

Der Centrospermenast der Dikotylen

Von ERNST BITZEK, Königsberg (Pr.)

Mit 16 Figuren

Morphologischer Teil

Der Ausgangspunkt der Entwicklung der Centrospermen

Über diese Frage bestehen zwei unter sich abweichende Ansichten. Die eine, besonders von WETTSTEIN (1) vertreten, möchte die *Centrospermae* von den *Amentales* ableiten. WETTSTEIN erblickt in den Windblütern Bindeformen einer Abstammung von primitiven Typen, die ebenfalls Windbestäubung aufwiesen.

Die zweite, entgegengesetzte Meinung wird u. a. von MALLIGSON (2), MEZ (3) und ZIEGENSPECK (4) vertreten. Diese leugnen nicht die zwischen den *Amentales* und den *Centrospermae* bestehenden Zusammenhänge, aber die Deutung dieser Verknüpfung ist gerade umgekehrt. Die *Amentales* lassen bei genauer Hinsicht gut die Kennzeichen der sekundären Windblüter erkennen. Besonders ZIEGENSPECK hat in seinen Arbeiten in Mez, Archiv XVI (1926), S. 218—268 und ebenda XVII (1927), S. 212—312 über diese Fragen so eingehend gehandelt, daß es überflüssig erscheint, hier darauf zurückzukommen. Wir wollen uns daher begnügen, kurz einige Gedankengänge zu rekapitulieren.

Die primitiven Windblüter zeichnen sich durch große Reichhaltigkeit der Einzelblüte aus. Das haben sie mit den ursprünglichen Insektenblütern gemein. Die weitere Entwicklung ist dadurch gekennzeichnet, daß die Einzelblüte an Gliedern verarmt und durch Zusammentreten zu Blütenständen die zur Windbestäubung nötige große Pollenblütenzahl erreicht wird. Daneben kann es zu einer Vermehrung der männlichen Blütenteile in der Einzelblüte kommen, während die weiblichen Anteile in den Pollenblüten zurücktreten. Die weiblichen Blüten werden weniger zahlreich erzeugt und durch Verkümmern und Verlust der Antheren in ihnen findet eine Trennung der Geschlechter statt. Durch ein nachträgliches Zusammentreten zu zweigeschlechtigen Blütenständen kann aber wieder eine sekundäre Insektenblütigkeit entstehen.

Diesen primären Windblütern, die sich also in ihrer Entwicklung von Pflanzenfamilien ableiten, welche reiche Gliederung

der Einzelblüte zeigen, stehen die sekundären Windblüter gegenüber. Während die primären Windblüter, wie etwa die Coniferen, die Cycadeen, *Ginkgo* u. ä. von Pflanzen abstammen, die sich noch nicht auf eine besondere Bestäubungsart festgelegt haben, ist das bei den sekundären der Fall. Die Blüte ihrer Stammformen hatte bereits eine Verarmung der Teile durchgemacht und dies war eine Folge der primären Insektenblütigkeit. Es ist hier nun in seltenen Fällen möglich, die Einzelteile männlichen Geschlechts durch *Dédoublement* zu vermehren. In der Hauptsache wird von Anfang an der Weg beschritten, die Blüten zu Blütenständen anzuhäufen. Dadurch wird die Möglichkeit gegeben sein, die Einzelblüte mit ihrer geringen Anzahl der Teile beizubehalten, ja sogar durch *Eingeschlechtigtwerden* und *Verkümmern* der Hüllen noch mehr zu reduzieren. Wir werden hier in den Entwicklungsreihen von Anfang an die Verhältnisse antreffen, die sich bei den primären Windblütern erst später einstellen. Dagegen wird sich hier wie dort die *Cyathienbildung* (diese Bezeichnung wird in etwas übertragener Bedeutung angewendet) vorfinden, die dann zu sekundären „Insektenblütlern“ führt.

Im allgemeinen wird man kaum fehlgehen, die Windblüter mit sehr verwickelten Blütenständen und Partialblütenständen für die sekundären zu halten und dieses gerade ist bei den *Amentales* hervorragend der Fall.

Der Ausgangspunkt der Centrospermen wird demnach bei den Gruppen mit reichen Einzelteilen zu suchen sein, so daß wir die *Phytolaccaceen* an den Anfang zu stellen geneigt sind. Viele Familien, die noch heute den Stempel einer phylogenetischen Ursprünglichkeit tragen, zeichnen sich durch eine ungemaine Mannigfaltigkeit der Blüten ihrer Vertreter aus. Auch dieses ist selten so gut zu beobachten, wie bei den *Phytolaccaceae*. Da schon in der Abhandlung „Kritisches und Strittiges“ (Mez, Archiv XVI, S. 218 ff.) die Gründe für unsere Auffassung zusammengestellt sind, wollen wir diese Dinge, um Wiederholungen zu vermeiden, nicht allzu eingehend erörtern.

Wenn irgendwo ein Anschluß des Centrospermenastes nach unten zu suchen ist, so kann das nur bei den *Ranales* sein.

Wir möchten nicht die Ansicht vertreten, der man so häufig begegnet, daß die Holzgewächse, die Bäume, den Ursprung bedeuten. Man muß nur einmal physiologisch denken und die Kompliziertheit der Leistungen eines derartigen Organismus im Auge haben. Wenn auch Vergleiche hinken, so möge der Gegen-

satz zweier Entwicklungen auf diesem Wege beleuchtet werden: In einer Großstadt sehen wir das Heranschaffen, Speichern und Zubereiten der Lebensmittel sich auf komplizierten Wegen vollziehen. Es wird niemand auf den Gedanken kommen, eine Großstadt als den Ursprung einer staatlichen Entwicklung anzusehen. — Anders bei den einfachen Verhältnissen einer Landsiedelung, wo der Weg vom Produzenten bis zum Konsumenten ein gerader und unverwickelter ist.

