

# Beiträge zu einem phylogenetischen System der Blütenpflanzen.

Von G. SCHELLENBERG (Göttingen).

Manuskript eingegangen am 24. Januar 1928.

Seit DARWINS Lehre fordern wir von einem natürlichen System, dass es ein phylogenetisches sei, d. h. dass es den Stammbaum der betreffenden Organismengruppe darstelle, und so kann es für jede Gruppe nur ein einziges natürliches System geben. Lange Jahre hindurch schien es, als ob wenigstens für die Blütenpflanzen das natürliche System festliege, die von ENGLER nach den Vorgängen BRAUNS und EICHLERS festgelegte Folge der Familien blieb unwidersprochen, und nur aus sprachlicher Bequemlichkeit wurde in einigen Ländern das System DE CANDOLLES bezw. BENTHAM und HOOKERS beibehalten. R. WETTSTEIN weicht in wichtigen Punkten von dem ENGLERschen System ab, in den Hauptzügen aber stimmt er mit ihm überein, wenn auch von anderen Gedankengängen ausgehend.

Die Arbeiten HALLIERS haben den ersten Anstoss zu gänzlich abweichenden Auffassungen gegeben. Im Anschluss an phytaläontologische Untersuchungen, an das Studium der *Bennettitales*, haben ferner angelsächsische Botaniker den HALLIERschen ähnliche Ansichten geäußert, MEZ hat versucht auf experimentellem Wege diese Ansichten zu stützen, und ganz neuerdings hat HUTCHINSON ein System der Blütenpflanzen aufgestellt, welches eine diesen Systemen ähnliche Struktur zeigt. Der Hauptunterschied zwischen beiden Systemversuchen, dem ENGLERschen und dem HALLIERschen, liegt darin, dass jene Familien, welche im ENGLERschen (und WETTSTEINschen) System als primitiv gelten, von den Vertretern der anderen Richtung als weitgehend abgeleitet betrachtet werden.

Wir haben also zurzeit, nach grossen Gesichtspunkten beurteilt, zwei natürliche Systeme der Blütenpflanzen, von denen

jedes den Anspruch für sich erhebt, das phylogenetische zu sein. Es muss also mindestens das eine dieser beiden Systeme auf irrigen Voraussetzungen beruhen. Das Vorhandensein von zwei Systemen für die doch am besten bekannte Gruppe der Angiospermen beweist auf das schlagendste, wieviel Arbeit in systematischer Hinsicht, ganz abgesehen von floristischen und monographischen Untersuchungen, noch zu leisten ist.

Drei Hauptfragen sind es, die in der Phylogenie der Blütenpflanzen noch umstritten sind, und zu deren Klärung hier einige Gesichtspunkte in die Diskussion geworfen werden sollen. Es sind dies die Frage nach der Abstammung der Angiospermen; die Frage, ob die Monokotyledonen sich von den Dikotyledonen ableiten oder umgekehrt; und die Frage, ob die Monochlamydeen oder die Ranales die primitivste Reihengruppe der Dikotyledonen darstellen.

Zunächst ist noch eine Vorfrage zu stellen: sind die Angiospermen polyphyletisch oder monophyletisch? Die Antwort kann nur lauten, dass wir es mit einer monophyletischen Gruppe zu tun haben. Ein so komplizierter und dabei im grossen ganzen so einheitlicher Apparat, wie der Embryosack der Angiospermen und die Verhältnisse bei der Befruchtung, dürfte kaum zwei- oder gar mehrmals in so völlig identischer Weise entstanden zu denken sein. Wollte man dies annehmen, also an etwaige Polyphylye der Angiospermen denken, so wäre damit eigentlich jeder phylogenetischen Diskussion der Boden entzogen, da dann einfach alles niZglich wäre. Es ist dies natürlich kein exakter Beweisgrund gegen eine Polyphylye, es soll nur ausdrücken, dass wir als Arbeitshypothese des Glaubens an die monophyletische Entwicklung der Angiospermen bedürfen, und dass wir diese Hypothese solange anzuwenden haben, bis etwaige neue Erkenntnisse sie ad absurdum führen, wovon bis heute keine Rede sein kann.

Ganz sicher gehört irgendeine Gruppe archegoniater Kryptogamen in die Aszendenz der Angiospermen. Man hat dabei auch sicherlich nicht mit Unrecht an Gefässkryptogamen zu denken, da bei ihnen, wie bei den Angiospermen, die haploide Generation stark in den Hintergrund tritt und die diploide Generation zur wesentlichen geworden ist. Die Prädominanz des Diplonten

bei den Gefäßkryptogamen beweist aber nicht, dass diese monophyletisch sind. Wir können uns sehr wohl vorstellen, dass solche Prädominanz mehrfach sich eingestellt hat, wie sie ja auch bei anderen Kryptogamen, z. B. bei den *Laminarien*, entwickelt wurde. Im Archegoniaten-Diplonten scheint aber die Möglichkeit zu höherer Entwicklung zu stecken, hier allein finden wir die Ausbildung von leistungsfähigen Leitbahnen, von Wurzeln und von typischen Spaltöffnungen. (Bei einem Haplonten kommen typische Stomata nur am Thallus der Anthoceroten, hier aber als Schleimspalten vor). Wurzeln, Leitbahnen und Spaltöffnungen sind aber gewissermassen die Fundamente, zur Entwicklung einer Landflora, und diese Merkmale scheinen mit dem Archegoniaten-Diplonten gekoppelt zu sein. In der Linie der weiteren Entwicklung liegend kann die Förderung des Diplonten als des einzigen Weges zum Fortschritt sehr wohl mehrfach eingetreten sein, wobei korrelativ die gekoppelten Merkmale auftraten; deren Vorhandensein beweist somit nicht unbedingt eine Monophylie der damit ausgestatteten primitiveren Gruppen. Man kann sehr wohl wenigstens für eine Diphylie der Gefäßkryptogamen eintreten, für einen polyciliaten und für einen biciliaten Stamm.

Man wird dies sogar tun müssen, wenn man mit MEZ zwei getrennte Entwicklungslinien der Samenpflanzen annimmt, von denen der eine, der polyciliate, in den *Cycadales* und *Bennettiales* blind endet, während der andere zu den Angiospermen führt. Es ist aber sicher abwegig, die *Williamsonien* von den eigentlichen *Bennettiten* abzutrennen und sie in die direkte Aszendenz der Angiospermen zu stellen. Die *Bennettiales*, *Bennettiten* und *Williamsonien*, sind auf einem identischen Wege zur Angiokarpie gelangt, der von dem seitens der Angiospermen eingeschlagenen Wege weit abweicht. Bei dem *Bennettiales* wird der geschlossene «Fruchtknoten» durch Verwachsung von sterilen Blättern des Konus erreicht, ohne Beteiligung der Sporphylle. Bei den Angiospermen verwachsen die Makrosporphylle selbst zum «Fruchtknoten». Stellt man die *Williamsonien* zu den direkten Vorfahren der Angiospermen, so muss man auch die *Bennettiten*, und damit die *Marattiales*, *Cycadofilices* und *Cycadales* zu ihren Vorfahren rechnen. Ich bin jedoch mit MEZ der Ansicht, dass es sich bei diesen Gruppen um einen

Seitenzweig der Entwicklung der Angiospermen handelt. Es ergibt sich eine sehr deutliche Reihe einer makrophyllinen, polyziliaten Gruppe, die in eigenartiger Weise in den *Bennettiales* zur Angiokarpie gelangte, und von der einige *Marattiales*, die *Cycadales* und *Ginkgo* die spärlichen rezenten Reste darstellen. In die gleiche Reihe gehören vermutlich auch die *Cordaitales* mit ihren nackt zwischen Brakteen sitzenden Samenanlagen.

