

Morphologische Konvergenzen (Parallelismus) bei einigen Taxa rezenter und fossiler Pflanzen, besonders bei Bennettitales und Laurales

Ludwig Rüffle

*Paläontologisches Museum, Museum für Naturkunde Humboldt Universität, Berlin 1040
Invalidenstraße 43, Germany*

Rüffle, Ludwig 1993. Morphologische Konvergenzen (Parallelismus) bei einigen Taxa rezenter und fossiler Pflanzen, besonders bei Bennettitales und Laurales. *Geophytology* **23**(1) : 41 — 52.

Goethes klassische, sogenannte idealistische Morphologie soll in die phylogenetische paläobotanik integriert werden, wobei ein Dualismus der gegenwärtigen Homologien und der Ontogenese zu beachten ist. Dualismus in der Ontogenie ist eine alte Darstellung von Goethe. Evolutionärer Parallelismus (Konvergenzen - Analogien) sollten als altertümliche Homologien betrachtet werden, welche nicht zu allen geologischen Zeiten präsent (dominant) waren, aber in späteren Zeiten in neuen phylogenetischen Kombinationen wieder erscheinen. Die atavistische heutige Hybriden scheinen diese Möglichkeit zu bestätigen. Mögliche Evolutions-Muster bei *Tmesipteris*, *Glossopteris*, einigen Monokotylen, Monimiaceen, Lauraceen und Rosaceen werden beschrieben, teilweise auf der Basis fossiler Funde. Gut erhaltene Kreide-Fossilien der Monimiaceen von Europa und Ostasien legen eine Verwandtschaft (Konvergenz?) zu den Bennettitales nahe.

Morphological parallelism in certain taxa of extant and extinct plants, particularly in Bennettitales and Laurales

Goethe's classical, so-called idealistic morphology should be integrated to phylogenetic paleobotany with respect to dualism (ambiguity) of present homologies and ontogeny. Dualism in ontogeny is an old statement of Goethe. Evolutionary parallelism (convergence- analogy) should be recognized as ancient homology, not being present (dominant) during all geological periods but appearing again in new phylogenetical combinations in later times. Atavistic modern hybridises seem to confirm this possibility. Possible evolution patterns in *Tmesipteris*, *Glossopteris*, some monocots, Monimiaceae, Lauraceae and Rosaceae are described, partially on the basis of fossil record. Well preserved Cretaceous remains of Monimiaceae from Europe and Eastern Asia suggest a relationship to Bennettitales.

Key-words—Morphological and evolutionary parallelism, extinct and extant plants, Bennettitales, Laurales.

EINLEITUNG

QUALITATIV neue Organe und Merkmale können in der Phylogenie der Pflanzen durch heterogene Kombination von partiellen Multiplikationen (Kondensationen, Fraktionierungen) und partieller Stabilität älterer Organe und Merkmale entwickelt werden; sie verbleiben einerseits ursprünglich, andererseits dennoch abgeleitet (Melville, 1960). Dieser Mosaikmodus der Evolution wurde von Takhtajan Heterobathmie genannt. Jedes neue Organ (Merkmal) scheint in einem bestimmten proportionalen Anteil so wohl konservativ als auch in einem höheren Grade abgeleitet zu sein. Aus der Sicht der Paläobotanik scheinen die Unterschiede von zusammengesetzten im Hinblick auf einfache Organe ambivalent zu sein (z.B. bei Blättern oder Infloreszenzen). Hinsichtlich der Homolo-

gien zwischen fossilen und rezenten Pflanzen gibt es Konsequenzen, die zuerst von Thomas (1932-1959) und Eckardt (1964) erwähnt wurden. Sie stellten den Grundsatz auf, die Ambivalenzen zu suchen und die sog. idealistische Morphologie von Goethe (1790) als eine spezielle Beschreibung des gegenwärtigen Zustandes der Pflanzen aufzufassen (interpretierend) und dies in einer phylogenetischen Morphologie zu integrieren mit Blick auf den paläobotanischen Hintergrund. Es erscheint bemerkenswert, dass Goethe eine ähnliche Möglichkeit bei *Ginkgo* anerkannte so gut wie Eckardt die Sprosse bzw. die mögliche Gabelung bei den Nadelblättern von *Sciadopitys* nannte. *Pinus* erwähnte er nicht.

Eine ähnliche Ambivalenz hat Melville auch bei dem Vergleich zwischen *Glossopteris*-Infloreszenzen (sog. Gonophyllen) und der paarigen Verbindung Stamen-Pe-

talen bei Angiospermen gefunden. Meeuse (1975- 1990) postulierte ganz generell eine weitere Ambivalenz in allen Infloreszenzen der Angiospermen. Es ist offensichtlich, daß auf diese Weise alle phylogenetischen Wechsel mit der geologischen und phylogenetischen Geschichte verbunden sind. Die Organe sind nicht nur ambivalent in ihren morphologischen Merkmalen, sondern auch in der Teilung ihrer ökologischen Funktionen. Nach Meeuse erscheinen viele Infloreszenzen zusammengesetzt aus rudimentären kleinen Blüten (reduziert ?). Vielleicht sind *Credneria* und *Platanus* Beispiele aus der Unterkreide, die in ähnlicher Weise interpretiert werden könnten wie die Chloranthaceen (Crane *et al.*, 1986; Fries *et al.*, 1986). Meeuse nimmt an, daß solche Blüten nicht von einzelnen größeren Blüten innerhalb der selben Gruppe abgeleitet werden sollten, auch wenn sie nahe verwandt sind. Er nahm freilich einen doppelten Weg der Evolution an. Diese kleinen Blüten erinnern eher an ein primitives stadium, neben welchem die großen zwar einzeln aber komplizierte sind. Trotzdem stehen sie sich nahe, wenn sie auch ein Parallelismus (wie männliche und weibliche Blüten) mit verteilten Funktionen sind, wie oben erwähnt. Melvilles Gonophyll besteht nicht nur aus einer terminalen Gabel, wie sie in vielen Gruppen des Pflanzenreichs üblich sind wenn sie die generative Phase bilden. Die Teilung in eine vegetative und generative Seite solcher Gabel ist auffällig. Sahni (1923c) machte bei *Tmesipteris* auf dieses Problem aufmerksam. Ein gewisser Parallelismus kann bei Tulpen (Taf.1, fig. 3) angenommen werden. Die vorliegende Arbeit versucht, einige atavistische Hybriden und Kultivare mit palaeobotanischen Beispielen zu vergleichen.

Aus paläobotanischer Sicht erscheinen viele sog. Konvergenzen (Parallelismus) wie Homologien, die in geologischer Zeit manchmal nicht realisiert, sondern unterbrochen wurden; sie waren nicht immer dominant. Auch aus dieser Sicht erscheint die Richtung der Phylogenie ambivalent. Die betreffenden Progressionen und Regressionen von Organen und Merkmalen oder ihre gelegentliche Abwesenheit durch partielle oder fast totale Reduktion zeigen wahrscheinlich keine Richtung und mögen alte Muster in Wiederholungen zeigen (Neotenie nach Takhtajan). Beispielsweise bleibt die Beurteilung der Anemophilie für verschiedene rudimentäre Organe hypothetisch, was Reduktion oder Primitivität *sui generis* betrifft.