Wenn man nun daher Gedankengänge liest wie die von MELCHIOR (5): Die primitiven Violaceen seien Bäume, so fragt man sich: Sollte sich wirklich ein so komplizierter Organismus zurückentwickelt haben? Gewiß, es mag das zuweilen vorkommen. Doch selten, denn ein Stehenbleiben auf der Jugendform ist eine Hemmungsbildung. Sollte nun der Fortschritt mit einer Hemmung beginnen? Wir möchten dagegen mehr der Ansicht zuneigen, daß der Ausgang der Entwicklung nur dann zur Entfaltung einer großen Fülle von Formen führt, wenn er mit einem Fortschritt beginnt. Das Unspezialisierte, das Kleine, steht fast immer am Anfang der Dinge und erst spät am Ende kommen die großen Typen, die Spezialisten.

Wohl mag das Betrachten der lebenden Formen eines Stammbaumes zu anderen Schlüssen verleiten, doch dürfen wir nie vergessen, daß in den älteren Stadien der Entwicklung das Ursprüngliche oft verbraucht ist. Nur die Gipfel ragen noch aus dem Meere hervor, in dem das weite Gebiet alter, ausgestorbener Lebensformen versunken ist.

Auch die Paläontologie kann hier bei kritischer Prüfung nicht zu dem Schlusse führen, daß gerade die großen, mächtigen Bäume Ausgang der Entwicklung gewesen seien. Nur reliktiertig erscheinen die Riesenformen als Endpunkt der Entfaltung einer Pflanzengruppe.

Wie sehr gewisse Lebenstypen und hoch spezialisierte Gestalten eine Vormachtstellung in den Assoziationen der Pflanzengeographie einnehmen, zeigt sich dem Betrachter extremer Standorte. Wenn unsere heutigen Pflanzenverbände der Versteinerung anheimfallen würden, so müßten der Zahl nach nur wenige Stücke erhalten bleiben. Daß diese von den an sich sehr zahlreichen Arten abstammen würden ist klar; aber ein Beobachter späterer Zeiten würde aus diesen spezialisierten Typen kaum eine Entwicklung ableiten können.

Solche eng begrenzte Bedingungen erfordernde Lebewesen werden wir heute in allen Kreisen antreffen. Nur selten wird uns ein günstiger Zufall eine wirkliche Stammform zurückgelassen haben; diese werden wir unter möglichst unspezialisierten Typen vorfinden, die uns die Bindeformen zwischen dem primitiven und dem fortentwickelten Organismus darstellen. Ohne näher auf die Frage einzugehen, seien kurz die unserer Meinung nach charakteristischen ursprünglichen Eigenschaften zusammengefaßt:

Sehr reichhaltige, unverwachsene Blütenteile, unscharfe Trennung von Kelch und Krone, große Insektenblüten mit vorwiegender Zwitterigkeit, viele Staubgefäße, viele getrennte Einzelkarpelle, noch nicht verarmte, oberständige Fruchtknoten, Unbeständigkeit der Zahlenverhältnisse, große Mannigfaltigkeit der Lebens- und Blütenformen, sofern ein Aussterben noch nicht begonnen hat, die Ovula nach dem Normaltyp gebaut und anatrop.

Von den Formenkreisen der *Ranales* kommen als Bindeformen unter anderen die *Berberidaceae* in Frage, eine Familie, an die wir einigermaßen die Centrospermen anschließen können. Wir finden unter ihnen noch keine Gleichmäßigkeit der Pflanzenformen. Die Blüten sind zwittrig und zyklisch gebaut, mit einer äußeren und einer inneren Blütenhülle. Die letztere trägt öfter Nectarien. Die beiden Hüllen, ebenso wie die Staubgefäße (4, 6 und mehr), stehen in 2—3zähligen Wirteln. Hervorzuheben wäre hier die Obdiplostemonie, die bei den Centrospermen herrschend wird. Die oberständigen Fruchtknoten sind einblättrig und einfächerig, in Ein- oder Vielzahl vorhanden und enthalten eine bis viele grundständige oder an der Bauchnaht stehende Samenanlagen. Der Samen enthält Endosperm.

Die bei *Berberis* zunächst anatropen Samenanlagen entwickeln sich atrop weiter. Bei der Samenreife ist also die Anatropie aufgehoben. Man kann sich leicht vorstellen, daß dieses Aufrichten einer anatropen Anlage bereits vor der Befruchtung einsetzt. Es würden damit die Erscheinungen der Samenreife an dem Bau der Samenanlage vorausgenommen. Die Centrospermen mit gekrümmter oder gerader Anlage würden dann eine proleptische Entwicklung darstellen.

Da die anatropen Anlagen zunächst als aufrechte Auswüchse der Placenta erscheinen, sich dann an der Spitze umkrümmen und zuletzt nach unten wachsen, so würde andererseits ein Stehenbleiben der Ausgestaltung bei fortschreitender Innenentwicklung ebenfalls zur Kampylotropie und Atropie führen. Beide Vorgänge

stellen keine Gegensätze dar, sondern verstärken sich gegenseitig, da die proleptische Entwicklung dieselbe Gestalt des Ovulums erzeugt wie das Stehenbleiben auf der ontogenetischen Jugendform.

