchtknotentypen wird man sich wieder wie bei JANCHEN an dem Vorgang stoßen, der von der sproßbürtigen Samenanlage zur karpell-randständigen führen soll. Der Unterschied zwischen diesen beiden Arten der Insertion scheint einer Reihe anderer Forscher weit bedeutsamerer Natur zu sein. So sah sich HAGERUP zu der Annahme gedrängt, daß bei marginaler Plazentation weder die Fruchtknoten noch die Samenanlagen homolog den gleichnamigen Bildungen bei den übrigen Angiospermen seien. Diese Vorstellung bildet nun in gewisser Modifikation die Grundlage des letzten hier zu berichtenden Ableitungsversuchs, den der Holländer LAM 1948, 1950 im Rahmen einer umfassenderen Ordnung der Kormophyten unternommen hat, die seiner Meinung nach nicht vom Blickwinkel der Angiospermen aus, sondern umgekehrt von den niederen Klassen her nach oben angelegt werden muß. Ihr liegt die auch schon von FAGERLIND herangezogene Telomtheorie zugrunde; es würde jedoch unseres Ermessens am Kern der LAM'schen Ideen wenig ändern, wenn an den klassischen Begriffen von Sproß und Blatt festgehalten würde.

LAM geht von der Tatsache aus, daß wir Sporangien bereits bei den blattlosen *Rhyniae,* den ältesten bekannten Landpflanzen, finden, daß das Sporangium als Organ also älter als das Blatt ist. Da das Blatt im Sinne der Telomtheorie ein Syntelom, eine flächige Verwachsung von Einzeltelomen darstellt, können in der historischen Entwicklung des Sporangienstandes zwei verschiedene Baupläne verwirklicht werden: der stachyospore, bei dem die Sporangien ursprünglich achsenständig, also sproßbürtig, und nicht (oder höchsten sekundär) mit sterilen Telomen oder Syntelomen verwachsen sind — bei diesem ursprünglicheren Typ gibt es also keine echten Sporophylle; und der phyllospore, bei dem die Sporangien tatsächlich an vieltelomigen, sonst sterilen Flächen entspringen — die also den Namen Sporophyll verdienen. Diese beiden Baupläne finden sich nun sehr auffallend in den einzelnen Kormophyten-Klassen verwirklicht. Die LAM'schen *Bryopsida, Psilopsida* und *Sphenopsida* (also Moose, Psilophyten, Psiloten und Schachtelhalme) zeigen deutliche und ausschließliche Stachyosporie, die Sporangien stehen direkt an den Achsen. Dies ist auch bei den *Lycopsida* (Bärlappen) stets der Fall; das zugehörige Syntelom ist hier in Wirklichkeit ein Tragblatt, ein Stegophyll, mit dem das Sporangium vielfach sekundär zu verwachsen pflegt. Reine Stachyosporie findet sich ferner noch bei den *Cordaitae, Ginkgoinae, Taxaceae* und *Gnetinae.* Die Aufzählung zeigt, daß sich die genannten Gruppen überdies durch zumeist kleine, vielfach stark reduzierte Blätter auszeichnen: Stachyosporie und Mikrophyllie scheinen meist durch ein gemeinsames Bauprinzip verknüpft zu sein. Stachyospor sind ferner die weiblichen Blütenorgane der *Coniferae* und *Bennettitinae,* deren Männchen hingegen schon den phyllosporen Bau-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

plan übernommen haben (typenmäßig, nicht phylogenetisch gedacht). Gänzlich phyllospor sind endlich die gesamten *Pteropsida* (inkl. der *Pteridospermae*) mit Ausnahme der niedersten Formen, bei denen der Übergang vom stachyosporen *Rhynia*-Typ zum phyllosporen Farn-Typ gut erkennbar ist, und die *Cycadinae*, beides gleichzeitig Gruppen mit großen Blättern, so daß Phyllosporie mit Megaphyllie kombiniert erscheint.