Eckardt (1964) nahm drei Kriterien zur Unterscheidung der Homologien aus der Sicht von Goethes Pflanzenmorphologie (1789) an : (1) Die Stellung des fraglichen Organs im ganzen Organismus, (2) Seine stetige Anwesenheit, und (3) Seine spezielle Qualität, d.h. der allgemeine Charakter. Der letzte Aspekt sei von vielen Autoren in der Botanik vernachlässigt. Atavistische Evolutionen können bei Vernachlässigung des zweiten oder

dritten Aspektes nicht in Betracht gezogen werden. Atavismen sind aber in vielen Hybriden und Kultivaren gemein. Die sog. spezielle Qualität kann wechseln sobald wie Meristeme innerhalb der meisten Organe verbleiben, und plötzliche Regeneration kann die Qualität von Merkmalen und Funktionen verändern. Die Homologie wird ambivalent (Rüffle, 1986). Dieses vergleichsweise duale System der morphologischen Organisation des Pflanzenreiches wird Encapsis genannt als Gegenteil zur hierarchischen Systematik der Morphologie (Heidenhain, 1934). Diese Möglichkeiten sind geeignet die Sichtweise der morphologischen Wechsel als Ambivalenzen und Wechsel in der Pflanzen- Geschichte zu unterstützen.

TULIPA ALS MÖGLICHES MODELL VON MONOKOTYLEN- EVOLUTION

Meeuse (1975b) interpretierte die Blüten der Monokotylen als ursprünglich und einfach in der Art (Parallelismus ?) wie die einzelnen kleinen Blüten von *Chloranthus* (sog. Anthoiden), wohingegen die ganze Infloreszenz (zusammen gesetzt mehr oder weniger) bei Piperales und Saururales (manchmal mit 4 oder 6 Sema-phyllen, d.h. Brakteen) Anthokormoid (oder *Holanthium*) genannt werden sollte im Hinblick auf mutmaßliche Vorfahren mit unkondensierten Blüten-Regionen (Rüffle, 1985, 1986). Die unisexuellen Blüten der wichtigen monokotylenartigen Gattung *Sarmiguelia* aus der Trias von Texas sind vielleicht geeignet, diese Vorstellung zu bestätigen; aber sie sind bereits zu sehr kondensiert (Cornet, 1986). In der vorliegenden Arbeit wird *Tmesipteris* als ein Modell in Betracht gezogen, das Meeuses Konzeption des Anthokorms (Taf. 1, fig. 3) nahe legt. Ein weiteres Modell von Parallelismus (Konvergenz) ist mit *Tulip gesneriana* L.cv. 'Nizza' (Taf.1, figs 1,2 in der vorliegenden Arbeit) abgebildet.

Dieser Kultivar liefert eine Spirale von unbestimmter Anzahl der Petalen durch gleitende Meristeme anstelle von Quirlen, die aus den 6 üblichen Petalen und ihren gonophyllartigen Filament-Bindungen bestehen. Die strenge Anordnung als Kurztrieb, ist, aufgelöst (im Gegensatz zu *Rosa* oder *Arabis*, die in Taf. 2, fig 2,3 abgebildet sind). Goethe war der Erste, der auf Tulpen aufmerksam machte. Die normalen äußeren Petalen werden von kleineren befolgt, die sich mehr und mehr gabeln und dann eine adaxiale Anthere im Spalt liefern, welche an die sporentragenden Blattschuppen von *Tmesipteris* erinnern. Wahrscheinlich könnten sie auch als petaloide Stamina bezeichnet werden soweit sie nicht eine laterale stigmatische Wucherung haben in basaler Richtung, und manchmal sogar eine Reihe von freien Samenanlagen darunter an der Mittelrippe (Text-fig. 1); dies erinnert an die Gonophylle. Die terminal filgenden drei Karpelle sind offen und stigmatisch, und die Samenanlagen sind frei



Plate 1

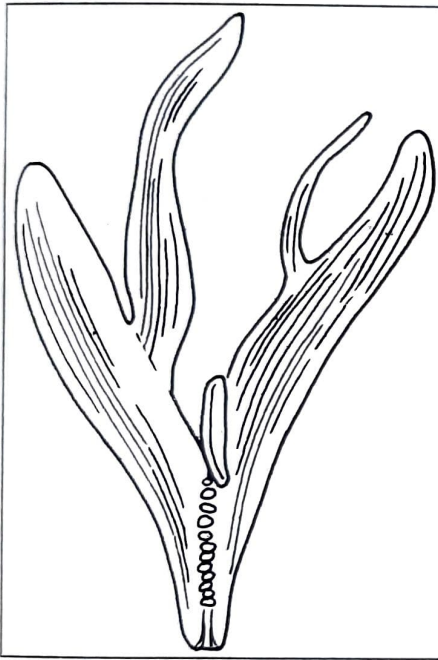
1. *Tulipa gesneriana* L. cv. 'Nizza'.
Antholysis by mutation (see also Text-figure 1).
2. Single furcating petal with anthers from above.
3. *Tmesipteris forsteri* Endl. x 2.
4. *Glossopteris indica* Schimp.
Upper Permian (Raniganj Stage) from Raniganj
Coalfield (East Satgram Colliery, G.T. Road), India, Birbal
Sahni Institute of Palaeobotany Reg. No. 26/540.

(Taf.1, fig.1). Am Grunde der Blüte sind die Karpelle verbunden. Ein weiterer Kultivar 'Bonanza' ist 'Nizza' sehr ähnlich, doch sind die Samenanlagen tragenden Petalen schlauchförmig. Meeuses Hinweis (1974: p.13; 1975: p.9) auf den Achsen-Anteil hinsichtlich Blatt-Charakter in floralen Organen und ihren ambivalenten Homologien, obwohl sie flache Appendagen sind, ist zu beachten. Davon abgesehen erinnern fertile schlauchförmige peltate Petalen ohnehin an Karpelle und verschiedene konkave Achsen. Interpretiert man diese bisexuellen Petalen wie oben erwähnt, d.h. als mehr oder weniger terminale Kondensation von gabelnden Achsen, könnte man diese Tulpen als atavistische Rückkehr zu einem älteren Typ ansehen. Gleichzeitig ist eine Tendenz des Wechsels von Anthoiden zu unvollständigen Holanthokormen auffällig.

ziert sind. Dennoch erinnern sie als Parallelismus an die Gonophylle von *Glossopteris* (Sahni, 1923a; Melville, 1960; Surange & Chandra, 1976; Pant, 1977). Trotz vieler Parallelismen zu den Angiospermen, besonders zu Monimiaceae, sind die *Glossopteridales* den Pteridospermales nahe verwandt, wie sie im Paläozoikum Amerikas und Europas vorkommen. Außer einem Quirl von 4 *Glossopteris*-Blättern, die Thomas (1952) veröffentlicht hat, gibt es sonst keine Anzeichen von Gliederung in Kurz- und Lang-Sprosse in dieser Gruppe, im Gegenteil zu den Bennettitales.

Tmesipteris forsteri Endl.

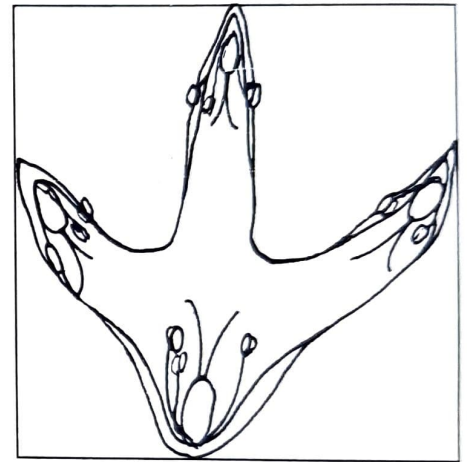
Bei *Tmesipteris* fehlt die Heterosporie. Sahni (1923b,c, 1925a) sammelte Argumente zur Verwandtschaft von *Tmesipteris* und *Psilotum* zu den



1



2



3

Text-figure 1. *Tulipa gesneriana* L. cv. 'Nizza', single bisexual, petal with anthers and open ovule, x 2.