An eine direkte Ableitung der Angiospermen von *Coniferen* hat wohl in letzter Zeit niemand mehr gedacht. Die *Coniferen* sind sehr alte und in ihren heutigen Vertretern abgeleitete, einseitig entwickelte Formen, von denen eine so mächtige Neuentwicklung wie die der Angiospermen nicht hergeleitet werden kann. Sie waren schon eine alte spezialisierte Gruppe, als in der Kreide die Angiospermen plötzlich in vielen Gruppen auftraten.

WETTSTEIN-Wien denkt an einen Anschluss der Blütenpflanzen an die *Gnetales*, speziell an *Ephedra*. Seine Ableitung der Angiospermenblüte als Blütenstand sehr reduzierter Blüten setze ich als bekannt voraus. Dass auf dem von ihm angedeuteten Wege «Blüten» entstehen können, ist sicher völlig richtig, haben wir doch im Cyathium der *Euphorbien* ein illustratives Beispiel eines solchen Blüte gewordenen Blütenstandes vor uns. Und dennoch möchte ich die Verallgemeinerung solcher Blütenbildung als zu kompliziert ablehnen. Es scheint mir den Verhältnissen viel gerechter zu werden, die Blüte als einen Spross aufzufassen und nicht als einen Blütenstand, also einen Sprossverband. Gegen eine Ableitung von *Ephedra* spricht auch, dass diese doch offensichtlich ein Relikt einer alten Gruppe darstellt, welches völlig einseitig xeromorph ausgebildet ist und sicher ungeeignet, gewesen wäre, auch in Ahnenformen, zur Stammutter der Angiospermen zu werden. Auch die folgenden Erwägungen führen zu einer Ablehnung des WETTSTEINschen Gedankenganges.

Bei den *Gnetales*, und so auch bei *Ephedra*, ist das Megasporyphyll völlig auf die Samenanlage reduziert, kaum eine Spur des sterilen Blattgewebes ist übrig. (Die nackten Samenanlagen mancher hochentwickelten Coniferen, z. B. von *Taxus* oder *Juniperus*, spreche ich als Konvergenzen an). Durch Verlängerung des Integumentes zu einer schlauchartigen Mikro-

pyle ist bei den *Gnetales* ein narbenartiges Gebilde entstanden, welches aber mit Griffel und Narbe der Angiospermen nur die äussere Form gemein hat, und welches eine Anpassung an beginnende Entomophilie darstellen mag. Bei den Angiospermen ist aber gerade das sterile Gewebe des Megasporophylls stark betont, es bildet dort die Wandung des Fruchtknotens und schliesst die Samenanlagen ein; aus ihm, und nicht direkt aus der Samenanlage, entwickeln sich Griffel und Narbe. Es liegen hier also offensichtlich Konvergenzen vor, nicht aber ineinander überführende Progressionen. Ich bin viel eher geneigt, die *Gnetales* (und von dieser offenbar polyphyletischen Reihe in erster Linie *Welwitschia* und auch *Ephedra*) als die letzten Ausläufer der *Bennettiales* anzusprechen, aus diesen ableitbar durch Reduktion der Samenanlagen auf eine einzige Leide durch Abort der sterilen Schuppen, -\\ eiche bei dieser Gruppe den Fruchtknoten aufbauirr.

Kürzlich lud TnomAs gelegentlich seiner Bearbeitung der *Caytoniales* geglaubt, diese als Stammgruppe der Angiospermen ansehen zu müssen oder doch wenigstens als einer solchen Stammgruppe nahe Verwandt. Die *Caytoniales* treten im mittleren Jura auf, und falls das *Sagenopteris-Laub* richtig auf sie bezogen wird. in weitester Verbreitung, wären also recht geeignet, die Stammgruppe darzustellen. Sie sind aber noch zu wenig bekannt, um ein endgültiges Urteil zu fällen, auch sprechen gewichtige Gründe jetzt schon gegen die Auffassung von THOMAS.

Wir kennen die fertilen Organe der *Caytoniales* nur im losen Zustande und wir wissen nicht, ob sie zu «Blüten» zusammengestanden haben oder ob sie vereinzelt am Stamme standen, letzteres wird'als das wahrscheinlichere angenommen. Die Mikrosporophylle tragen eine grössere und wechselnde Zahl von am Grunde angehefteten, 4fächrigen «Antheren», die einen 4flügeligen Pollen enthalten. Die weiblichen Organe bestehen aus einer «Achse», welche terminal an den «Seitenzweigen» geschlossene Gehäuse trägt, die ihrerseits zahlreiche Samen enthalten und an der Basis, nicht spürst eine papillöse Narbe tragen. THOMAS hatte in seiner ersten Arbeit dieses Gebilde als Blütenstand angesprochen, in der zweiten Arbeit hält er es aber

für ein gefiedertes Megasporophyll. Ihm sind die Ausdrücke Karpell und Megasporophyll nicht synonym, sondern er ist der Ansicht, dass man unter Karpell auch ein Blättchen, also einen Teil eines Megasporophylls verstehen kann. Er leitet nun die Angiospermen von *Caytoniales-artigen* Urformen in der Weise ab, dass er sich vorstellt, es seien die ursprünglich gefiederten Megasporophylle auf das Endblättchen reduziert, also unifoliolat geworden, und aus einer Zusammendrängung einer Anzahl Sporophylle zu einer Blüte sei das apokarpe Gynöceum abzuleiten. In anderen Fällen seien alle Fiedern bis auf zwei abortiert, diese beiden seien untereinander verwachsen, wodurch ein synkarper Fruchtknoten entstanden sei. THOMAS nimmt also zu der Ansicht der Ursprünglichkeit der Monochlamydeen oder der Ranales eine vermittelnde Stellung ein, indem er beide Gruppen für primitiv erklärt und beide auf verschiedene Entwicklungswege aus einer Urgruppe zurückführt.

Von den vielen Einwänden, die in der Diskussion des Thomasschen Vortrages in der Linnean Society hervortraten, sei hier nur die Bemerkung WILMOTTs erwähnt. Er ist der Ansicht, dass, als die Entwicklung zur Einschliessung der Makrosporen in Gehäuse drängte, diese Gehäuse- oder Fruchtknotenbildung auf verschiedenem Wege vor sich gegangen sein könnte. Bei den *Caytoniales* handle es sich offenbar um ein circinnates Einrollen'des Blättchens unter Verwachsung der Ränder untereinander und der Spitze mit der Basis, wodurch sich die basale Stellung der Narbe am zwanglosesten erklären lasse; während bei den Angiospermen die Gehäusebildung durch involutives Zusammenfallen des Blattes unter Verwachsung der Ränder vor sich gegangen sei, wobei die Narbe, als aus der Blattspitze herausgebildet, primär terminal auf dem Fruchtknoten stehe. Die *Caytoniales* mit ihren gefiederten Sporophyllen seien besser als *Pteridospermen* anzusprechen, welche einen besonderen Weg zur Fruchtbildung eingeschlagen haben, als hoch entwickelte und spezialisierte *Pteridospermen*, als dass man in ihnen eine Stammgruppe der Angiospermen erblicken könne. Mit der Einschränkung «der Ursprungsgruppe nahestehend» ist meines Erachtens auch nicht viel gewonnen, das trifft cum grano salis eigentlich auf alle Gruppen zu.