Es kann ein Wiederholen aller Einzelheiten der Beschreibung nicht die Aufgabe einer die Zusammenhänge betonenden Ableitung sein, das ist in gründlicher Weise in den Handbüchern der Phyto-graphie enthalten.

Wir sehen also neben vielen die Eigenart der Familie der *Berberidaceae* ausmachenden Eigenschaften auch einige, die an die Centrospermen anklingen. Da eben die Bindefamilien eine Entwicklung für sich bedeuten, so können wir nach den morphologischen Eigenschaften ein Hervorgehen der Centrospermen aus gleichem Grunde mit den Berberideen annehmen. Sagen wir also, die *Urberberideen* sind der Ausgangspunkt der ganzen Kette von Familien.

Die Familien des Centrospermenastes

Die Überleitung zu den Centrospermen kann ohne übermäßigen Zwang geschehen durch die

Phytolaccaceae.

Die sind so recht als Ausgangspunkt der Reihe geeignet. Wir wollen an Hand der Eigenschaften die Beziehungen zu den *Ranales* und zu den höheren Centrospermen betrachten. In ihr finden sich Kräuter, Sträucher und Bäume. Neben annuellen Kräutern und Windepflanzen treten auch ansehnliche Bäume auf. Für viele Vertreter sind die Raphiden ein anatomisches Merkmal, das in den anschließenden Familien zur Herrschaft kommt, doch ist diese Ablagerung nicht bei allen vorhanden.

Wenn man die durch alle Übergänge verbundenen und doch im Extrem so unterschiedlichen Baupläne der Blüten ansieht, so kommt der Gedanke, als ob die Entwicklung hier auf der Suche nach einem geeigneten Typus das Füllhorn ihrer Mannigfaltigkeit ausgegossen hätte. Mit trockenen Worten drückt das treffend Pax aus (6):

„Über die Zusammengehörigkeit der in einem näheren Verwandtschaftsverhältnis zueinander stehenden Familien der *Amarantaceae*, *Chenopodiaceae*, *Phytolaccaceae*, *Portulacaceae*, *Nyctaginaceae*, *Aizoaceae* und *Caryophyllaceae*, welche man neuerdings gewöhnlich als *Caryophyllinae* oder *Centrospermae* zu einer Reihe zusammenfaßt, können berechtigte Zweifel nicht aufkommen. Als

Ausgangspunkt dieser Betrachtungen können die *Phytolaccaceae* dienen. Bei ihnen finden sich Blüten mit drei Kreisen, von denen der eine auf die Blütenhülle, der zweite auf das Androeceum, der dritte auf das Gynoeceum entfällt; die Staubblätter stehen vor den Blättern der Blütenhülle. Gleichzeitig begegnet in derselben Familie ein zweiter Typus mit zwei Staminalkreisen und zwei Kreisen für das Gynoeceum, welche alle untereinander und mit der Blütenhülle in Alternanz sich befinden.“

„Von dem ersten Typus sind die Blüten der *Amarantaceae* und *Chenopodiaceae* ohne weiteres abzuleiten; ihr Diagramm ist mit jenem identisch. Von dem zweiten Typus gehen 3 Strahlen aus. Der eine ergibt sich durch Abort der beiden innersten Kreise; es bleiben auf diese Weise drei, miteinander alternierende Phyllomkreise übrig. Von diesen bildet der erste die Blütenhülle, der zweite das Androeceum, der dritte das Gynoeceum, d. h. die einzelnen Phyllomkreise erfahren in dieser Modifikation eine andere Metamorphose als beim Grundtypus. Dies gilt für die Blüten der *Nyctaginaceae* und mit einer anderweitigen Modifikation auch für die der *Aizoaceae*, bei denen nämlich der mittlere Phyllomkreis nicht einfach bleibt, wie bei den *Nyctaginaceae*, sondern sich serial spaltet; die äußeren Segmente werden zu Blütenblättern, die inneren zu Staubblättern.“

„Ein zweiter Strahl umfaßt die *Portulacaceae*. Ihr Diagramm leitet sich in folgender Art vom Grundtypus ab: Der innerste Kreis im Gynoeceum schwindet, dafür nähern sich zwei Hochblätter der Blütenhülle und bilden den zweiblättrigen Kelch der *Portulacaceae*. Von den beiden, in einzelnen Fällen wirklich ausgegliederten Staminalkreisen abortiert häufig der äußere, daher in den meisten Fällen epitepale Staubblätter.“

„Der dritte Strahl enthält die *Caryophyllaceae*. Diese besitzen typisch 5 Phyllomkreise, doch erfahren sie eine andere Metamorphose als bei den *Phytolaccaceae*. Der äußerste wird zum Kelch, der zweite zur Krone, hierauf folgen zwei Staminalkreise und endlich das Gynoeceum mit einem Kreise.“

Auch in der eingehenden Behandlung der Blütendiagramme bei den *Phytolaccaceae* durch WALTHER (7) kann man selten deutlich den schöpferischen Hauch der Natur verspüren.

„Von außerordentlichem Interesse sind in der Familie der *Phytolaccaceae* die diagrammatischen Verhältnisse, weil bei ihr sowohl das Perianth als namentlich das Androeceum und Gy-

noeceum außerordentlichen Schwankungen unterworfen ist, die sich aber alle auf das Normaldiagramm zurückführen lassen.“

Wir beobachten hier im allgemeinen schon eine Reduktion des Perianths.