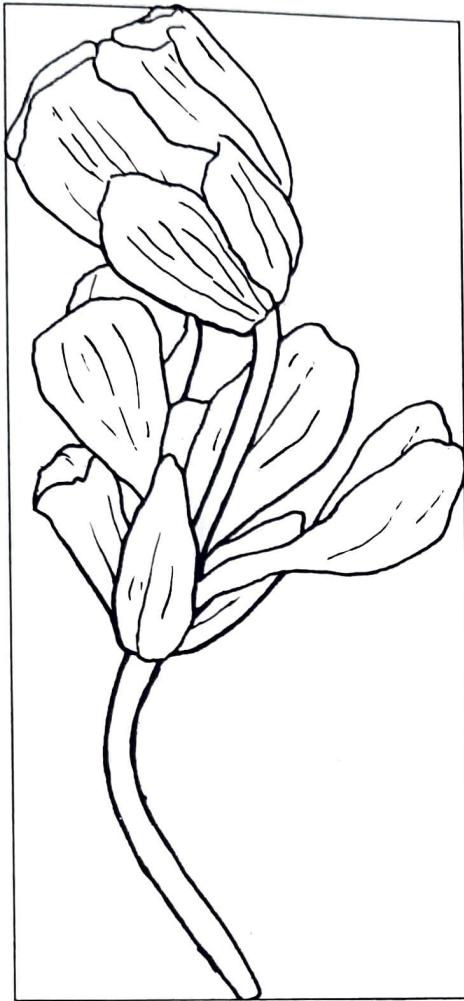
Text-figures 2,3. *Hordeum vulgare* L. cv. 'trifurcatum' (Schlecht!) Wender, epiphyllous buds (primordia) resp. flowers at the normally trifurcating awn (glume), after Helm 1952, x 10.

Glossopteris

Hordeum vulgare L. cv. 'trifurcatum' (Schlecht.) Wender, liefert einen weiteren konvergierenden Atavismus (Text-figs 2,3).

Die dreifach gabelnden Spelzen einer Gerste bringen epiphyllous normale bisexuelle Grasblüten ohne Petalen hervor (Helm, 1952), teilweise in inverser Stellung durch gleitende Meristeme. Der partielle Achsen-Charakter der Gras-Brakteen (reduzierte Petalen?) ist in diesem Kultivar von *Hordeum* gut zu sehen obwohl die entstehenden Grasblüten normal abgeleitet verbleiben und nicht redu-

ursprünglichen Psilophytinae, *Rhynia* und *Asteroxylon* Spezielle. Abnormitäten bei den Sporangioophoren (Schuppenblätter) konnten zur interpretierenden Morphologie benutzt werden, sowie zur Phylogenie, sofern ein Autor diese blattartigen Appendagen (Taf. 1, fig.2) als blattartige Loben oder als Achsen interpretiert, welche durch einen Gefäßstrang unterstützt werden. Einige abnorm gabelnde Schuppen schienen die letztere These zu bestätigen. Aber man sollte die oben erwähnten fertilen Petalen bei der Tulpe (Taf. 1, figs 1,2; Text-fig.1) beachten, d.h. auch den Rückschluß auf die Ambivalenz der



Text-figure 4. *Arabis caucasica* Willd. cv. 'plena' Jelitto, proliferation (see Plate 2, figure 3), x 5.



Text-figure 5. *Kibara coriacea* (Bl.) Tul., after Perkins 1925. Monimiaceae.

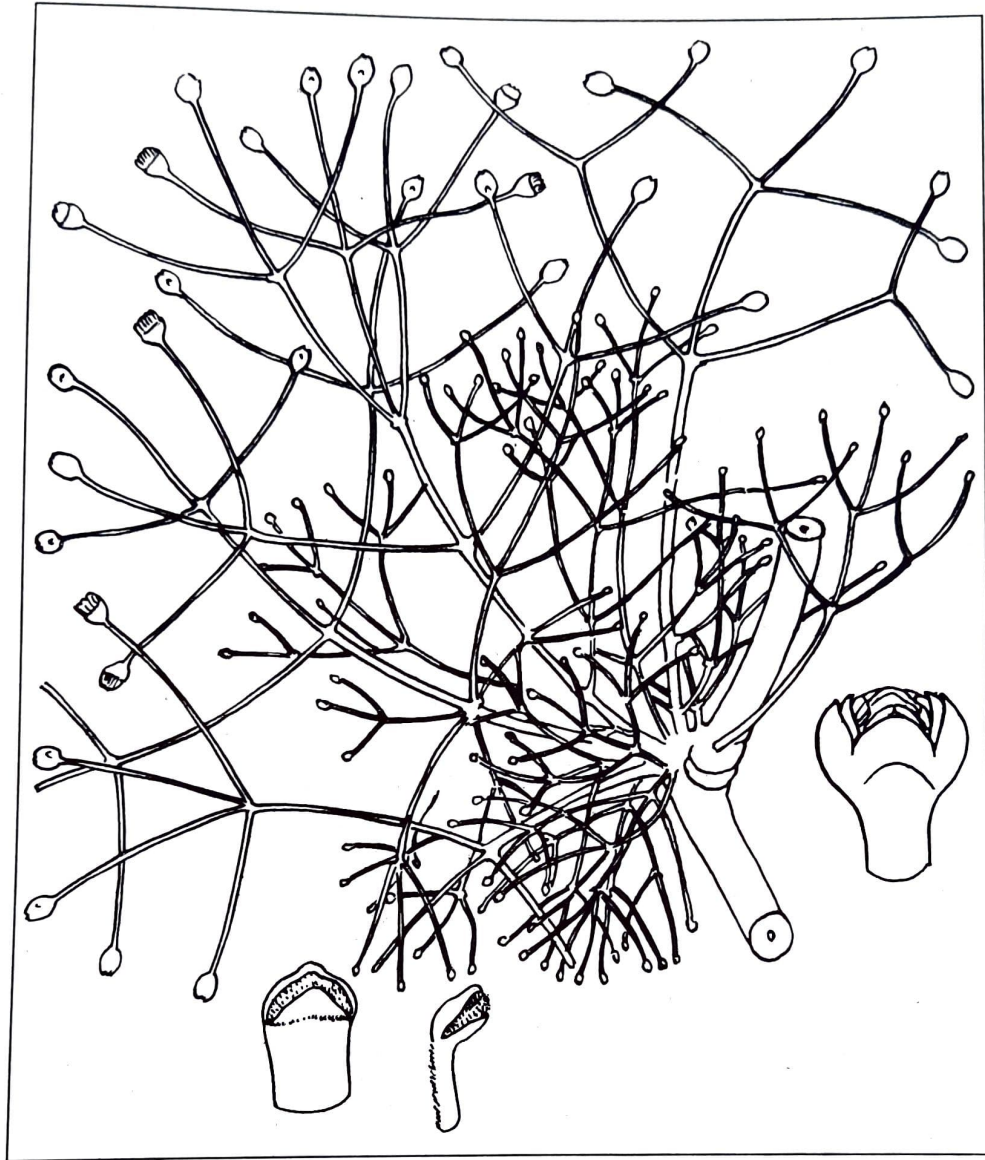
blattartigen Appendagen bei *Tmesipteris* (Achse bzw. bilaterales Organ, Appendage) wie es Sahni annahm.

MONIMIACEAE

Anlässlich der morphologischen Analyse von Paläozoischen Pteridospermen Infloreszenzen zeigte H.H. Thomas (1938, p.1317, 1329) diskusförmige fertile Organe (*Whittleseya*, *Potoniea*). Übereinstimmend mit Melville (1960) machte er auf den Diskus von *Populus* und ebenso auf die petalen-freien Blumen von *Hedycarya* aufmerksam. Aus dem gleichen Grunde erwähnte Halle (1933) den Diskus der gewiß zusammen gesetzten Infloreszenzen von Compositae (Asteraceae) aufmerksam. Diese besondere Art gestärkter konkaver Achsen schienen für das Aufkommen von Angiospermen wichtig, offensichtlich jedoch in verschiedenen phylogenetischen Kombinationen (Rüffle, 1985) Endress (1980a,b, 1987) behandelt die vielfältige florale Morphologie bei Monimiaceae in einigen vorzüglichen Arbeiten.