Es ist nun zweifellos sehr auffallend, daß die Unvereinbarkeit der *Polycarpicae* und *Apetalae* der marginalen und der axilen Plazentation, d. h. wieder dem Unterschied zwischen Phyllosporie und Stachyosporie, parallel läuft[1]). Bei den *Polycarpicae* und ihren Deszendenten stehen die meist anatropen Samenanlagen deutlich randständig (submarginal) an den Fruchtblättern, die hier eben doch am ungezwungensten als echte Sporophylle aufzufassen sind; auch die männlichen Sporangienträger zeigen nach LAM vielfach deutliche Blattnatur, so etwa bei *Nymphaea*, bei vielen *Annonaceae, Zingiberaceae* und *Cannaceae*, sind also Mikrosporophylle, Staub-Blätter. Hingegen stehen bei den *Apetalae* die ursprünglich immer atropen Samenanlagen teils basilär, teils axil an einer Zentralplazenta, sind also in beiden Fällen sproßbürtig; die Karpelle sind hier nach LAM keine echten Fruchtblätter, sondern Tragblätter, Stegophylle oder Pseudokarpelle; die Staubgefäße etwa von *Ricinus*, von *Naias, Lemna, Pandanus* usw., besonders aber von *Betula* und *Casuarina* bringen in ihrer dichotomen Verzweigung ihre Sproßnatur zum Ausdruck. Überhaupt scheinen sich die letzten Anklänge an die ursprüngliche Dichotomie bei den Phyllosporen mehr auf den vegetativen Bereich (Blattnervatur usw.), bei den Stachyosporen auf den generativen zu beschränken. Allerdings bedarf gerade die Wertung der Stamina in diesem Zusammenhang noch eingehender Untersuchungen. Zumindest erfordert die LAM'sche Betrachtung eine Erweiterung des Begriffes der Dichotomie, die bereits auf starken Widerspruch gestoßen ist (EAMES 1951). Andererseits erscheint uns jedoch die Bewertung des Gefäßbündelverlaufs, auf der die EAMES'sche Kritik im übrigen aufbaut, in Übereinstimmung mit GOEBEL 1933 übertrieben.

---

[1]) Bereits HUTCHINSON 1926 hat diese von ihm allerdings als künstlich betrachteten Gruppen unter den Namen „*Parietales*" und „*Axiles*" für eine Großgliederung der synkarpen Dikotylen benützt. Er begreift hierbei (im Gegensatz zu LAM) unter seine *Axiles* allerdings auch die Arten mit zentralwinkelständiger Plazentation, die im LAM'schen Sinne unzweifelhaft phyllospor sind. Umgekehrt scheint es uns sicher, daß zwischen manchen Gruppen mit zentralwinkelständiger Plazentation und solchen mit einer Zentralplazenta so enge Bindungen bestehen, daß zumindest auch ein Teil der letzteren als ursprünglich phyllospor zu betrachten wäre (z. B. *Lentibulariaceae*).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

LAM 1948 zögerte zunächst nicht, die Angiospermen auf Grund dieser Befunde als völlig diphyletisch zu erklären und die *Polycarpicae* mit den *Cycadopsida*, die *Apetalae* mit den *Gnetinae* in nähere Verbindung

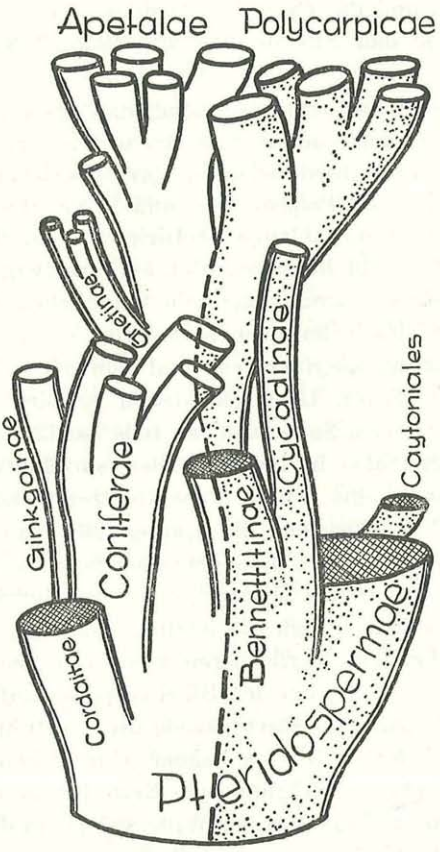

Abb. 2. Schema der Verwandtschaftsverhältnisse der Angiospermen und Gymnospermen im Sinne LAMS. — Punktierte, rechte Seite: Phyllospor; weiße, linke Seite: stachyospor; gestrichelte Linie in der Mitte: Trennungslinie zwischen den beiden Bauplänen. Karrierte Flächen: ausgestorbene Gruppen. Alle Zweigenden gekappt gezeichnet, unter Weglassung der Endglieder. Original.