„Das Perianth ist in den allermeisten Fällen ein einfaches, nur bei *Stegnosperma* sind corollinische Blütenblätter ausgebildet, deren Entstehung weiter unten näher zu behandeln sein wird. Uebereinstimmend ist das Perianth bei den Gattungen *Phytolacca*, *Ercilla*, *Barbeuia*, *Achatocarpus*, *Seguieria* und der Mehrzahl der *Microtea*-Arten in der Weise nach der Fünzfahl gebaut, daß zwei deckende und zwei gedeckte Blätter (quincunciale Stellung) vorliegen.“

Der Gedanke an das Übersprudeln der Entwicklung erhält neue Nahrung durch das Betrachten der Reduktion, die sich innerhalb dieser Familie von den normal fünfgliedrigen Wirteln zu vier- und dreigliedrigen vollzieht. Wir haben also hier Bedingungen, die sich in der Dreigliedrigkeit der *Ranales* ebenso wiederfinden wie in der Viergliedrigkeit höherer Centrospermen.

WALTHER (8) schreibt: „Zu der Fünzfähigkeit des Perianths habe ich bei diesen Gattungen nur selten Ausnahmen gefunden, so treten reduzierte Blüten, welche dauernd als Hemmungsbildungen verharren und aus den Vorblättern der untersten Blüten in den Inflorescenzen von *Phytolacca esculenta* entspringen, manchmal mit dreizähligem Perianth auf.“

Ja, in manchen Reihen, wie bei den Rivineen, kann die Vierzähligkeit herrschend werden, doch ist auch bei diesen noch, wie bei *Seguieria*, die ursprüngliche Gliederung vorhanden. Daß diese Reduktionen auf verschiedenen Wegen erreicht werden, ist gerade für die Grundfamilien kennzeichnend.

Bei allen Arten bleibt das Perianth bis zur Fruchtreife erhalten. Bei manchen Formen vergrößert es sich und umhüllt die Frucht, ja, es kann sogar zum Flugapparat ausgebildet werden. Der Blütenboden weist gewöhnlich eine geringe Wölbung auf, bei manchen Formen (*Phytolacca*, *Ercilla*) beobachtet man einen schwachen Discus.

Neue Einblicke gewährt die Betrachtung des Androeceums, da (9) „die Blüten ganz allgemein eine Fülle derjenigen Abweichungen vom Grundplan des Diagramms zeigen, die von den Morphologen als Abort und *Dédoublement* bezeichnet werden“.

„Zu meinen Betrachtungen will ich von den phylogenetisch älteren Formen, die sich noch durch reichere Gliederung des

Fruchtblattkreises, ja sogar teilweise durch Apocarpie auszeichnen, ausgehen, um von hier aus auch die Diagramme der jüngeren Formen zu erklären.“

„Insbesondere ist es die Gattung *Phytolacca*, innerhalb deren die Anzahl der Glieder des Androeceums eine außerordentlich schwankende ist, nämlich zwischen 6 und 33 Staubgefäßen, und zwar tritt diese Erscheinung sowohl bei den apocarpen als bei den syncarpen Formen auf.“

Hinsichtlich des *Dédoublements* möchten wir aber nicht immer sein Auftreten annehmen; es könnte doch der Fall möglich sein, daß das eine oder andere Beispiel auf noch ursprüngliche Vielzähligkeit zurückgeführt werden kann. Daneben finden sich zweifellos Fälle von *Dédoublement*, die uns analoge Verhältnisse mit später zu betrachtenden Familien erkennen lassen. Der Normaltyp, von dem sich letztere ableiten lassen, ist der mit 4 fünfgliedrigen Kreisen. Alle Übergänge zur Vermehrung der Staubblattzahl sind ebenso vorhanden wie die zur Verminderung der Kreise und ihrer Glieder. Es kann leider an dieser Stelle nicht auf alle Einzelheiten eingegangen werden.

Die Bildung von Blumenblättern durch *Dédoublement* findet sich angedeutet in der Gattung *Anisomeria* (10), bei *Stegnosperma* geht diese Entwicklung und Umbildung des äußeren Produktes weiter.

WALTHER (11) schreibt: „Nach der ganzen Anordnung der Teile ist es zweifellos, daß hier der äußere Staminalkreis serial *dédoubliert* ist und daß die äußeren Spaltungsprodukte zu Blumenblättern geworden sind, während die inneren ihren Staubblattcharakter beibehalten haben. Das Verhalten ist hier also analog dem Verhalten, welches für *Mesembrianthemum*, wo dann allerdings noch weitere Spaltungen eintreten, festgestellt und allgemein bekannt ist, oder es ist genau das wie in dem Ausnahmediagramm von *Anisomeria coriacea* Don, ohne daß daraus auf eine nähere Verwandtschaft beider Gattungen geschlossen werden könnte.“

Wir möchten diese Dinge im Hinblick auf die Obdiplostemonie betonen. Sie kann einerseits durch Abortieren eines Kreises entstehen, andererseits dadurch, daß Blumenblätter durch *Dédoublement* und Umwandlung von Stamina auftreten. Bei den Berberidaceen findet man die Obdiplostemonie ebenfalls, wobei noch die Frage offen gelassen werden muß, wie sie entstanden ist. Auch hierin möchten wir eine Ähnlichkeit beider Familien erblicken.

Die Gestalt der Antheren erinnert in der Ausbildung brillenartiger Pollensäcke an ähnliche Fälle bei den Chenopodiaceen.