Die Königsberger Schule nimmt *Selaginella-artige* Formen, also heterospore Ligulaten, als Stammformen der *Coniferen* an, und leitet von diesen über die *Williamsonien* die Blütenpflanzen ab. Sie geht dabei aus, abgesehen von den Ergebnissen serologischer Reaktionen, von der Deutung der Fruchtschuppe der Coniferen als Ligula der Deckschuppe. Mag diese Deutung auch richtig sein, so spricht sie doch nicht unbedingt für eine Verwandtschaft der Coniferen mit den Ligulaten, denn eine Ligularbildung kann mehrfach aufgetreten sein. PARKIN erhebt kürzlich einen treffenden Einwand gegen die Ableitung der Coniferen von Ligulaten. Er betont, dass bei heterosporen Ligulaten in deren bisexuellen Sporophyllähren stets die Makrosporophylle an der basalen, die Mikrosporophylle an der apikalen Region der Aehre stehen. Bei den Coniferen (und bei den Angiospermen) ist es stets umgekehrt, bei teratologisch bisexuellen Coniferenzapfen (und in der Angiospermenblüte) bilden die Staubblätter, die Mikrosporophylle, den äusseren, unteren, die Makrosporophylle den inneren, oberen Kranz. Gegen die Ableitung der Angiospermen von *Coniferen* oder von *Williamsonien* habe ich mich oben ausgesprochen, eine etwaige direkte Ableitung von heterosporen Ligulaten kommt nach dem PARKDischen Einwande wohl auch kaum noch in Frage.

Es scheint mir demnach, dass alle bekannten fossilen und rezenten Gruppen der Gymnospermen und die rezenten Gefässkryptogamen als Vorfahren der Angiospermen nicht in Frage kommen, dass alle Homologien, die wir aus dem Bau der Samenanlage und anderen morphologischen und anatomischen Ausgestaltungen dieser Gruppen abgelesen haben, nicht auf direkte Verwandtschaft deuten, sondern Konvergenzerscheinungen sind, die sich automatisch bei einer gewissen Höhe der Entwicklung einer Gruppe einstellen, immer wieder einstellen, oftmals nicht zu jener Ausgestaltung gelangen, welche eine Steigerung und damit den Aufbau einer neuen Gruppe gestattet, sondern zu blinden Endigungen am vielverzweigten Stammbaume der Archegoniaten führen. Wir stehen also vor der betrüblichen Erkenntnis, dass wir die Stammgruppe der Blütenpflanzen noch nicht kennen. Das ist aber nicht unerklärlich, wenn wir folgende Erwägungen anstellen:

In der Zoopaläontologie gilt es als fast ausnahmslose Regel, dass neue Tierformen bei ihrem ersten Erscheinen nicht als Riesenformen auftreten, sondern als unscheinbare kleine Formen; und dass der Fortschritt zu einer höheren Gruppe seinerseits nicht von den einseitig entwickelten Riesenformen ausgeht, sondern ebenfalls von unscheinbaren Kleinformen. Bei der Gleichartigkeit des Plasmas als Träger des Lebens muss man doch wohl für die Pflanzen die gleiche Regel aufstellen. Dass uns die tierischen Kleinformen, die als Stammgruppen neuer Abteilungen des Tierreiches gelten, öfters erhalten geblieben sind, hängt offensichtlich mit der leichteren fossilen Erhaltung tierischer Reste infolge der Ausbildung von Hartteilen zusammen. Pflanzliche Kleinformen pflegen, mit Ausnahme der lose erhaltenen und schwer deutbaren Samen, keine nennenswerten Hartteile zu entwickeln, ihre fossile Erhaltungsmöglichkeit ist also sehr gering und nur unter ganz besonders günstigen äusseren Umständen zu erwarten. Wir haben bisher immer, getäuscht durch die Analogieen in der Bildung der Samenanlagen und des Samens bei den baumförmigen und fossil leichter erhaltbaren Coniferen, zu sehr nach Grossformen im Pflanzenreiche als Ahnen der Angiospermen ausgeschaut. Da die Angiospermen in der unteren Kreide plötzlich in vielen Familien, Monokotyledonen und Dikotyledonen gleichzeitig, auftreten, so müssen wir 'mindestens im Jura, wenn nicht im Keuper oder noch früher unter Kleinformen nach ihren Ahnen suchen. Vielleicht bringen glückliche Funde in mesozooischen Steinkohlenbecken, die noch sehr wenig erforscht sind, des Rätsels Lösung.

Das leitet zur zweiten grossen phyletischen Frage über: sind die Monokotyledonen oder sind die Dikotyledonen die primitiveren? Früher sind ganz allgemein die Monokotyledonen als die einfachsten, auch als die primitiveren Formen angesprochen worden, oder es wurden beide Gruppen koordiniert. Unter dem Einfluss der Anschauung der direkten Ableitbarkeit der *Magnoliaceen*, also einer dikotylen Familie aus der Reihe der Ranales, von den *Bennettiten* hat sich nunmehr fast durchwegs die Meinung durchgesetzt, dass die Monokotyledonen an der Basis des Stammbaumes der Dikotyledonen von den Ranales sich abzweigen, also die geologisch jüngeren sind. Lehnen wir



aber die *Bennettiales* als direkte Vorfahren der Angiospermen ab, so wie ich, es tun möchte auf Grund der völlig abweichenden Angiokarpie dieser Gruppe, die mir ein Sonderweg zu sein scheint, so wird die Frage nach der gegenseitigen Stellung der beiden Hauptabteilungen der Angiospermen wieder akut. Ohne Zweifel sind beide Gruppen, Monokotyledonen und Ranales, primitiv und untereinander näher verwandt, darüber herrscht eigentlich keine Meinungsverschiedenheit bei den verschiedenen Autoren.

Die Gefässkryptogamen, unter denen wir die Vorfahren der Gymnospermen und der Angiospermen sicher zu suchen, haben, wachsen mit einer dreiseitigen, d. h. tetraedrischen Scheitelzelle. Eine solche Scheitelzelle gliedert in ständiger Reihenfolge auf jeder Seite ihrer Aussenfläche ein Segment ab, und aus jedem Segment oder aus einem Teil eines solchen entwickelt sich unter anderem ein Blatt. Die Blätter stehen demnach an der Achse in drei Orthostichen, wir haben die  $1_3$ -Blattstellung. Wo bei Gefässkryptogamen Blattstellungen mit höheren Divergenzen vorkommen, beruhen diese auf nachträglichen Torsionen der Achse, nicht auf Aenderungen der Anlage am Scheitel, die nach dem ganzen Baue des Scheitels unmöglich ist. Aenderungen der Divergenzen schon bei der Anlage wurden erst möglich, als der Zuwachs nicht von einer einzigen Scheitelzelle, sondern von einer mehrzelligen Scheitelregion ausging, wie sie die Siphonogamen besitzen. Es ist aber doch sehr wahrscheinlich, dass diese neue Möglichkeit, das Erreichen höherer Divergenzen der Blattstellung schon bei der Anlage, nicht gleichzeitig mit dem Aufgeben des Wachstums mittels Scheitelzelle angewandt worden ist — es tritt dazu auch eine Stauchung und Verbreiterung des Scheitels — sondern dass zunächst auch die Scheitelregion, wie die Scheitelzelle, Blätter in drei Orthostichen ausgliederte, höhere Divergenzen durch Torsionen erreicht wurden, und diese Torsionen, die ursprünglich phototropische gewesen sein könnten, in der fertilen Sprosszone, also in der Blüte ausblieben. Auch mag in der fertilen Region die starke Stauchung der Achse infolge des Verbrauches der Baustoffe zur Ausbildung der Sporen Torsionen hier verhindert haben. In der Blüte werden nach allgemeiner Auffassung phyletische Merkmale besonders stark

festgehalten, da sie den äusseren Faktoren stärker entzogen ist als die vegetativen Zonen, und so können wir verstehen, dass vielfach am vegetativen Sprosse schon der Anlage nach höhere Divergenzen in der Blattstellung auftreten, während in der Blüte die dreizeilige beibehalten ist.