zu bringen, beide Gruppen also weit voneinander entfernt in seinem System entspringen zu lassen. Einem solchen Verfahren, einer völligen Zweiteilung unserer Blütenpflanzen, steht jedoch das alte Argument der gemeinsamen Embryosackentwicklung und der doppelten Befruchtung entgegen (MAHESHWARI 1939), zwei Vorgänge, die sich kaum in völlig verschiedenen Gruppen ähnlich konform entwickelt haben. (Ein dieser

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

letzteren Erscheinung ähnlicher Vorgang findet sich nach SCHNARF 1941 allerdings auch bei manchen *Coniferae* und bei *Ephedra*.) Dies führt kurze Zeit später LAM 1950 zu einer vermittelnden Anschauung. Er nimmt mit THOMAS 1927 und anderen Autoren an, daß die Angiospermen weit älterer Herkunft sind als bisher vermutet und daß ihre Vorfahren (ähnlich wie die der *Caytoniales*, die die Lücke zeitlich überbrücken) am ehesten unter den frühesten *Pteridospermae* zu suchen sind — dort, wo Stachyosporie und Phyllosporie sich auseinander zu entwickeln begannen. Diese hier beginnende Reihe mag also von Anfang an eine gemischt phyllospor und stachyospore Mannigfaltigkeitsgruppe dargestellt haben; von ihr sind im Laufe der Entwicklung vielleicht die *Bennettitinae* und wahrscheinlich die *Gnetinae* abgezweigt, während die *Cycadinae* möglicherweise einem anderen, wenn auch nahe verwandten Pteridospermen-Ast entsprungen sind (Abb. 2).

Die Gliederung der Monokotylen in Stachyospore und Phyllospore bedarf unseres Erachtens eines genaueren Studiums, bevor hierüber ein entschiedenes Urteil abgegeben werden kann. Wir wollen daher hier auf die Besprechung dieses Teils der LAM'schen Arbeit verzichten.

Wenn wir nun anzugeben suchen, was wir bei unserer Übersicht über die wichtigsten Ableitungen gewonnen haben, so heben sich folgende Punkte heraus: Wir kennen heute keine rezente oder fossile Nichtangiosperme, von der sich ohne sehr hypothetische Konstruktionen eine bedecktsamige Art ableiten ließe. Dies gilt vorzüglich für die gesamten *Coniferae*, in vergleichbarem Maße jedoch auch für alle übrigen Gymnospermen. Die Frage nach der Aszendenz läßt sich daher nur aus der morphologischen Primitivität gewisser Angiospermengruppen heraus beantworten. Da mehrere Gruppen, zumindest die *Magnoliales* und die primitiven *Apetalae*, gleicherweise als archaisch betrachtet werden müssen, ist der Gedanke an eine enge Monophylie der gesamten Angiospermen abzulehnen. Umgekehrt macht das gemeinsame Auftreten einer so komplizierten Einrichtung, wie sie der Angiospermen-Embryosack darstellt, eine grundsätzliche, über ganze Gymnospermen-Klassen ausgedehnte Trennung unwahrscheinlich. Es erscheint daher günstig, mit LAM an eine direkt von primitiven *Pteridospermae* (Samenfarnen) herleitbare Mannigfaltigkeitsgruppe zu denken, die analog zu den Bauprinzipien der anderen Kormophyten-Klassen eine gewisse Trennung in stachyospore und phyllospore Reihen erkennen läßt. Aus dieser selben Mannigfaltigkeitsgruppe, die unter Gabelung di- oder pleiophyletisch zu den Angiospermen-Grundgruppen führte, mögen sich zu einem sehr frühen Zeitpunkt die *Bennettitinae* parallel zu jenen Reihen abgespalten haben, die zu den heutigen *Magnoliales* führten; ähnliches wird im Lauf der weiteren Entwicklung für die Beziehungen zwischen *Gnetinae* und *Apetalae* gelten können.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Hinsichtlich dieser möglichen Beziehungen liegt der Eindruck nahe, daß ähnlich wie in der Tier-Phylogenie gerade stark abgeleitete Seitenentwicklungen größere Verbreitung und damit gewisse Erhaltungsmöglichkeiten fanden, während die zur Weiterentwicklung geeigneten, weniger differenzierten Typen vergänglichere, instabilere Durchgangsstadien darstellen. Es hat immer Verwunderung erregt, daß zwischen großen Gruppen, wie z. B. Angiospermen und Gymnospermen, keine eigentlichen Zwischenglieder erhalten sind. Wahrscheinlich sind aber solche Gruppen, die eine große Entwicklung andersartiger Typen liefern, von Anfang an selbst sehr labil, sodaß sie sich bald auflösen und also ausfallen, während konstante Typen ohne prinzipiell andersartige Nachkommenschaft, wie z. B. die *Coniferae*, sehr lange und im größten Ausmaße weiterleben. Schon die Betrachtung der *Gnetinae* allein beweist ja, in welchem Grade hier Zwischenglieder ausgefallen sein müssen.