Genau so wie das Androeceum bietet uns auch das Gynoeceum eine riesige Fülle der Erscheinungen (12): „Innerhalb der Familie sind alle Übergänge von vollkommener Apokarpie zu vollkommener Synkarpie vorhanden und außerdem kann Reduktion des Karpellkreises von zahlreichen Gliedern bis zur Einzahl beobachtet werden.“

„Das Gynoeceum ist bei allen Arten oberständig, nur *Agdestis* macht dadurch eine Ausnahme, daß bei ihr der Fruchtknoten halbunterständig ist. Synkarpie tritt auch auf bei den anomalen Gattungen *Microtea* und den diöcischen *Achatocarpus* und *Phaulothamnus*, aber diese unterscheiden sich von den echten Phytolaccaceen dadurch, daß bei ihnen die zwei vollkommen miteinander verwachsenen Fruchtblätter nur eine Fruchtknotenöhle bilden, in der sich auch nur eine Samenanlage befindet. Sie schließen sich also in bezug auf das Gynoeceum vollkommen an die Chenopodiaceen an und konnten nur durch das theoretische Postulat eines zweikreisigen Androeceums als anomale Gattungen an die Phytolaccaceen angeschlossen werden.“

Das Verarmen der Fruchtknoten an Samenanlagen sahen wir bereits bei den *Ranales*, speziell den Berberidaceen auftreten, was aber kein Zeichen von Ursprünglichkeit ist. Man findet eben immer Merkmale von Fortentwicklung beigemischt.

Die Griffel sind von der Zahl der Carpiden und meist frei. Die Placentation ist stets eine zentrale, das Ovulum' kampylotrop mit meist nach unten und außen gewandter Micropyle, nur bei *Stegnosperma* ist sie nach innen gewandt. Die Kampylotropie des Ovulums ist zwar herrschend, doch finden sich schon vollkommen gerade Ovula, bei denen nur noch der Embryosack gekrümmt ist; mitunter mündet der Funiculus in die Basis schräg ein. Die Integumente können gleich oder von verschiedener Größe sein. Es gibt deutlich Fälle, bei denen man die Ableitung von anatropen Eichen erkennen kann.

Neben echten entomophilen Pflanzen findet man zweifellos auch anemophile. Bei letzteren sieht man bereits die fiederigen Narben, die große Menge der Pollenkörner, die Diöcie, den baumartigen Wuchs und Zusammenstellung von reichen Blütenständen. Diese können schon ein stark kätzchenartiges Aussehen annehmen (*Monococcus*). In diesen Fällen ist das männliche Geschlecht durch Dédoublement vermehrt.

Ebenso wie der Bau der Blüte innerhalb der Familie ein sehr verschiedenartiger ist, bietet auch die Ausbildung der Frucht sehr mannigfache Erscheinungen.

Kennzeichnend für die Zugehörigkeit zu den Centrospermen ist der meist ring- bis hufeisenförmig gestaltete Embryo. Nur bei wenigen Vertretern ist er aufrecht hakenförmig gekrümmt. Das Perisperm führt Stärke.

Verwandtschaftliche Beziehungen

Häufig kann man Verwandtschaften an den Gattungen mit unsicherer Stellung feststellen. Solche bestehen in Annäherung an (Urticaceen), Amarantaceen, Chenopodiaceen, Menispermaceen und Aizoaceen.

Interessant ist die Ableitung aller Centrospermen von den Phytolaccaceen durch PAX, die in EICHLER (Blütendiagramme. S. 878) einen Vorläufer hat. WALTHER hat dies weitgehend ausgeführt (13):

„Von *Microtea* aus leitet PAX die *Chenopodiaceae* und *Amarantaceae* ab, wegen ihres mit jener Gattung identischen Diagramms. . . . *Microtea* stellt eine Übergangsform zwischen den Phytolaccaceen einerseits und den Chenopodiaceen andererseits dar; in den Diagrammen dieser Familien muß der äußere Staminalkreis als konstant abortiert angesehen werden. Als weitere Zwischenformen können *Achatocarpus* und *Phaulothamnus* angesehen werden. Der phylogenetischen Ableitung der Chenopodiaceen und Amarantaceen von den Phytolaccaceen stehen also keine Schwierigkeiten entgegen. Von dem EICHLERSchen fünfkreisigen *Phytolacca*-Typus leitet PAX die übrigen Centrospermenfamilien in drei Strahlen ab, deren erster die Nyctaginaceae und Aizoaceae umfaßt. Er erklärt die Entstehung der Diagramme dieser Familien durch Abort der zwei Gynoecealkreise des *Phytolacca*-Typus, so daß drei miteinander alternierende Phyllomkreise übrigbleiben, deren erster die Blütenhülle, der zweite das Androeceum und der dritte das Gynoeceum bilden soll. Dadurch wird die durch das anomale Dickenwachstum, die Apokarpie einzelner Formen, sowie die teilweise noch einovulaten Karpelle dokumentierte nahe Verwandtschaft der *Aizoaceae* mit den *Phytolaccaceae* nur bestätigt.“

„Die den Phytolaccaceen ebenfalls außerordentlich nahe verwandte Familie der *Nyctaginaceae*, die mit jenen die anomale