Ich bin also der Ansicht, dass dreizeilige Blattstellung an vegetativen und fertilen Achsen als primitiv aufzufassen ist, weil ableitbar von der Art der Anlage der Blätter beim primitiveren Wachstum mit dreiseitiger Scheitelzelle. Eine weitere Stütze dieser Ansicht kann man darin erblicken, dass sehr häufig bei Pflanzen mit höheren Divergenzen der Blattstellung die ersten auf die Keimblätter folgenden Blätter in Tristichie stehen, und erst später mit dem Erstarken der Achse die höheren Divergenzen erreicht werden. Selbstredend gebe ich zu, dass nicht in allen Fällen Tristichie primitiv sein muss, sondern dass solche dreizeilige Blattstellung auch aus irgendwelchen Ursachen wieder erworben sein kann, oder bei sonst hochentwickelten Gruppen, vor allem innerhalb der Blüte, beibehalten sein kann. Wir haben ja stets zu berücksichtigen, dass die Fortentwicklung nicht gleichzeitig, alle Teile zu erfassen braucht, sondern dass, in den verschiedensten Kombinationen, der eine Teil weit fortgeschritten sein kann, während ein anderer auf einer früheren Entwicklungsstufe stehen geblieben ist.

Dreizeilige Blattstellung an vegetativer und fertiler Achse ist nun ein, besonders auffälliges Charakteristikum der *Monokotyledonen*, und wenigstens in der fertilen Region, der *Ranales*. Die Auffassung der Tristichie als primitiv reicht also allein nicht aus, um die Frage zu entscheiden, ob Monokotyledonen oder Ranales die geologisch älteren sind, es müssen weitere Erwägungen Platz greifen.

Bei den Gefässkryptogamen wird das erste Blatt des jungen Sporophyten nicht durch die Scheitelzelle des Sprosses gebildet, sondern es entsteht als selbständige Bildung aus einem der Quadranten, während ein anderer Quadrant des Embryo zur Achse mit Scheitel wird. Es tritt also zuerst ein einziges Blatt auf, ein Kotlede, wenn man es so nennen will. An der Achse entstehen dann die Blätter stets eines nach dem andern, nicht etwa paarweise. Die Entstehung des einen Keimblattes der

Monokotyledonen ist nicht ganz geklärt, es ist aber in diesem Zusammenhange auch gleichgültig, ob es ein selbständiges Gebilde neben dem Scheitel darstellt, oder ob es das erste vom Scheitel ausgegliederte Blatt darstellt, dem zweiten Blatte der Gefässkryptogamen homolog. Jedenfalls wird, meines Erachtens in Erinnerung an die Pteridophyten-Vorfahren, nur ein einziges Erstlingsblatt gebildet. Bei den Dikotyledonen gliedern sich sofort zwei gegenständige Keimblätter aus, darauf folgen die ersten Blätter, oft in Tristichie, und erst nach Erstarken der Achse werden höhere Divergenzen erreicht. Es scheint mir das Auftreten eines Keimblappaars ein abgeleiteter Zustand zu sein, dessen Entstehung sprungweise erfolgt sein muss und mit der Tendenz erklärt werden könnte, die Nährstoffe nicht in eigene Gewebe, Perisperm und Endosperm, einzulagern, sondern direkt die Keimblätter damit auszustatten. Zum Schutze der Plumula muss ein einziges Keimblatt gerollt oder doch stark gefaltet sein, durch Einlagerung der Reservestoffe wird es fleischig, und in diesem Zustande stösst die Entfaltung bei der Keimung auf Schwierigkeiten, während sich zwei Keimblätter klappig über den zu schützenden Scheitel legen und auch als fleischige Gebilde leicht entfaltet werden können. Es wäre dies die ideologische Deutung, kausal könnte das Fleischigwerden, das Luxurieren, zu einer Spaltung geführt haben, oder es hat der starke Zustrom von Nährstoffen die gleichzeitige Ausgliederung zweier Blattorgane ermöglicht. Im allgemeinen ist von der früheren Morphologie mit dem Begriffe der Spaltung oder des Dödoublements etwas sehr freigiebig umgegangen worden, ohne dass mit der Einführung dieses neuen Begriffes eine Erklärung der Erscheinung gegeben werden konnte. Die bei den Dikotyledonen vorkommende Monokotylie kann ebensogut Spaltung als auch sekundäre Verwachsung sein, beide Fälle sind auch hier nebeneinander denkbar. So könnte die Monokotylie bei der Ranalen-Verwandten *Ficaria* auf beginnende Spaltung einer einzigen Anlage, also auf Reminiszenz an die Monokotyledonen-Vorfahren, zurückgeführt werden, bei der Umbellifere *Bulbocastanum* dagegen auf Verwachsung zweier ursprünglich getrennter Anlagen, weil hier in der näheren Verwandtschaft zwei Kotyledonen die Regel sind.

Das Auftreten der gepaarten Kotyledonen der Dikotyledonen lässt sich auch noch auf eine andere Weise deuten. Zwischen einer drei- und einer zweischneidigen Scheitelzelle besteht nur ein geringer gradueller Unterschied, wir sehen bei Kryptogamen nicht selten die eine Form in die andere übergehen. Man könnte also annehmen, dass die Dikotyledonen zunächst als schwache Pflänzchen gewissermassen mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsen, wobei Blätter in Distichie abgegliedert werden, dass das erste Internodium stark gestaucht ist, und somit als erstes Blattpaar die Kotyledonen auftreten. Dass dann häufig das Wachstum in ein solches mit hypothetischer dreischneidiger Scheitelzelle übergeht und bei weiterem Erstarren der Achse sich noch höhere Divergenzen einstellen. Aber dieser Wechsel im Wachstumsmodus scheint mir nicht für Primitivität zu sprechen, es liegen darin doch irgendwie allerlei Anpassungen an Aussenfaktoren verborgen, und auch die Stauchung des ersten Internodiums scheint mir eine Komplikation zu sein. Ebenso scheint mir die wirtelige und damit auch die dekussierte Blattstellung auf abgeleitete Verhältnisse zu deuten, denn abgesehen von den periodisch eintretenden Stauchungen der Internodien, spricht auch die Alternanz der Wirtel nicht für einen primitiven Zustand. Auch hier ist dies *cum grano salis* zu verstehen, selbstredend kann in engeren Verwandtschaftskreisen die spiralgige Blattstellung gelegentlich einmal aus der wirteligen rückerworben sein, also einen abgeleiteten Zustand darstellen. Im allgemeinen aber, auf grössere Gruppen übertragen, müssen wir meines Erachtens unbedingt an der Primitivität der spiralgigen Blattstellung festhalten.