Es darf abschließend darauf hingewiesen werden, daß dieses Prinzip einer, sagen wir, „maßvollen Pleiophylie" aus gewissen Mannigfaltigkeitsgruppen heraus mehr und mehr unsere bisherigen Ansichten von monophyletischen Entwicklungen (im Extrem von Einzelindividuen aus) ablöst. Dies trifft nicht nur auf die einzelnen Familien zu, deren Entstehung und Verbreitung nach SUESSENGUTH 1938 viel leichter pleiophyletisch verstanden werden kann, sondern vor allem auch auf jene großen Gruppen, die ein vergangenes Jahrhundert nach Einzelmerkmalen für naturgegeben nahm. So scheint jetzt der bereits unumgänglich gewordene Auflösung der Sympetalen eine gewisse Lockerung der (im Wortlaut längst entwerteten) Begriffe Gymnospermen und Angiospermen zu folgen.

Zusammenfassend heben wir hervor:

Die gesamten Angiospermen können nicht aus einer, rezent bekannten Angiospermengruppe abgeleitet werden. Vielmehr ist von ausgestorbenen Pro-Angiospermen aus 1. die Entwicklung der *Apetalae* und 2. die Entwicklung der *Magnoliales* getrennt anzunehmen. Diese Anschauung wurde zuerst von ENGLER 1926, später auch von anderen (z. B. SUESSENGUTH 1938) vertreten; neuerdings hat sie LAM durch seine Theorie der Phyllosporie und Stachyosporie überzeugend gestützt.

Die Entstehung der Angiospermen muß demnach di-, wenn nicht pleiophyletisch erklärt werden. Damit verschwindet der alte Gegensatz zwischen den Forschern, die die Apetalen, und denen, welche die Magnolialen als einzige Ausgangsgruppe der Angiospermen annehmen wollten. Die allzu schmale Brücke zwischen *Polycarpicae*-Nachfahren und der Gesamtmasse der *Apetalae* muß aufgegeben werden. Eine Entwicklung von *Magnolia* zu *Casuarina* oder umgekehrt ist nach heutigen Voraussetzungen unmöglich.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die Annahme der Diphylese ist kein billiger Kompromiß, um den beiden früheren Anschauungen entgegenzukommen, sondern eine Notwendigkeit; sie stellt eine viel zwanglosere Vorstellung dar als die bisherigen Theorien. Unter dieser Voraussetzung zeigen sich „neuralgische Punkte" im System erst weiter oben bei der Beurteilung von einzelnen Ordnungen und Familien, z. B. der *Tricoccae, Hamamelidales, Caryophyllaceae, Thymelaeaceae*; aber diese Schwierigkeiten treten zurück gegenüber dem bedeutenden Fortschritt, der durch die Annahme der Diphylese erzielt wird.

Die Ordnungen der *Apetalae (Verticillatae, Fagales, Juglandales, Proteales* usw.) sind nicht von einer einzelnen Reihe abzuleiten, sondern als polyphyletisch nebeneinander zu setzen.