Die Vorkommen in der Kreide geben Grund genug, sie als altertümliche Gruppe zu interpretieren. Inwieweit können ihre Blüten als direkt abgeleitet oder als parallele

Evolution angesehen werden? Die gelappten männlichen Blüten einiger Genera (Text-fig. 7) erinnern sehr an die gut gelappten männlichen Blüten (Infloreszenzen?) von *Williamsonia* (Bennettitales). Man muß Meeuses Sicht der floralen Organe (Brakteen, Petalen, Semaphylle) als ambivalent beachten, was den Achsen-bzw. floralen Charakter betrifft. Und die Unterschiede zwischen einfachen und zusammen gesetzten Infloreszenzen sollte nicht durch einen Maßstab bewertet werden, der gegenüber dem mutmaßlichen altertümlichen Hintergrund mesozoischer Morphologie als zu eng erscheint. Das erinnert einmal mehr an *Glossopteris* (Taf. 1, fig.4). Die meisten der erwähnten Blüten sind unisexuell. Die weiblichen Blüten von *Williamsonia* sind konvex, d.h. den weiblichen Blüten der Monimiaceen unähnlich (Sahni, 1925b), darin aber vielen anderen Laurales und Ranales nahe. Die florale Achse von *Wielandiella* hat interseminale Schuppen zwischen einfachen weiblichen Organen (Ovarien? Integumente?), die allerdings an Piperales und Sururales erinnern (Rüffle, 1980, 1986). Bei Bennettitales und Monimiaceen fallen dichasiale Verzweigung in besonderer Weise auf. Außerdem gibt es bei Beiden echte



Text-figure 6. *Kibara serrulata* (Bl.) Perkins, after Perkins 1925, with male flowers and unjoint (primitively organized ?) anthers, x 20, Monimiaceae.

Netzneratur.

Beispielsweise sind die floralen Organe bei *Kibara* in Dichasien organisiert (Text-figs 5, 6). Eine Primär-Achse

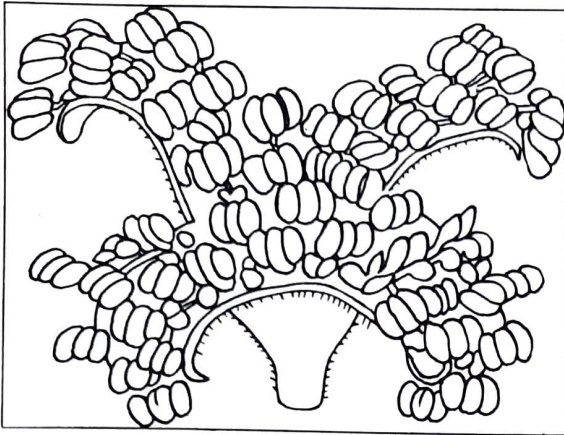
mit einem terminalen Discus (Kurztrieb) liefert zwei laterale Achsen, jede mit einer weiteren weiblichen Blüte. Dagegen liefert die Hauptachse eine Menge zusätzlicher

Tafel 2

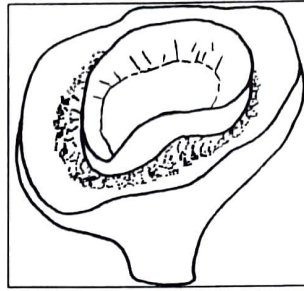
1. *Spiraea vanhonttei* Zab. (Hybrid of *S. cantonensis* Lour., x *S. trilobata* L.)
Rosaceae frequent but sporadic proliferation, after Rüffle 1986; Text-figure 1.
2. *Rosa moschata* Herrm. cv. 'Elmshorn', spontane simple proliferation, after Gothe's plant morphology.
3. *Arabis caucasica* Willd. cv. 'plena' Jelitto, genetical constant proliferation (see also Text-figure 4) Brassicaceae (Cruciferae), x 5.
4. *Hortonia floribunda* Wight from Srilanka, lower epidermis with typical oil cells, Monimiaceae, x 250.
5. *Protohedycarya pseudoquercifolia* Kräusel, Rüffle 1986 from Upper Cretaceous (Senon) of Germany (Quedlinburg); Monimiaceae, Lower epidermal cells, x 500.
6. *Sassafras polevoji* Krysh. Jarm. Upper Cretaceous (Cenoman) of Sakhalin, Lauraceae, after Karssilov 1973, 1979, lower epidermis, x 500.
7. Complete leaf *Sassafras polevoji*, Museum of Paleontology Berlin Inv. No. 1981-756.
8. Complete leaf *Protohedycarya pseudoquercifolia* (Kräusel) Rüffle 1986.



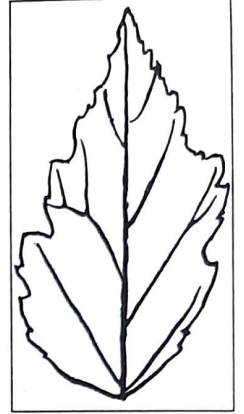
Tafel 2



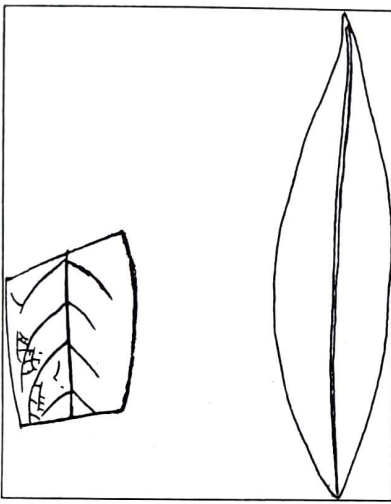
7



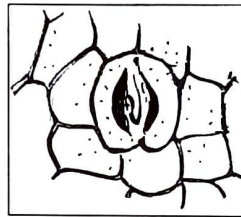
8



9



10



11



12

Text-figure 7. *Monimia rotundifolia* Thouars, after Perkins 1925, male flower, x 10.

Text-figure 8. *Macrotorus utriculatus* (Mart.) Perkins, after Perkins 1925, p. 29, unjoint (primitively organized?) anthere, x 20, Monimiaceae.

Text-figure 9. *Mollinediophyllum crataegoides* Rüffle & Knappe 1988, Upper Cretaceous (Senon) of Germany (Quedlinburg), complete leaf, epidermis see Plate 3 figure 6,7.

Text-figure 10. *Laurophyllum nevolinae* Ablav 1968, p. 74, Upper Cretaceous from the Northern Japanese sea coast, after Ablav 1974, Lauraceae.