Ich fasse also die Monokotyledonen als primitiver auf als die Dikotyledonen, weil sich ihr Wachstum auf das Wachstum mit dreiseitiger Scheitelzelle ganz zwanglos zurückführen lässt, und halte das Auftreten der gepaarten Keimblätter der Dikotyledonen für den abgeleiteten, komplizierteren Zustand. Für die Primitivität der Monokotyledonen sprechen aber auch noch einige andere Gründe, abgesehen von der fast ausnahmslosen Tristichie und der Einkeimblättrigkeit. Einmal ist dies das nur sicher abgeleiteten Formen (z. B. den Orchideen) fehlende besondere Nährgewebe im Samen. Primär ist das Nuzellusgewebe

das Nährgewebe (Perisperm), sekundär ist es das im Embryosack entstehende Gewebe (Endosperm), in dritter Linie dienen die Keimblätter als Reservestoffbehälter, diese Reihenfolge wird in der Ontogenie des einzelnen Samens eingehalten. (Nebenbei bemerkt, das Endosperm der Coniferen ist eine ganz andere Bildung als jenes der Angiospermen, es verdankt nicht einem Befruchtungsvorgang seine Entstehung und ist als Reservestoffbehälter dem Angiospermen-Endosperm analog, nicht homolog. Es ist dies auch einer der Gründe, die gegen die Ableitung der Angiospermen von Gymnospermen sprechen.)

Ein weiterer Hinweis auf die Primitivität der Monokotyledonen sind die hier stets vorhandenen geschlossenen Leitbündel, wodurch ein Dickenwachstum erschwert wird. Sekundäres Dickenwachstum tritt bei den Monokotyledonen selten, und dann immer wieder in verschiedenen, umständlichen Formen auf, es fehlt in Fällen, wo man es erwarten könnte, wie z. B. bei den Palmen. Man pflegt das fehlende Dickenwachstum der Monokotyledonen als Reduktionserscheinung aufzufassen, ich dagegen bin der Ansicht, dass es primitiv ist, und dass die gegenteilige Auffassung darauf zurückzuführen ist, dass man baumförmige Ahnen der Angiospermen postulierte, und dass wir bei Pteridospermen und Gymnospermen das Dickenwachstum der Dikotyledonen vorliegen haben. Dieses gleichartige Dickenwachstum kann aber ebenso gut eine Konvergenzerscheinung sein, als dass es auf phylogenetischen Zusammenhang hinweisen muss, und ich bin der ersteren Ansicht, da ich der Ueberzeugung bin, dass wir die Stammformen der Angiospermen nicht unter grossen und schon abgeleiteten Formen zu suchen haben werden. Zudem ist es noch nicht sicher, ob das Dickenwachstum all der genannten Gruppen wirklich so sehr einheitlich ist. Diese Dinge sind bisher fast ausschliesslich am fertigen Zustande untersucht worden, die gefundenen Ergebnisse wurden verallgemeinert. Die erste entwicklungsgeschichtliche Arbeit auf diesem Gebiete, die Arbeit KOSTYTSCHIEWS hat gezeigt, dass wir bei den Dikotyledonen mindestens fünf verschiedene Typen des Dickenwachstums zu unterscheiden haben, und das scheint mir darauf hinzudeuten, dass das Dickenwachstum eine sekundäre Erwerbung auch der Dikotyledonen ist, die mehrfach in aller-

dings ähnlicher Weise aufgetreten ist. Damit könnte das Dickenwachstum der Pteridophyten und der Gymnospermen ebenfalls eine selbständige, wenn auch ähnliche Bildung sein. Es spräche also der meist krautige Typus der Monokotyledonen auch für deren Ursprünglichkeit.

Dafür spricht dann endlich auch die doch recht primitive Nervatur. Nur wenige Monokotyledonen haben die kompliziertere, die Blattfläche gut versorgende netzige Nervatur, die wir von fast allen Dikotyledonen kennen. Freie Nervenendigungen in den Areolen der Nervatur fehlen den Monokotyledonen fast völlig, sie sind dagegen typisch für die meisten Dikotyledonen. Die bei manchen *Ranales* auftretende Parallelnervatur mag primitiv sein und an die Abstammung dieser Gruppe von den Monokotyledonen anklagen, in anderen Fällen, so bei *Umbelliferen* und *Compositen*, ist sie entsprechend der hohen Stellung dieser Familien sicher abgeleitet, die feinere Nervatur ist hier auch komplizierter. Im einzelnen soll dies hier nicht ausgeführt werden.

Ich gehe nun zu dem Fragenkomplex über, welche Gruppe der Dikotyledonen der primitivste sei, die *Ranales* oder die *Amentiferen* und ähnliche Gruppen im Sinne von ENGLER und WETTSTEIN. Diese Frage ist ja eigentlich schon damit beantwortet, dass ich die Monokotyledonen für primitiver ansehe als die Dikotyledonen, denn nur die *Ranales* kommen als ableitbar von Monokotyledonen in Frage. Es gibt aber noch eine ganze Reihe anderer Gründe, die bisher nicht erwähnt werden konnten, welche für die Primitivität der *Ranales* unter den Dikotyledonen sprechen. Die Primitivität der *Ranales* wird auch von ENGLER und WETTSTEIN nicht geleugnet, sie ist schon von vielen Forschern mit Gründen belegt worden. Ich halte es aber doch für nützlich, diese Gründe hier nochmals zusammenzufassen und zu einer Gedankenkette zu verknüpfen, wobei sich doch vielleicht einiges Neue ergeben wird.

Die Blüte ist aufzufassen als ein Spross mit gestauchten Internodien. An den Knoten sitzen Blätter, wie an jedem anderen Spross auch, diese Blätter sind aber nicht als Ernährungsorgane, als Trophophylle, ausgebildet, sondern sie sind in den Dienst der Fortpflanzung getreten, sie sind Sporophylle oder diese ein-

hüllende Schutzblätter. Die Blätter des Blüte genannten Sprosses stehen in den meisten Fällen spiralgig, was sich meist nur noch an der Deckung nach der  $2/$ , Stellung der quinkunzialen Deckung, oder an konkorter Aestivation zu erkennen gibt. Gewöhnlich spricht man in diesen Fällen von Wirteln oder Kreisen, es handelt sich aber, auch der Entstehungsgeschichte nach, um allerdings ganz niedrige Spiralen.

Ein Spross aber ist eine Achse, also ein ursprünglich in die Länge gestrecktes Gebilde. In der Laubknospe bleibt diese Achse meristematisch, sie streckt sich nach der Entfaltung, bringt so die einzelnen Laubblätter in gewisse Abstände von einander, die Blätter entwickeln sich erst völlig nach der Entfaltung. Es werden die Baustoffe also sukzessiv bei der Entfaltung und Weiterentwicklung zugeleitet. In der Blütenknospe werden die Organe dagegen schon vor der Entfaltung fertig ausgebildet, die zugeführten Baustoffe werden völlig zur Ausbildung der wichtigen fertilen Organe verbraucht, und für die Achse bleiben weniger Baustoffe übrig. Die Blütenknospe zieht viel Baustoffe an, es ergibt sich eine Stauung dieser Baustoffe, die Achse wird verkürzt und verbreitert, wird zum Blütenboden in seinen mannigfaltigen Ausgestaltungen. In der Ausgestaltung des Blütenbodens hat man schon immer einen guten Fingerzeig zur Beurteilung der Organisationshöhe einer Blüte gesehen, und damit zur Einordnung der betreffenden Pflanzengruppe am Stammbaume.

Die Stauchung und Verbreiterung der Achse bringt es mit sich, dass höhere Divergenzen der Blattstellung an dieser Achse leicht eintreten können. Das Festhalten an Trimerie oder der Bau der Blüte nach der dimeren Variation der Trimerie deuten meines Erachtens primitive Zustände an. Die Anordnung in fortlaufenden Spiralen ohne Alternanz der «Wirtel» halte ich für ein primitives «Tasten» nach neuen Entwicklungsmöglichkeiten. Nur bei Alternanz der Kreise konnte Zygomorphie und damit Einpassung an bestimmte Insektengruppen eintreten.