Stammstruktur gemein hat, sich aber durch die Ausbildung von ziemlich großen Hochblättern, sowie durch ihre Verwachsung des Perianths unterscheidet, schließt sich den *Phytolaccaceae* in diagrammatischer Hinsicht vollkommen an. Der zweite Strahl, den P_{ax} von der fünfkreisigen *Phytolacca*-Blüte ausgehen läßt, umfaßt die *Portulacaceae*. Auch hier mußte er, um die aus zwei Kelchblättern, einem Perianthkreise, zwei Staminalkreisen und einem Gynoecealkreise bestehende Blüte zu erklären, Abort des innersten Gynoecealkreises der *Phytolacca*-Blüte annehmen. Dies ist aber nicht nötig, wenn man das Blütendiagramm der *Phytolaccaceae* als vierkreisig ansieht, denn der zweiteilige Kelch der *Portulacaceae* wird jetzt allgemein als aus zwei der Blütenhülle näher gerückten Vorblättern entstanden gedacht; Perianth-, Androeceal- und Gynoecealkreise stimmen dann vollkommen mit der *Phytolaccaceen*-Blüte überein, so daß also auch der Herleitung der *Portulacaceae* von den *Phytolaccaceae* keine Schwierigkeit im Wege steht.“

„Der letzte und dritte Strahl umfaßt bei P_{ax} die *Carophyllaceae*, bei denen typisch fünf Kreise vorhanden sein sollen, nämlich zwei Blütenblattkreise, die aus Kelch und Krone bestehen, zwei Staminalkreise und einem Gynoecealkreis. Nach den Untersuchungen von LÜDERS (Engl. Jahrb. 40, Beibl. 9) hat sich aber gezeigt, daß der Blütenblattkreis als nichts anderes als die äußere Hälfte des serial dédoublierten alternitepalen Staminalkreises anzusehen ist, wodurch auch die große Reihe obdiplostemoner Diagramme, insbesondere der höheren Caryophyllaceen, einer Erklärung zugeführt werden kann. In Anbetracht dessen, daß ich bei der *Phytolaccaceae Anisomeria coriacea var. petalifera* ebenfalls die Ausbildung der äußeren serial dédoublierten Hälften des alternitepalen Staminalkreises zu Blumenblättern beobachtet habe, ist es keineswegs zweifelhaft, daß die Caryophyllaceen ebenfalls an die *Phytolaccaceen* anzuschließen sind, denn nun läßt sich ihr Diagramm leicht von dem vierkreisigen der *Phytolaccaceae* ableiten, indem der Kelch der höheren Caryophyllaceae dem Perianth der *Phytolaccaceae*, der Blütenblattkreis der *Caryophyllaceae* der äußeren Hälfte des serial dédoublierten äußeren Staminalkreises der *Phytolaccaceae*, der episepale Staminalkreis der *Caryophyllaceae* dem epitipalen Staminalkreise der *Phytolaccaceae*, der alternisepale Staminalkreis der *Caryophyllaceae* der inneren dédoublierten Hälfte des alternitepalen Staminalkreises der *Phytolaccaceae* und der eine Karpellkreis der *Caryophyllaceae* dem einen Karpellkreis der *Phytolaccaceae* entspricht. Jedenfalls ist die Reihe der Centro-

spermen eine außerordentlich alte, die durch das Vorhandensein freier Karpelle in einzelnen Familien als solche charakterisiert ist.“

Hiernach sind die *Phytolaccaceae* vorzüglich geeignet, als Ausgangspunkt der Centrospermen zu dienen. Somit stehen wir nicht mit WETTSTEIN (14) auf dem Standpunkt, daß dieser Kreis sich von den Chenopodiaceen ableitet. Im Gegenteil, wir haben bei den Phytolaccaceen die Ausbildung zu anemophilen Blütenständen gesehen, die mit einer Reduktion der Hüllen und mit einem häufigen Dédoublement der Antheren verknüpft war. Die Vertreter mit den mehr einzeln stehenden Blüten sind die primitiven. Doch macht es den Eindruck, als ob in diesem Aste von Anfang an eine Reduktion der Corolla einsetzt. Bei den Phytolaccaceen bereits kann durch Umwandlung der dédoublierten Antheren eine sekundäre Vergrößerung der Blüten einsetzen, wodurch neben Blüten mit primären Korollen solche mit sekundären zu finden sind.

Ein anatomisches Merkmal, das in Abkömmlingen der Phytolaccaceen immer wieder hervortritt, ist das anomale Dickenwachstum. Auch bei manchen *Ranales* und anderen Abkömmlingen derselben tritt es auf, findet sich aber durchaus nicht bei allen Gliedern der Familien, sondern nur bei bestimmten Unterfamilien. — Sehr nahe schließen an die Phytolaccaceen die

Nyctaginaceae

an. HEIMERL (15) äußert sich über diese Familie:

„Die Nyctaginaceen sind ohne Zweifel nahe mit den Phytolaccaceen verwandt, von denen sie sich aber in den meisten Fällen sehr leicht durch die fast stets die Frucht einschließende Blütenhülle, die schwindende Fruchtknotenwandung, die ganz anderen Blütenstände, die sehr oft gegenständigen Blätter unterscheiden. Deutliche Beziehungen bieten auch die unscheinbar blühenden Gattungen *Cryptocarpus*, *Reichenbachia*, *Colignonia* zu den Chenopodiaceen, welche aber durch mehrere Griffel oder Narben abweichen.“

Schon bei der vorhergehenden Familie sahen wir das eigenartige *anomale Dickenwachstum* bei vielen Gliedern auftreten; bei den Nyctaginaceen ist dieser Typus so verbreitet, daß er ein Charakteristikum darstellt. In ähnlicher Weise gelangen hier die Raphiden zu reicher Ausbildung. Im Hinblick auf das weit verbreitete Vorkommen von Oxalaten in den Wänden der Epidermiszellen der Aizoaceae sei das gleiche bei den *Nyctaginaceae* erwähnt.