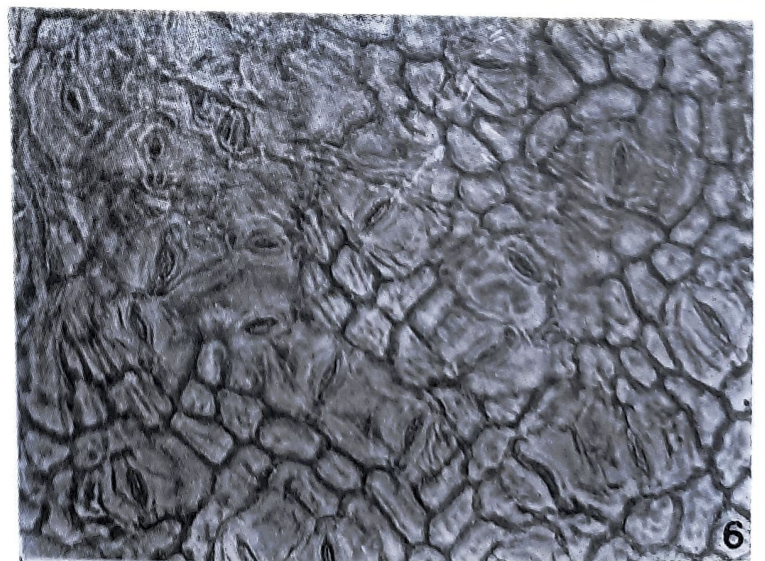
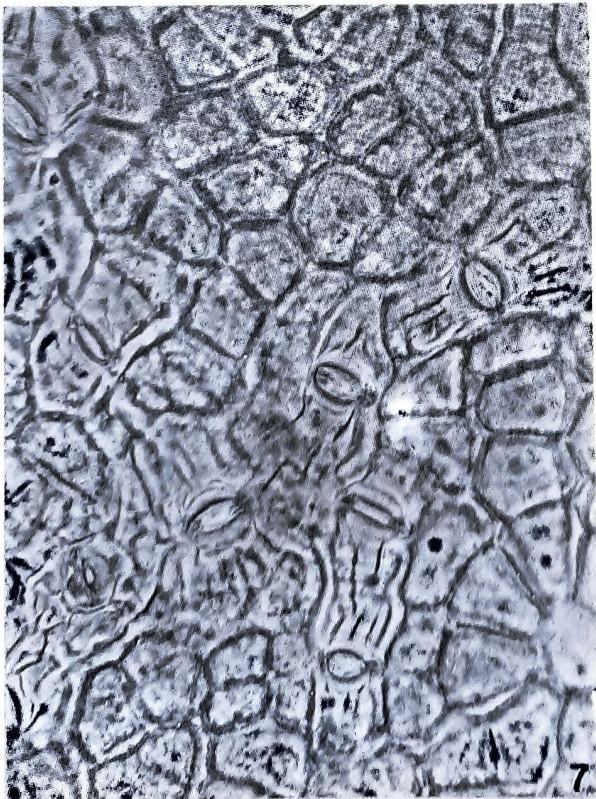
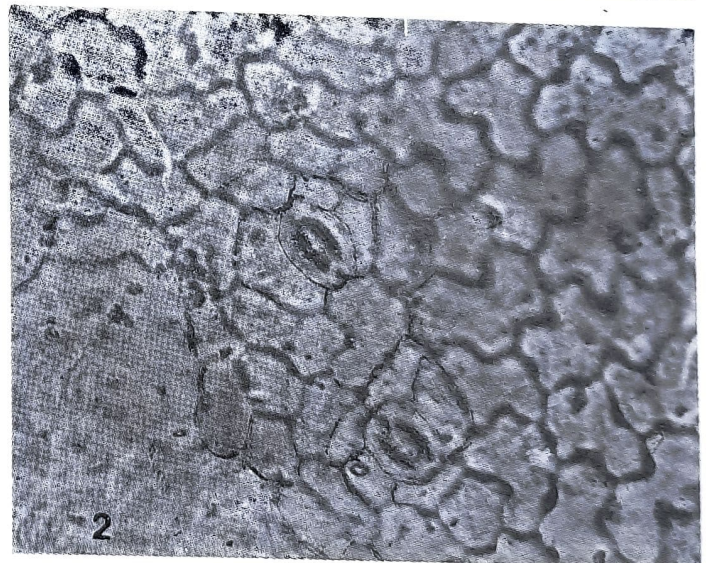
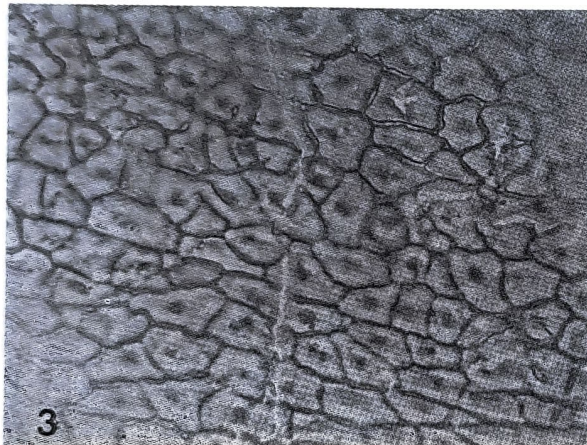
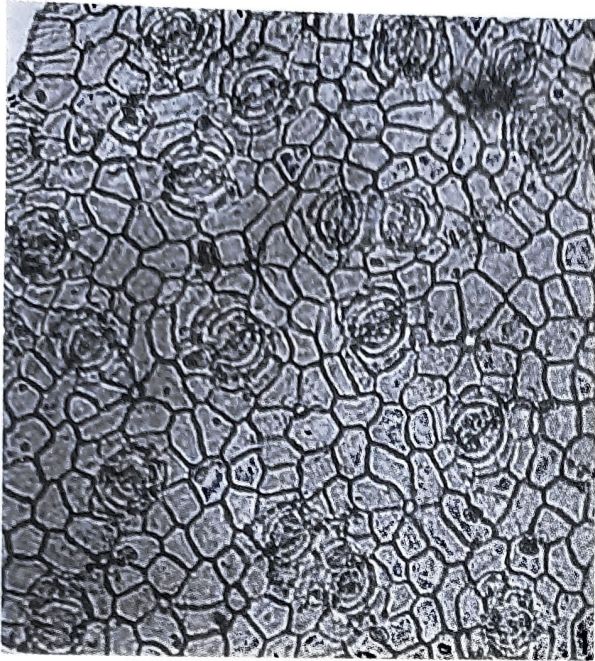
Text-figures 11, 12. *Laurophyllum nevolinae* Ablav 1968, p. 74, Upper Cretaceous from the Northern Japanese sea coast, after Ablav 1974, lower epidermis, x 400 and x 250.

im Discus endender Achsen, d.h. einer Kondensation von Dichasien innerhalb des ersten unkondensierten unteren Dichasiums. Jede der kondensierten neuen Achsen (zweiter Stock der Dichasien) bringt einen neuen Discus (Rezeptaculum) hervor, welcher die Stamina mit den

Antheren bringt (männliche Blüte). Diese Art der Kondensation, Fraktionierung und Differenzierung männlicher und weiblicher Blüten erinnert an viele mesozoische Infloreszenzen, speziell an die Bennettitales. Man beachte aber auch *Sanmiguelia* und die Araceae bzw. diklinische

Tafel 3

- | | |
|---|---|
| <p>1. <i>Protohedycarya pseudoquercifolia</i> (Kräusel) Rüffle 1986, from Upper Cretaceous (Senon) of Germany (Quedlinburg); Monimiaceae, lower epidermis, x 250.</p> <p>2. <i>Mollinediophyllum crataegoides</i> Rüffle & Knappe Upper Cretaceous (Senon) on Germany (Quedlinburg); Monimiaceae, lower epidermis, x 500.</p> <p>3. The same, upper epidermis, x 250 (complete leaf see Text-figure 9).</p> | <p>4. <i>Protohedycarya illicoides</i> (Heer) Rüffle 1965, Upper Cretaceous (Senon) of Germany (Quedlinburg); Monimiaceae.</p> <p>5. Lower epidermis with oil cells, x 125.</p> <p>6. <i>Degeneria vitiensis</i> Bailey, Fidshi islands, lower epidermis, x 250. Gray Herbarium, Harvard Univ., A.C. Smith 6301.</p> <p>7. <i>Gomortega keule</i> (Mol.) Johnst. lower epidermis, x 250, Herbarium K. Kubitzki, W. Mittak I/1963.</p> |
|---|---|



Tafel 3

alte Monokotylen. Das gleiche Modell ist bei einigen atavistischen Hybriden der Rosaceae zu erkennen, und modifiziert bei Piperales und Saururales (Jérémie, 1980; Endress, 1987 a,b).