Die Blätter an den gestauchten Achsen werden zunächst, wie alle Blätter, frei angelegt, ihr Zusammendrängen auf kleinstem Raume bei reichlichem Zustrom von Baustoffen führt leicht

dazu, dass sich die breiter werdenden Basalteile der Primordien berühren, dass sie kongenital verwachsen und als gemeinsames Gebilde sich weiter entwickeln. Es treten also in der Blüte leicht Verwachsungen einzelner Organe untereinander ein, und solche Verwachsungen sind als abgeleiteter Zustand zu betrachten. Von der Verwachsung werden gerade die Karpelle als im engen Zentrum der Blüte stehend und viel Raum beanspruchend am leichtesten, und in der Entwicklungsgeschichte der Angiospermen relativ früh betroffen. Allgemein sehen wir in der Sympetalie einen abgeleiteten Zustand, warum aber nicht auch allgemein in der Synkarpie?

Apokarpie kommt unter den Dikotyledonen vor bei den *Ranales*, den *Rosales* und den *Leguminosen*, in diesen Gruppen haben wir also den basalen Komplex des Dikotyledonen-Stammbaumes zu erblicken. Bei den Monokotyledonen sind die *Helobiae* die Reihe, in welcher Apokarpie sich findet, hier haben wir die primitivsten Monokotyledonen vor uns, und von ihnen wären die Dikotyledonen abzuleiten.

Die Apokarpie entstand durch Zusammenfallen und durch Verwachsung der Ränder des ursprünglich als flach zu denkenden Makrosporophylls, welches durch diese Verwachsung zum Karpell oder Fruchtblatt geworden ist. Eine weitere Folge der dauernden Einschliessung der Makrosporen in einen Fruchtknoten, deren Abschliessung von der Aussenwelt, ist die Entwicklung einer Einrichtung, welche trotzdem die Vereinigung der Sexualkerne ermöglicht. Die Einrichtungen sind Pollenschlauch und Narbe. In der Cycadales-Reihe sind die Pollenschläuche nicht Zuleiter der Sexualkerne, sondern sie haben hier wohl die Funktion von «Wurzeln» eines Parasiten, von Hautorien, daneben verankern sie die Pollenkörner an der günstigen Stelle. Bei den übrigen Gymnospermen haben sie die Aufgabe, die Sexualkerne durch das umfangreiche Nuzellusgewebe hindurch zu den Archegonien zu leiten, bei den Angiospermen müssen die Sexualkerne in das Innere des Fruchtblattgehäuses und an die Samenanlagen herangebracht werden. Die Narbe, hervorgegangen aus der Spitze des Fruchtblattes, ist jene Stelle, an welcher der Pollen günstige Keimungsbedingungen findet. Die Einschaltung eines Zwischenstückes, die



Ausbildung eines Griffels, soll die Narben in eine der Bestäubung möglichst günstige Stellung bringen, sie ist also immer als sekundär und abgeleitet zu bewerten, während eine sitzende Narbe umgekehrt nicht unbedingt ursprünglich sein muss, sondern je nach der Plastik der Blüte auch unter Reduktion des Griffels entstanden sein kann. Hier wird von Fall zu Fall zu entscheiden sein. Stark auf gewisse Aussenbedingungen eingepasste Narben sind als abgeleitet und nicht als primitiv zu betrachten, so z. B. auch die federig, pinselig oder lang zylindrisch gestalteten Narben der Anemophilen. Das sind Dinge, die bisher in der Systematik viel zu wenig berücksichtigt worden sind. Man hat zu wenig bedacht, dass es Leitsätze gibt, die nicht umkehrbar sind, und man hat viel zu leicht einfache Verhältnisse für einfach, für ursprünglich gehalten, und nicht bedacht, dass sie ebenso gut vereinfachte, abgeleitete sein können. Mit anderen Worten, wir müssen viel mehr, als es bisher geschehen ist, mit Reduktionen als phyletischen Progressionen rechnen.

Die Karpelle, zusammengedrängt in dem engen Raume im Zentrum der sich entwickelnden Blüte, treten leicht in seitliche Berührung, wobei sie untereinander verkleben oder gar verwachsen können. Ich erinnere hier an die lockere Verwachsung der Karpelle bei den Crassulaceen, oder an die lose Verwachsung der Karpelle bei den Liliaceen mit ihren Nektardrüsen in den Spalten zwischen den Septen und der nachträglichen Trennung bei der Fruchtreife bei den septiziden Formen. Entsteht auf diese Weise aus einem apokarpen Gynözeum ein synkarpes, so wird ein mehrfähriger Fruchtknoten mit zentralwinkelständiger Plazentation gebildet, und solche Fruchtknoten sind im allgemeinen als ursprünglicher zu betrachten als unseptierte oder andere Stellung der Samenanlagen zeigende, sofern uns nicht sonstige Erscheinungen im Blütenbau die Annahme der Rückerwerbung des septierten Fruchtknotens nahelegen, oder, bei anderen Formen, das zähe Beharren gerade auf diesem Merkmal. Es wandeln ja nicht gleichmässig alle Merkmale in progressiver Richtung ab, sondern es bleibt manches stationär, während anderes abwandelt, und so entsteht ja gerade die verwirrende Mannigfaltigkeit der Formen, gerade hierdurch wird das phyletische Bild oft zu verwirrt und schwer zu deuten.

Tritt die Verwachsung der Karpelle so frühzeitig ein, dass das einzelne Fruchtblatt noch nicht seine selbständige Einfaltung und Verwachsung durchführte, so entsteht der einfächrige Fruchtknoten mit parietaler Plazentation, der unbedingt von diesen Gesichtspunkten aus als abgeleitet zu betrachten ist. Sekundär können wieder Septierungen eintreten, und diese Septierungen können so tief greifen, dass dem Anscheine nach wieder freie Fruchtblätter vorliegen, Fälle, welche man als Pseudoapokarpie bezeichnen könnte, und die uns bekannt sind von den *Apocynaceae* und *Asclepiadaceae*, und sich in den Klauen der *Borraginaceae*, *Verbenaceae*, *Labiatae* und *Nolanaceae* sogar auf Teile der Karpelle erstrecken. Das sind natürlich alles abgeleitete Zustände.

Weiter müssen wir annehmen, dass das Fruchtblatt als Makrosporophyll ursprünglich eine grössere Zahl von Makrosporangien, also von Samenanlagen, zu tragen hatte, und dass das Auftreten nur weniger Samenanlagen je Fruchtblatt ein abgeleiteter Zustand ist, der mit grösserer Sicherung von Bestäubung, Befruchtung und Verbreitung zusammenhängt. Diese Samenanlagen müssen auch sämtlich befruchtbar sein und sich in der Regel sämtlich zu reifen Samen entwickeln. Wo also von den wenigen Samenanlagen jedes Fruchtknotenfaches oder des ganzen Fruchtknotens im Regelfalle nur eine befruchtet wird und sich entwickelt, wo nur eines der Fächer regelmässig fertil ist, die anderen dagegen abortieren, oder wo gar ein aus mehreren Fruchtblättern aufgebauter Fruchtknoten nur eine einzige Samenanlage enthält, eine Anzahl von Makrosporophyllen demnach gar keine Sporangien entwickeln, da haben wir es sicher mit abgeleiteten Fällen zu tun. Letzteres ist z. B. der Fall bei den *Gramineen* und bei den *Compositen*, bei *Polygonaceen* und *Chenopodiaceen*, bei den *Urticales*, also zum Teil bei Familien, welche im ENGLENSchen und WETTSTEINschen System als primitiv aufgefasst werden. Auf der anderen Seite deuten aber viele Samenanlagen nicht notwendig auf primitive Verhältnisse, dieses Merkmal kann wiederum erhalten oder neu erworben sein. Ein typisches Beispiel dieser Art bieten die *Orchideen*, die trotz vieler Samenanlagen sicher nicht einfache Formen sind. Also auch hier wiederum keine Umkehrbarkeit eines Richtsatzes.