Im Einklang mit BAILEY kann heute die Ansicht vertreten werden, daß die ältesten *Polycarpicae* zweifellos im südwestpazifischen Raum beheimatet sind. Diese Tatsache wird für die pflanzengeographischen Untersuchungen der Folgezeit von großer Bedeutung werden. Gleichzeitig ist hervorzuheben, daß unter den *Apetalae* ebenfalls sehr ursprüngliche Gruppen auf den australisch-westpazifischen Raum beschränkt sind, so etwa die *Verticillatae* und *Balanopsidales* sowie die primitiveren *Proteales* und *Loranthaceae*. Auch diese Feststellung fügt sich gut in die oben gegebenen Ausführungen ein.

Schrifttum

ARBER E. A. N. and PARKIN J. 1907. In J. Linn. Soc. Bot. 38: 29; deutsch von PORSCH O. 1908. In Österr. bot. Z. 58: 89.

— — 1908. In Ann. Bot. 22: 489.

BAILEY I. W. 1949. In J. Arnold Arbor. 30: 64.

— and SWAMY B. G. L. 1949. In J. Arnold Arbor. 30: 211.

BITTL L. 1952. In Mitt. bot. Staatssamml. München 4: 119.

EAMES A. J. 1951. In New Phytol. 50: 17.

ENGLER A. 1926. Natürliche Pflanzenfamilien, 2. Aufl. 14 a: 130.

FAGERLIND F. 1947. In Ark. Bot. 33 A (8): H. 1.

GAGNEPAIN F. et BOUREAU E. 1946. In Bull. Soc. bot. Fr. 93: 313.

— — 1947. In Bull. Soc. bot. Fr. 94: 182.

GOEBEL K. 1933. Organographie der Pflanzen, 3. Aufl. 3. Jena.

HAGERUP O. 1934. In Danske vidensk. Selesk. biol. Medd. 11

— 1936. In Danske vidensk. Selsk. biol. Medd. 13

— 1938. In Danske vidensk. Selsk. biol. Medd. 14

— 1939. In Danske vidensk. Selsk. biol. Medd. 15 (2)

HALLIER H. 1901. In Jb. Hamb. wiss. Anst. 19 (3): 1.

HUBER B. 1951. In Fortschr. Bot. 13: 243.

HUTCHINSON J. 1926. The Families of Flowering Plants. London.

— 1946. A Botanist in Southern Africa. London.

JANCHEN E. 1950. In Österr. bot. Z. 97: 129.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

KARSTEN G. 1918. In Z. Bot. 10: 369.
— 1936. In Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 19. Aufl. Jena.
KRÄUSEL R. 1949. In Aufs. u. Red. senckenberg. natf. Ges. 7.
LAM H. J. 1948 a. In Acta biotheor. 8: 107.
— 1948 b. In Blumea 6: 282.
— 1950. In Svensk bot. Tidskr. 44 (4): 517.
MAHESHWARI P. 1939. In Chron. bot. 5: 417.
— 1950. An Introduction to the Embryology of Angiosperms. New York.
MARKGRAF F. 1926. In Natürliche Pflanzenfamilien, 2. Aufl. 13: 408.
NEUMAYER H. 1924. In Abh. zool. bot. Ges. Wien 14 (1).
PORSCH O. 1907. Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Jena.
— 1950. In Österr. bot. Z. 97: 269.
PULLE A. 1937. Remarks on the System of the Spermatophytes. Utrecht.
SCHLEIDEN M. J. 1852. Handbuch der medizinisch-pharmazeutischen Botanik. Leipzig.
SCHNARF K. 1941. Vergleichende Cytologie des Geschlechtsapparates der Cormophyten. Berlin.
STAEDTLER G. 1923. In Flora N. F. 16: 83.
SUESSENGUTH K. 1938. Neue Ziele der Botanik. München—Berlin.
THOMAS H. H. 1931. In Ann. Bot. 45: 647.
WETTSTEIN R. v. 1907. Handbuch der systematischen Botanik, 1. Aufl. 2 (2/1). Wien.
WILLKOMM M. 1854. *Anleitung zum Studium der wissenschaftlichen Botanik.* 2. Leipzig.
ZIMMERMANN W. 1949. Die Geschichte der Pflanzen. Stuttgart.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1952

Band/Volume: 4_1_3

Autor(en)/Author(s): Suessenguth Karl, Merxmüller Hermann

Artikel/Article: Über die Herkunft der Angiospermen. 1-18