Dieser Wachstums-Modus erinnert erneut an die seltenen aber regelmäßigen Prolifikationen bei einigen Rosaceen, wie sie Krechetowich (1952, S. 142, Abb. 114) und Rüffle (1986) berichten. Weitere Beispiele finden sich bei Meeuse (1987). Sie sind sporadisch und wiederholen dennoch immer wieder bei *Spiraea vanhouttei* Zabl, einer Hybride aus *S. cantoniensis* Lour. x *S. trilobata* L. in der vorliegenden Arbeit (Taf. 2, fig.1). Goethe fand die gleiche Abweichung bei *Dianthus* (Schuster, 1930; Kahler & Maul, 1991). Kreide-Fossilien von Rosales sind als Früchte (Krassilov & Pacltova, 1989) und Pollen, *Tricolporopollenites* sp. (Krutzsch & Mibus, 1973, Taf. 6, fig. 4) von Europa abgebildet, letztere gehören zu den Chrysobalanaceae.

Goethes Beispiele von *Rosa* (Taf. 2, fig. 3) und *Arabis* (Taf.2, fig.3, Text-fig.4) sind wahrscheinlich Rekapitulationen von Kurz- und Langtrieben innerhalb der floralen Region, die an Gnetales erinnern. Prolifikationen wie bei *Spiraea* und *Geum* fand Georgescu 1927, S.69 in verschiedenen Gruppen (*Digitalis*) Stimulierung instabiler Achsen-Meristeme. Die terminalen undintermediären Meristeme von Sprossen und Blattstielen werden nicht durch die Blütenbildung, bzw. Blatt-Bildung verbraucht wie üblich bei den gegenwärtigen Angiospermen, sondern kleine mehr oder weniger zentrale Teile davon verbleiben noch aktiv. Sie wiederholen das selbe Organ nocheinmal wie vorher, sind aber in höherem Grade kondensiert. Solche Meristeme verschiedener Fraktionen (wie ursprünglicher und abgeleiteter) können bei Angiospermen fusieren und produzieren neue Organe (Hagemann, 1973 a,b, 1984 a,b). Das ist in der phylogenie offensichtlich, bei *Spiraea* so gut wie bei *Kibara* (Text-figs 5, 6). Die anomalen unverbundenen schlauchförmigen (diskus-artigen ?) Antheren von *Kibara* und *Macrotorus* (Text-fig.8) sind fast schlauchförmig und scheinen die unübliche Achsen-Morphologie der Monimiaceen zu wiederholen. Der Anteil an Achsen-Morphologie mag in diesen Stamina besonders vollständig sein. Sie brauchen nicht abgeleitet zu sein. Halles Hinweis auf Compositae setzt weitere Kondensationen voraus: Differenzierungen, Fraktionierungen und neue Kombinationen in der Phylogenie.

Man sollte in Rechnung stellen, daß die meisten Blüten-Regionen bei Angiospermen die primitivsten Konstruktionen der Phylogenie anzeigen, lediglich allgemein durch die Ontogenese reduziert. Je mehr die Vermehrung in der vegetativen Phase vorbereitet wird, desto mehr greift terminal eine Reduktion Platz. Die floralen Organe werden altertümlichen Strukturen immer ähnlicher, aber auch der Kotyledonen-Region (Rüffle, 1969, 1980).

Somit können Thomas' (1932, 1938) und Eckardts (1964) Voraussetzungen durch die Ontogenese bestätigt werden, daß Goethes (1790) klassische vergleichende Morphologie in eine neue integriert werden muß. Durch ontogenetische, phylogenetische und paläobotanische Sicht werden Meeuses und Melvilles Beiträge offensichtlich vollständig.

Bezüglich Verschiebung von primären und sekundären Meristemen in Achsen und Blattstielen gibt es einige Beziehungen zwischen pedaten und gefiederten altertümlichen Blättern und verlängerten Infloreszenzen bei *Helleborus*, *Myosurus*, Araceae, Piperales und Saururales. Einige von ihnen unterscheiden einen basalen weiblichen und einen terminalen männlichen Teil, wie z.B. auch einige Hybriden von *Clematis* (Ranunculaceae). Vielleicht manifestieren die fossilen Fagaceae und Platanaceae (*Dewalquea*, *Credneria*, *Platanus*) eine ähnliche Morphologie. Eine Morphologie wie von *Spiraea* und *Kibara* erwähnt ist manchmal bei der unisexuellen *Clematis heracleifolia* DC. aus China und Japan zu finden, aber auch bei bestimmten Abweichungen bei der bisexuellen *Anemone japonica* S. & Z.

In der älteren Literatur werden die Monimiaceae als süd-hemisphärisch betrachtet. Raven & Axelrod (1974 : S. 563) halten sie für eine altertümliche tropische Gruppe mit verschiedenen Fossilien, besonders *Atherospermoxylon* Kräusel und *Hedycaryoxylon* Mädler und einigen Blättern der Kreide. *Protohedycarya* Rüffle (Taf. 2, 3 in der vorliegenden Arbeit) soll eine nördliche Ausstrahlung sein. Krutzschs (1989) Palaeochorologie verschiedener Familien, begründet auf Pollen von der Kreide bis zur Gegenwart (*Clavatipollenites*-Chloranthaceae und *Austrobaileya*), stützt aber das Konzept einer Evolution mit Zentrum in der Nord-Tethys. Bezüglich Lauraceae nehmen Raven and Axelrod ein ähnliches Zentrum an. Jedoch sind deren Fossilien in Europa selten, sofern sie nicht falsch bestimmt sind. Dennoch sind neue Funde einer Blüte aus der Mittelkreide von Japan wohl geeignet *Protomonimia kasai nakajhongii* Nishida (1985) and Nishida and Nishida 1988), Krutzschs Hypothese zu bestätigen. Bezüglich der Verbreitung der Lauraceae kann das neue japanische genus, aber auch *Protohedycarya* und *Hedycaryoxylon*, einen alten phylogenetischen Zusammenhang zwischen Monimiaceae und Lauraceae in Laurasia belegen. Es ist bemerkenswert, daß die Epidermen des deutschen *Mollinediophyllum crataegoides* Rüffle & Knappe (1988) (Taf.3, figs 2, 3; Text-fig.9) und *Laurophyllum nevolinae* Ablaev (1968) von der Küste des japanischen Meeves (Text figs 10-12) in Größe und Figur der Stomata und in den Papillen der oberen Epidermis fast identisch sind. Normalerweise ist der Rand von Lauraceen-Blättern ganz, so daß das gezähnte *Mollinediophyllum* zu den Monimiaceen gezogen werden muß, wo ohnehin viele

Stomata an Lauraceae erinnern. Sollte ein Autor *Laurophyllum nevolinae* mit glattem Rand eher zu einem Genus der Monimiaceae wie *Hedycarya* bringen, dann sollte man *Sassafras polevoji* (Krysht.) Jarm. von Sachalin (Taf. 2, figs 6, 7) beachten. Die Epidermis dieses dreilappigen Blattes steht auch den erwähnten obigen Beispielen nahe. In den fossilen und heutigen Blattparenchymen beider Familien sind Ölzellen verbreitet (Taf. 2, fig. 4; Taf.3, fig. 5). Knappe and Rüffle (1975) vergleichen die heutige Epidermis der monotypischen *Hortonia* von Srilanka (Taf. 2, fig. 4) mit *Degeneria* und *Gomortega* (Taf. 3, figs 6, 7), und weiteren Monimiaceae. Baas & Gregory (1985) haben eine Übersicht teilweise monotypischer Gruppen mit Ölzellen wie oben erwähnt (Taf.2, fig. 4; Taf.3, fig.5) oder bei *Protohedycarya pseudoquercifolia* Kräusel (1922) publiziert.