Nur kurz erwähnen will ich, dass ganz allgemein der unterständige Fruchtknoten als abgeleitet zu deuten ist, es handelt sich hier um eine besondere Ausgestaltung der Achse; dass Oligomerie ein abgeleiteter Zustand ist, ist bekannt und wird allgemein angenommen, und ebenso muss eine Vermehrung der Glieder innerhalb festliegender Kreise ein sekundärer Zustand sein. Das gleiche gilt für alle besonderen Ausgestaltungen der Achse, Bildung von Effigurationen, von Drüsen und von zwischen einzelne Kreise eingeschalteten Achsenstücken, von Gynophoren und Androgynophoren. Ferner sind abgeleitet alle Verwachungen und Unregelmässigkeiten, die zur Zygomorphie führen.

Von der Königsberger Schule ist auf ein weiteres Kriterium für die Primitivität einer Gruppe hingewiesen worden. Bei primitiven Gruppen ist eine grosse Plastizität des Bauplanes der Blüte vorhanden, der so mannigfaltig abwandeln kann, dass uns die betreffende Gruppe nicht sehr einheitlich zu sein scheint, dass sich Uebergänge zu anderen Gruppen erkennen lassen. Als Beispiel sei hier auf die *Rosaceen* hingewiesen, deren Blütenboden alle möglichen Ausgestaltungen zu erschöpfen scheint. Abgeleitete Gruppen sind dagegen viel geschlossener, hier wird ein gegebener Typus und Bauplan weitgehend variiert, der Bauplan als solcher aber nicht geändert. Um einen in der Musik geläufigen Ausdruck hier anzuwenden, es handelt sich in diesem Falle um «Variationen nach einem bekannten Thema». Beispiele hierfür bieten die *Gramineen*, *Orchideen*, *Labiaten*, *Compositen*, *Umbelliferen*, *Leguminosen*, *Cruciferen*, etc.

Schwieriger ist bei meiner Ansicht der Ursprünglichkeit der Tristichie und der Trimerie die Deutung cyclischer und hemicyclischer Blüten, wie auch die Deutung der Alternanz der Kreise in der Blüte. Bei der cyclischen Anordnung könnte man an leichte Torsionen und an besonders starke Zufuhr von Baustoffen zu den anschwellenden Achsenenden denken. Man könnte etwas teleologisch ausgedrückt etwa folgern, dass die Stauchung der Achse bei der Blütenbildung sich zunächst in einer Art Kolbenbildung äusserte, und dass dieser Versuch für zahlreiche Organe auf engstem Raume Platz zu schaffen ähnlich wie eine Fasziation zu höheren Divergenzen der Blattstellung führte; dass wir es hierbei aber, wie ich oben schon andeutete, nur mit

Nebenreihen zu tun haben, dass solche Versuche nicht zur Fortentwicklung führten, sondern dass das Beschränken auf weniger zahlreiche Organe auf einem nicht übermässig angeschwollenen und verlängerten Blütenboden unter gleichzeitiger Sicherung der Bestäubung und damit der Befruchtung zur Weiterentwicklung führte, und, wie auch schon oben angedeutet, eine zygomorphe Ausgestaltung der Blüte und so deren Einstellung auf bestimmte Bestäuber erst ermöglichte. Die Alternanz der Kreise ist aus der bisher als primitiv erklärten cyclischen Anordnung (sie ist primitiv, aber nicht die primitivste) ebensowenig zu erklären wie aus der Tristichie, sie ist ein Novum, welches zweckmässig ist, aber nicht auf kausale Ursachen zurückgeführt werden kann. Es ist in der Blütenregion etwas Ähnliches eingetreten

Familie	Karpelle	Fachzahl	Plazentation	Zahl d. Samenanlag,	Samenzahl
<i>Saururaceae</i> . . .	3-4; (3-4)	1	parietal . . . .	2-00	2-m
<i>Piperaccac</i> . . .	<u>(1-4)</u>	1	basal . . . . .	1	1
<i>Chloranthaccac</i> . . .	(1)	1	apikal . . . . .	1	1
<i>Lacistemataceac</i> . . .	(3-2)	1	parietal . . . . .	6-2	1
<i>Casuarinaceae</i> . . .	(2)	1+1 steril	basal. . . . .	2	1
<i>Juglandaceae</i> . . .	(2)	1	basal . . . . .	1	1
<i>Myricaçee</i> . . .	(2)	1	basal . . . . .	1	1
<i>Leitneriaceae</i> . . .	(1)	1	parietal . . . . .	1	1
<i>Salicaceae</i> . . .	(2)	1	parietal . . . . .	co	oo
<i>Betulaceae</i> . . .	(2)	1	zentral . . . . .	2	1
<i>Fagaceae</i> . . .	(3)	3	zentralwinkelst.	6	1
<i>Ulmaceae</i> . . .	<u>(2)</u>	1-2	apikal . . . . .	1-2	1
<i>Moraceae</i> . . .	(2); (2); (2)	1	apikal . . . . .	1	1
<i>Urticaceae</i> . . .	(1) ?	1	basal . . . . .	1	1
<i>Proteaceae</i> . . .	(1)	1	parietal . . . . .	oo-1	oo-1
<i>Loranthaccae</i> . . .		(reduzierte Parasiten mit „Apfel Frucht“)			
<i>Myzodendraceae</i>	(3)	1	zentral . . . . .	3	1
<i>Santalaceae</i> . . .	(3-5) ; (3-5)	1	zentral . . . . .	1-3	1
<i>Grubbiaceae</i> . . .	(2)	1	zentral . . . . .	2	1
<i>Olacaceae</i> . . .	(2-5)	1	zentral . . . . .	2-5	1
<i>Balanophoraceae</i>	<u>(1-3)</u>	1	apikal . . . . .	1	1
<i>Aristolochiaceae</i>	(4-6)	4-6	zentralwinkelst.	oo	co
<i>Rafflesiaceae</i> . . .	(4-8)	1	parietal . . . . .	oo	oo
<i>Hydnoraceac</i> . . .	(3)	1	parietal . . . . .	oo	oo

wie beim Spross bei der wirteligen oder dekussierten Anordnung der Laubblätter.

Betrachten wir uns nun auf Grund der obigen Ausführungen jene Familien der Dikotyledonen, welche im ENGLERSchen Systeme am Anfang der Gruppe stehen, und berücksichtigen wir hierbei in erster Linie die Zahl und Stellung der Fruchtblätter und die Zahl, Stellung und Reifung der Samenanlagen. Es wird dies an Hand einer tabellarischen Zusammenstellung am übersichtlichsten sein; Zahl und Stellung der Karpelle seien dabei nach der in den Blütenformeln üblichen Art umschrieben.