Die Lebensstypen wechseln zwischen Bäumen und Kräutern. Neben Pflanzen, deren derbe, holzige Wurzeln tief in den Wüsten-

boden hinabsteigen, finden sich solche mit Wurzelknollen. Es ist eigenartig, wie häufig gerade bei den niederen Centrospermen Wüstenpflanzen auftreten. Wir möchten besonders hervorheben, daß auch die *Boerhaviinae* zu ihnen gehören, deren Epidermiszellen mit Oxalatkristallen imprägniert sind. Man könnte geneigt sein, hierin eine Anpassung an die scheuernde Wirkung des Flugsandes zu sehen, was dann bei den ähnliche Standorte bevorzugenden *Aizoaceae* gleichfalls dann und wann zur Geltung kommt.

Auch der Umstand, daß die gesamten niederen Centrospermen Pflanzentypen liefern, die hohe Salzkonzentrationen vertragen, kann uns vielleicht eine Erklärung für die Bildung von Wüstenpflanzen geben. Eine Erhöhung der Salzkonzentration setzt die Transpiration herab und kann ein „Mittel“ sein, das Austrocknen besser zu überdauern, da ja in diesen Klimaten zwischen den kurzen, feuchten Vegetationsperioden die längeren, trockenen Ruhepausen eingeschaltet sind. Wir hätten also in der Gestaltungsmöglichkeit solcher Typen eine Funktion des Idioplasmas zu sehen.

Die Blütenverhältnisse sind bei den Nyctaginaceen sehr eigenartig. Eine echte Corolla geht ihnen ab. Dafür tritt eine Blütenhülle auf, die alle Abstufungen von einfacher Ausbildung bis zu den prächtigsten Blütenröhren aufweist. Die letzteren können, oberflächlich gesehen, sehr wohl eine Sympetale vortäuschen. Nur wenige lassen die Hochblätter am Blütenstiel vermissen, bei anderen erscheinen sie als eine Art „Kelch“. Es handelt sich aber um Partialblütenstände, die bei vielen noch blütenreich sind und deren Hüllen sogar blumenblattartig erscheinen. Die eigentliche Blütenhülle kann dann stark reduziert und unscheinbar werden. Es liegt also der Fall vor, daß sich eine Art Cyathium aus mehreren Einzelblüten bildet. Diese Partialblütenstände verarmen zu Einzelblüten, und wir bekommen das Bild einer einfachen Blüte mit „Kelch“ und verwachsener Blumenkrone. Ein genauer Beobachter wird sie natürlich nicht mit den analogen Sympetalen homologisieren.

Der Fruchtknoten besteht aus einem Karpell mit einem Samen. Da das Pericarp der ausgebildeten Schließfrucht verkümmert ist, tritt das Anthocarp an seine Stelle, indem die Blütenhülle weiter wächst und später die Frucht ganz umhüllt. Wir sahen diese Verhältnisse bereits andeutungsweise bei den Phytolaccaceen. Auch alle sonstigen Umwandlungen, die die Fruchthülle der Phytolaccaceen zu biologischen Verbreitungsmitteln durchmacht, führt bei den Nyctaginaceen das Anthocarp aus, z. B. finden sich Windflügel, Klebapparate und Verschleimung der Hüllen: letzteres beobachtet

man vornehmlich bei Wüstenpflanzen, was in dem Aufquellen bei Erreichen des Feuchtigkeitsoptimums im beweglichen Sande seine Erklärung findet. Die Frucht wandert so lange, bis sie diese Zonen findet, die ihr geeignetes Keimbett darstellen. Sand- und Wüstenpflanzen erleichtern sich so gleichzeitig das Eindringen in den Boden.

Die Anzahl der Blütenteile ist ein vielfaches von fünf oder auch vier. Die Staubgefäße dürften in der Normalzahl auf zwei mal fünf zurückgeführt werden. Daneben aber finden sich gleiche Verhältnisse wie bei den Phytolaccaceen, z. B. Reduktion der Stamina bis auf eines, andererseits Teilungen der Anlagen zu den verwickeltesten Dédoulements.

Der oberständige Fruchtknoten ist immer auf ein Karpell reduziert und führt im Innern eine aufrechte anatrophe bis kampylotrophe Samenanlage in grundständiger Anordnung. Der Keimling ist gekrümmt und umgibt ein mehliges Perisperm. Daneben haben wir bereits pseudomonokotyle Formen, indem ein Keimblatt durch alle Zwischenstufen hindurch reduziert wird. Wir möchten in diesem Zusammenhange auf ähnliche Erscheinungen in nahestehenden Kreisen (*Cyclamen*) ebenso hinweisen, wie auf die Konvergenz zu den Monokotyledonen, wo die Keimblätter verwachsen sind. Neben den gekrümmten finden sich auch gerade Keimlinge.

Während bei den Phytolaccaceen sowohl Wind- wie Insektenbestäubung vorlag, sind die Nyctaginaceen durch Duft und lange Blütenröhren auf letztere zum Teil hochgradig (Abendfalter!) spezialisiert.

Ebenfalls als eine Seitenentwicklung von den Phytolaccaceen kann man die

Thelygonaceae (Cynocrambaceae)

auffassen. BAILLON (16) vereinigt sie sogar mit ihnen.