LAURACEAE

Aufgrund der fossilen Verbreitung können die Lauraceae als eine Familie interpretiert werden, die von den Monimiaceen der Nordküste der Tethys an der Kreide-Tertiär-Grenze ausstrahlt. Die mögliche fossile Verbreitung beider Familien in Laurasia könnte die Seltenheit fossiler Lauraceae und *Hortonia* auf dem indischen Subkontinent (Lakhanpal & Guleria, 1978) erklären. Die fossile (Cenoman) Verbreitung von *Sassafras polevoji* (Krysht.) Jarm. Ostasien bis nach Kasachstan ist zusammen gefaßt bei russischen Autoren (Palibin, 1937; Baikovskaja, 1956; Vakhrameev, 1952; Kornilova, 1966; Krassilov, 1973, 1979). Vielleicht sollten *Lindera venusta* Lesquereux (1892, Taf. 16 figs 1, 2) aus dem Cenoman von Dakota in USA und *L. jarmolenkoi* Imkhanickaja in diesem Zusammenhang genannt werden (Takhtajan, 1974, Taf. 15). *Lindera jarmoljukii* Lebedev (1974, S. 97) vom Apt-Alb Sibiriens sollte auch erwähnt werden, wie auch einige Blätter wie *Sassafras potomacensis* Berry aus der Potomac Flora (Apt-Alb von Nordamerika), die Doyle & Hickey (1976 : S. 168) und Hickey & Doyle (1977, S.44) abgebildet haben. Von älteren Autoren werden die erwähnten Arten als *Aralia* oder *Araliophyllum* deklariert. Upchurch (1984a, b) hat auf die Epidermen der Potomac Blätter verwiesen. Die meisten ihrer Strukturen blieben aber kaum deutbar. Aus der Sicht von Baranova (1984, fig. 3) hat Upchurch (1984a, fig. 30) auf die gefäßlose *Sarcandra* (Chloranthaceae) hingewiesen. Die Epidermen der Chloranthaceae sind ebenfalls denen der Lauraceae nahe.

SCHRIFTENVERZEICHNIS

- Ablaev, A.G. 1968. Some leaf impressions of Lauraceae in the Upper Cretaceous of the Eastern sea coast (in Russian). *Paleont. Zh.* **4**: 71-77.
- Baas, P. & Gregory, M. 1985. A survey of oil cells in the dicotyledons with comments on their replacement by and joint occurrence with mucilage cells. *Israel J. Bot.* **34**: 176-186.
- Baikovskaya, T.N. 1956. Upper Cretaceous floras of the Northern Asia (In Russian). *Trudy botan. Inst. Akad. Nauk SSSR (8) Paleobot.* **2**: 49-181.
- Baranova, M. 1983. On the laterocytic stomatotype in angiosperms. *Brittonia* **35** (1) : 93-102.
- Cornet, B. 1986. The leaf venation and reproductive structures of a late Triassic angiosperm, *Sanmiguelia lewisii* Brown. *Evolut. Theory.* **7** (5) : 231-310.
- Crane, P.R., Friis, E.M. & Pedersen, K.R. 1986. Lower Cretaceous angiosperm flowers: Fossil evidence on early radiation of dicotyledons. *Science* **232** : 852-854.
- Doyle, J.A. & Hickey, L.J. 1976. Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early Angiosperm evolution. In : Beck, C.B. (Ed.). *Origin and Early Evolution of Angiosperms* : 139-206, New York.
- Eckardt, Th. 1964. Das Homologieproblem und Fälle umstrittener Homologien. *Phytomorphology* **14**: 79-92.
- Endress, P.K. 1972. Zur vergleichenden Entwicklungs-Morphologie, Embryologie und Systematik bei Laurales. *Bot. Jb.* **92** : 331-428.
- Endress, P.K. 1980a. Floral structure and relationships of *Hortonia* (Monimiaceae). *Plant Syst. Evol.* **133** : 199-221.
- Endress, P.K. 1980b. Ontogeny, function and evolution of extreme floral construction in Monimiaceae. *Plant. Syst. Evol.* **134** : 79-120.
- Endress, P.K. 1986. Reproductive structures and phylogenetic significance of extant primitive angiosperms. *Plant Syst. Evol.* **152**: 1-28.
- Endress, P.K. 1987a. The Chloranthaceae : Reproductive structures and phylogenetic position. *Bot. Jb.* **109** (2) : 153-226.
- Endress, P.K. 1987b. The early evolution of the angiosperm flower. *Trends Ecol. Evol.* **2** (10) : 300-304.
- Friis, E.M. Crane, P.R. & Pedersen, K.R. 1986. Floral evidence for Cretaceous chloranthoid angiosperms. *Nature* **320** (6058) : 163-164.
- Georgescu, C.C. 1927. Beiträge zur Kenntnis der Verbänderungen. *Bot. Abh.* **11** : 120.
- Goethe, J.W.V. 1790. Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären, Gotha : 80 p. In: Troll, W. (Ed.) - Jena 1930.
- Hagemann, W. 1973a. Typologie und Phylogenie. *Aufs. Reden enckenb. naturf. Ges.* **24**: 47-62.
- Hagemann, W. 1973b. The organization of shoot development. *Rev. Biol. Lisb. Lourenco Marg.* **9** : 43-67.
- Hagemann, W. 1984a. Die Baupläne der Pflanzen. Eine vergleichende Darstellung ihrer Konstruktion, Heidelberg, 464 pp.
- Hagemann, W. 1984 b. Morphological aspects of leaf development in ferns and angiosperms. In : White, R.A. & Dickison, L.C. (eds-) *Contemporary Problems in Plant Anatomy*, Orlando : 301-349.
- Halle, Th. G. 1933. The structure of certain fossil spore bearing organs believed to belong to Pteridosperms. *K. svenska Vetensk Akad. Hand.* **12** (3) : 1-103.
- Heidenhain, M. 1934. Die Spaltungsgesetze der Blätter. Jena.
- Helm, J. 1952. Zur Ontogenese der Kapuze bei Kapuzen-Gersten und der inflaten Spelzen beim Weizen. *Flora*, Jena **139** (N.F. 38): 96 - 147.
- Hickey, L.J. & Doyle, J.A. 1977. Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. *Bot. Rev.* **43** (1) : 1-104.
- Jérémie, J. 1980. Notes sur la genre *Ascarina* (Chloranthaceae) en