Aus dieser Tabelle ergibt sich einwandfrei, dass alle diese Familien in bezug auf Zahl und Stellung der Fruchtblätter, oder in bezug auf Zahl der Samenanlagen und Samen im Sinne des vorhergehend Gesagten starke Reduktionsmerkmale zeigen, und ähnliches ergibt sich, wenn man die im ENGLERSchen System zuerst aufgeführten Familien der Monokotyledonen in dieser Weise analysiert. Dazu kommt noch, dass in den in der Tabelle aufgeführten Familien fast durchweg unisexuelle Blüten vorliegen. PARKIN machte letzthin darauf aufmerksam, dass wir zwar das Verschwinden des einen Geschlechtes in einer zwittrigen Blüte kennen, nicht aber das Auftreten des anderen Geschlechtes in einer eingeschlechtlichen, dass die primitive Blüte also bisexuell gewesen sein muss, und unisexuelle Blüten als abgeleitet betrachtet werden müssen. Diklinie ist einer der Wege zur Sicherung von Fremdbestäubung, also eine fortschrittliche Entwicklung.

Sind die in der Tabelle aufgeführten Familien reduzierte Formen, so können sie nicht als die primitivsten Dikotyledonen aufgefasst werden, d. h. also jene Forscher, welche die *Ranales* an den Beginn des Stammbaumes der Dikotyledonen stellen, sind im Recht. Wo die Familien der Monochlamydeen anzuknüpfen sind, sei hier nicht weiter untersucht. Die Reihen mit Trimerie werden als *Ranales*-Verwandte zu betrachten sein, so nach dem Vorgange WETTSTEINS die *Aristolochiales*, dann aber auch die *Piperales*. Diese Stellung der *Piperales* würde auch zwanglos deren primitive Merkmale in bezug auf die Anatomie der Achse erklären. Bei den anderen Gruppen dürfte die Auffassung von MEZ und seiner Schule im wesentlichen richtig sein.

Was aus der Tabelle und der hier vorgetragenen Auffassung noch hervorgeht, ist die auch schon von anderen Autoren bemerkte Tatsache, dass im allgemeinen die Anemophilie der Angiospermen nicht primitiv ist. Der Trugschluss der Ursprünglichkeit der Anemophilie ist unter dem Einfluss der Lehre der direkten Abstammung der Angiospermen von Gymnospermen im weiteren Ausbau der HofMEIsTERschen Homologisierungen entstanden, kann aber nicht aufrecht erhalten werden. Mag die Anemophilie der Gymnospermen primitiv sein oder nicht, auf die Angiospermen trifft dies auf keinen Fall zu. Die primitive Angiospermenblüte ist entomophil, und zwar Pollenblume (aber nicht Bienenpollenblume) oder Blume mit halbverborgenem Nektar. Die verschiedenen anderen Bergungen des Nektars sind Anpassungen an bestimmte Bestäuber, so der offen dargebotene Nektar an kurzrüsslige Dipteren, also an geologisch jüngere Insekten. Die Windbestäubung ist eine Anpassung, die sich bei Formen findet, die in grossen, fast artreinen Verbänden siedeln, seien es Wiesen oder Wälder. Sie hängt also zusammen mit der Besiedelung von Böden in ungünstigeren Klimaten, wo die Artenzahl stark abnimmt, nicht dagegen die Individuenzahl, und mit ihr im Zusammenhange stehen so weitgehende Differenzierungen und Einpassungen der Narbe, dass Windbestäubung unmöglich primitiv sein kann. Daneben laufen dann auch weitgehende Reduktionen in der Blüte, die in den verschiedensten Gruppen, in denen Anemophilie auftritt, gleichsinnig verlaufen, wie es auch die spezielleren Ausgestaltungen der Staubblätter und der Narben tun. Es liegen also Konvergenzen vor, und eine solche Konvergenz ist es auch, wenn die Blüten der *Gaytoniales* wie die der *Amentiferae* «kätzchenartig» anmuten. PARKIN hat darauf hingewiesen, dass es unerfindlich sei, warum die *Amentiferae* nicht den an Windverfrachtung so ausgezeichnet angepassten vierflügeligen Pollen der *Caytoniales* haben, wenn sie von diesen abstammten. Auch die Windblütigkeit bei den *Urticales*, die nicht in Fluren wachsen und zahlreiche tropische Vertreter zählen, zeigt durch den komplizierten Bau der Narbe und die doch recht auffällige Explosionseinrichtung ihren abgeleiteten Zustand.

Ich habe davon abgesehen, auf Grund meiner Erwägungen ein abgeschlossenes System der Angiospermen aufzustellen, weil ein solches meines Erachtens einigermassen und in grossen Zügen richtig im Königsberger Stammbaum schon vorliegt, wenn auch dessen experimentelle Basis vielleicht anfechtbar ist. Der Hauptfehler dieses Stammbaumes, soweit er die Angiospermen betrifft, scheint mir darin zu liegen, dass ein von den *Ranales* zu den *Compositen* durchgehender Hauptstamm angenommen wird, während es mir den Verhältnissen besser zu entsprechen scheint, wenn man von dem kurzen gemeinsamen *Ranales-Stamm* eine Reihe gleichstarker, koordinierter Aeste abgehen liesse, also mehr die Fächerform HALLIERS anwendete, oder, um bei dem Bilde des Baumes zu bleiben, nicht an eine Tanne, sondern mehr an einen Apfelbaum dächte. Damit würden die *Parietales* und Verwandte einem Zweige, und nicht einem Teile des Hauptstammes zugeteilt, was mir den tatsächlichen Verhältnissen gerechter zu werden scheint.

So wie man beim Königsberger Stammbaum scharf zwischen Methode und Ergebnis unterscheiden muss, so muss man bei diesem Stammbaum auch zwischen den Ergebnissen bezüglich der einzelnen Gruppen des Pflanzenreiches unterscheiden. Wenn ich mich bezüglich der Anordnung der Angiospermen in grossen Zügen einverstanden erkläre, so möchte ich mein Einverständnis nicht auf die Kryptogamen ausgedehnt wissen. Hier reicht die Methode, auch wenn sie für die Angiospermen ausreichen sollte, vorläufig noch nicht aus. Eine wichtige Lehre sollten wir aber aus allen bisherigen Erörterungen und aus den Ergebnissen der Königsberger Schule doch ziehen, nämlich **dass wir viel stärker, als dies bisher vielfach geschehen ist, mit Reduktionen als Progressionen zu rechnen haben, dass manches, welches bislang als einfach angesehen wurde, als abgeleitet zu betrachten ist.** Diese Lehre gilt auch für die Kryptogamen, und es ist jedenfalls verdienstlich, an diesem Teile des MEZschen Stammbaumes, auch hier den Versuch gemacht zu haben, die bisherigen Reihen umgekehrt zu lesen. Man darf aber dabei nicht zu weit gehen und nun in das andere Extrem verfallen, alles Einfache als vereinfacht betrachten zu wollen, sondern

muss auch die Möglichkeit primär einfacher Formen gelten lassen.

Ich bin mir dessen voll bewusst, dass die hier gegebenen Gedankengänge vielfach nicht neu sind, sondern schon öfter ausgesprochen worden sind, wenn auch vielleicht mit anderen Worten. Was ich von diesen Zeilen erhoffe, ist ein reger Gedankenaustausch und eine rege Kritik. Nur damit kann der Gegenstand gefördert werden.

#### Literatur.

Auf eine ausführliche Aufführung der Literatur verzichte ich an dieser Stelle. Sie ist schon häufig zusammengestellt, letztlich noch sehr vollständig durch HUTCHINSON in seinen "The Families of Flowering Plants". Nur einige nach dem Erscheinen dieses Buches herausgekommene Arbeiten seien aufgezählt:

THOMAS, H. H., Caytoniales in Phil. Trans. Roy. Soc. B. vol. 213 (1925) 299.  
in Proc. Linn. Soc. 138 sess. (1926) 22.

PARKIN, J., The evolution and classification of flowering plants in the Botanical Society and Exchange Club of the British Isles, Report for 1926 (1927) 153-167.