- Novelle-Caledonie et a Madagascar. *Adansonia*, (ser. 2), **20** (3): 273-285.
- Kahler, M.L. & Maul, G. 1991. Alle Gestalten sind ähnlich. Goethes Metamorphose der Pflanzen. Weimar, Fulda, 104 pp.
- Knappe, H. & Rüffle, L. 1975. Neue Monimiaceen-Blätter im Santon des Subhercyn und ihre phytogeographischen Beziehungen zur Flora des ehemaligen Gondwana-Kontinentes. *Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin* **24** (4) : 439-449.
- Kornilova, V.S. 1966. A survey of plant history and vegetation of Kazakhstan (in Russian). *Rastit. Kazakh* **1** : 36-137.
- Krassilov, V. 1973. Cuticular structure of Cretaceous angiosperms from the Far East of the USSR. *Palaeontographica* **B142** : 105-116.
- Krassilov, V. 1979. Cretaceous flora of Sakhalin (in Russian). *Akad. Sci, USSR. Far Eastern Centre. Inst. Biol. Pedol. Project N 58. Internat. geol. Conf. Correlation Progr. Moscow*, 128 pp.
- Krassilov, V. & Pacltová, B. 1989. *Asterocelastrus cretacea* (Rosaceae), a Mid Cretaceous angiosperm from Bohemia. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **60** : 1-6.
- Krechetowich, L.M. 1952. Questions of evolution in plant kingdom (in Russian), Moscow, 350 pp.
- Krutzsch, W. 1989. Paleogeography (palaeochorology) in the Neophyticum. *Plant Syst. Evol.* **162** : 5-61.
- Krutzsch, W. & Mibus, I. 1973. Sporenplaeontologischer Nachweis von kontinentalem Maastricht in Walbeck (Bez. Magdeburg). *Abh. Zentr. geol. Inst. Berlin* **18** : 99-108.
- Lakhanpal, R.N. & Guleria, J.S. 1978. A lauraceous leaf-impression from the Siwalik beds near Tanakpur, U.P. *Géophytology* **8** (1) : 19-21.
- Lakhanpal, R.N. & Guleria, J.S. 1982. Plant remains from the Miocene of Kachchh, western India. *Palaeobotanist* **30** (3) : 279-296.
- Lebedev, E.L. 1974. Albian flora and stratigraphy of Lower Cretaceous of the Western Okhotsk border (in Russian). *Trans. geol. Inst. USSR. Moscow* **254**, 115
- Lesquereux, L. 1892. The flora of the Dakota group. *U.S. geol. Surv. Monogr. Washington* **17** : 19-256.
- Lorence, D.H. 1981. New Monimiaceae from the Malagasy region (SW Indian Ocean). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* **3**(4) : 293-311 (sect. *Adansonia* 3).
- Meeuse, A.D.J. 1974. Taxonomic affinities between Piperales and Polycarpicae and their implications in interpretative floral morphology. In: Murty, Y.S. (Ed.)- *Advances in Plant Morphology* (V. Puri Commem. Vol.), Sarita Prakashan, Meerut : 3-27.
- Meeuse, A.D.J. 1975 a. Floral evolution and the emended Anthocorme theory. In: Vargese, T.M. & Grover, R.K. (eds)- *Internat. Bio-Sci. Monogr. Hissar-Madras* **1**, 188 pp.
- Meeuse, A.D.J. 1975 b. Floral evolution as the key to angiosperm descent. *Acta bot. indica* **3** (1) : 1-18.
- Meeuse, A.D.J. 1987 A. comparative floral morphology of the Rosaceae and of the Rosidae in general. *Phytomorphology* **37** (1) : 103-112.
- Meeuse, A.D.J. 1987 b. *All about Angiosperms*. Eburon Delft, 212 pp.
- Meeuse, A.D.J. 1990. *Flowers and Fossils*. Eburon Delft, 95 pp.
- Melville, R. 1960. A new theory of the angiosperm flower. *Nature* **188** (4744) : 15-18.
- Nishida, H. 1985. A structurally preserved magnolialean fructification from the Mid-Cretaceous of Japan. *Nature* **318** (6041) : 58-59.
- Nishida, H. & Nishida, M. 1988. *Protomonimia kasai nakajhongii* gen. & sp. nov., a permineralized Magnolialean fructification from the Mid-Cretaceous of Japan. *Bot. Mag. Tokyo* **101** : 397-426.
- Palibin, I.V. 1937. Cretaceous flora of Daralgez (in Russian). *Trudy bot. Inst. Akad. Nauk.* (ser. 1) **4** : 171-197.
- Perkins, J. 1925. *Übersicht über die Gattungen der Monimiaceen*. Leipzig, 55 pp.
- Pant, D.D. 1977. The plant of *Glossopteris*. *J. Indian bot. Soc.* **56** (1) : 1-23.
- Raven, P.H. & Axelrod, D.I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Mo. bot. Gdn.* **61** (3) : 539-673.
- Rüffle, L. 1965. Monimiaceen-Blätter im älteren Senon von Mitteleuropa. *Geologie* **14** (1) : 78-105.
- Rüffle, L. 1969. Die Telomtheorie bei der Deutung von Angiospermen-Organen und ihrer Herkunft. *Wiss. Z. pädag. Hochsch. Potsdam* **13** (1) : 253-272.
- Rüffle, L. 1978. Evolutionary and ecological trends in Cretaceous floras particularly in some Fagaceae. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg.* **30** : 77-83.
- Rüffle, L. 1980 a. Merkmals-Enkapsis und Homologie-Kriterien bei älteren Angiospermen und ihrer Herkunft. *Schr. Reihe geol. Wiss.* **16** : 417-439.
- Rüffle, L. 1980 b. Konsequenzen der Gonophylltheorie im Hinblick auf Kreide-Angiospermen. *Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berl.* **29** (3) : 375-382.
- Rüffle, L. 1985. Herkunft und Homologien ursprünglicher Angiospermen besonders der Monimiaceae. *Gleditschia* **13** (1) : 95-100.
- Rüffle, L. 1986. Characters and homologies of ancient Angiosperms as related to their origin. *Palaeobotanist* **35** (3) : 263-266.
- Rüffle, L. & Knappe, H. 1988. Ökologische und paläogeographische Bedeutung der Oberkreideflora von Quedlinburg, besonders einiger Lorantheaceae und Monimiaceae. *Hallesches Jb. Geowiss. Gotha* **13** : 49-65.
- Sahni, B. 1923 a. On the structure of the cuticle in *Glossopteris angustifolia* Brogn. *Rec. geol. Surv. India* **54** (3) : 277-280.
- Sahni, B. 1923 b. Modern Psilotaceae and archaic terrestrial plants. *Nature* **111** : 84-85.
- Sahni, B. 1923 c. On the theoretical significance of certain so-called abnormalities in the sporangiophores of Psilotaceae. *J. Indian bot. Soc.* **3** (7) : 185-191.
- Sahni, B. 1925 a. On *Tmesipteris vieillardii* Dangeard, an erect terrestrial species from New Caledonia. *Phil. trans. Roy. Soc. London* (B) **213** : 143-170.
- Sahni, B. 1925 b. A petrified *Williamsonia* (*W. seawardiana* sp. nov.) from the Rajmahal Hills, India. *Mem. geol. Surv. India, Paleont. indica N.S.* **20** (3) : 19.
- Schuster, J. 1930. Goethes Botanik als Gestaltlehre. *Forsch. Fortschr.* **6** : 20-22.
- Surange, K.R. & Chandra, S. 1976. Morphology and affinities of *Glossopteris*. *Palaeobotanist* **25** : 509-520.
- Takhtajan, A. 1974. Magnoliophyta fossilia URSS, Leningrad **1**: 188 p., 125 pl.
- Thomas, H.H. 1932. Pteridosperm evolution and the angiospermae. Palaeobotany and floral morphology. In: Jongmans, W.J. (Ed.)- *C. R. Congr. avanc. études stratigr. Carbonif. 1935, Maestricht* **3** : 1312-1333.
- Thomas, H.H. 1952. A *Glossopteris* with whorled leaves. *Palaeobotanist* **1** : 435-438.
- Upchurch, G.R. 1984 a. Cuticular anatomy of angiosperm leaves from the Lower Cretaceous Potomac group I. Zone I, leaves. *Amer. J. Bot.* **71** (2) : 192-202.
- Upchurch, G.R. 1984 b. Cuticle evolution in Early Cretaceous angiosperms from the Potomac group of Virginia and Maryland. *Ann. Missouri. bot. Gdn.* **71** : 522-550.
- Vakhrameev, V.A. 1952. Stratigraphy of Cretaceous deposits of West Kazakhstan - (in Russian). *Reg. Stratigr. SSSR* **1**, 340 pp.