Die Blüten dieser Zwergfamilie sind sehr stark umgebildet bzw. reduziert und der hier vorhandenen Windbestäubung entsprechend monöcisch.

Sehr schwankend ist die Zahl der Staubgefäße, von zwei mal fünf bis zu 30 Stück; nach BAILLON (17) kommt auch Reduktion bis auf zwei vor. Die Blütenhülle ist bei den männlichen Blüten bis auf wenige Blätter (2—3) verarmt.

Eigenartig ist hier der Fruchtknoten gebaut, man findet ihn oberständig mit gynobasisch angeheftetem Griffel, einkarpellig und nur mit einem kampylotropen Eichen, das seine Mikropyle nach

vorn und unten wendet. Wie bei vielen Arten mit stark verkleinerten Fruchtknoten ist nur ein Integument vorhanden. Die Blütenhülle ist zu einem merkwürdigen, unten retortenförmig ausgebuchteten Schlauch umgewandelt, der in mancher Hinsicht an die *Carices* erinnert. Es hat den Anschein, als ob sich dieser Schlauch an der Ausbildung der Fruchthüllen nach Art eines Anthocarps mitbeteiligt.

Die nußartige Steinfrucht enthält einen gekrümmten Keimling in einem knorpligen Nährgewebe, das Protein und ölartige Stoffe führt und das nach POULSEN (18) ein Endosperm sein soll.

Erwähnt sei hier auch das Auftreten der Raphiden wie bei den Phytolaccaceen; auf die sonderbaren Verzweignungsverhältnisse kann hier nicht eingegangen werden.

Von Angaben über die Verwandtschaft dieser Familie seien besonders die Phytolaccaceen, Chenopodiaceen, Santalaceen, Urticaceen, Paronychiaceen und Hippuridaceen hervorgehoben. Unserer Ansicht nach ist es sehr schwer, das Richtige auf Grund morphologischer Erwägungen allein zu treffen; da hier viele Eigenschaften das Kennzeichen einer weiten Ableitung tragen, wird immer eine gewisse Ähnlichkeit mit ebenfalls weit abgeleiteten Gruppen bestehen. Die Raphiden und das „Anthocarp“ haben uns bestimmt, die *Thelygonaceae* von den *Phytolaccaceae* oder wenigstens vom Grunde des Centrospermenastes abzuleiten.

Als letzte den bisher behandelten Familien zugeordnet rechnet ENGLER-GILG, Syllabus zu der Reihe der Phytolaccineae die

Aizoaceae.

Auch diese Familie weist eine große Mannigfaltigkeit des Blütenbaues auf; neben Typen, die sich nur schwierig von den Phytolaccaceen abtrennen lassen, finden sich sehr weit abgeleitete. Zu den ersteren, mit manchen ursprünglichen Merkmalen, kann man die *Gisekiaeae* rechnen.

Das Gynoeceum zeigt noch ausgeprägte Apocarpie mit noch fast anatropem, hängendem Ovulum; der Funiculus ist kurz und die Mikropyle nach unten und außen gewendet. Die Anheftung ist basal. Die geringe Zahl der Ovula ist allerdings nichts Ursprüngliches.

In der Folge entstehen dann syncarpe Formen. Während zunächst die Plazentation basilär bleibt, bzw. sich über den ganzen Innenwinkel der Karpelle erstreckt, bilden sich bei manchen Formen

sekundäre Scheidewände und eigenartige Verschiebungen, die die Anheftungsorgane zu einer „sekundären Parietalplacenta“ umbilden.

Die Samenanlagen dieser Reihe machen eine eigenartige Phylogenie durch, die in Anlehnung an PORSCH durch KARNY besonders für Plumbaginaceen geschildert wurde, die aber auf die Aizoaceen übertragen werden kann. Wir werden auf diese Verhältnisse später genauer eingehen.

Im übrigen finden sich bei dieser Familie alle Erscheinungen, die uns eine Umwandlung von anatropen Eichen über amphitrope, kampylotrope in zuletzt fast orthotrope verstehen lassen. Es hat den Anschein, als ob die Mikropyle bestrebt ist, sich nach oben zu wenden, um so dem Pollenschlauch das Eindringen in die nunmehr zentral gestellten Eichen zu erleichtern. Zum Teil wird das durch Umkrümmen des Eichens selbst erreicht; der Funiculus bleibt dann kurz. Andererseits wird das Eichen an einem langen Funiculus verkehrt aufgehängt. Beide Arten sind bei den Aizoaceen zu beobachten. Es kann natürlich nicht die Aufgabe dieser kurzen Zusammenfassung sein, alle Einzelheiten klarzustellen, wir verweisen da besonders auf KONRAD MÜLLER (19). Als Endprodukt der Fruchtknoten-Umwandlung sehen wir den unterständigen Bau an.

Der Blütenbau der *Aizoaceae* ist ursprünglich typisch mit obdiplostemoner Stellung, einem Perigon- und zwei Staubblattkreisen. Die Anzahl der Glieder in den Kreisen beträgt fünf und vier, während sie im Gynoeceum bis auf zwei reduziert wird. Daneben kommt oft ein Dédoublement zustande, das sich vornehmlich auf die Antheren erstreckt.

Die Staubgefäße zeigen häufig Verarmung von zwei mal fünf auf fünf, ja bis auf drei Stamina durch Ausfall von einem Kreis oder Gliedern beider Kreise. Eine Umwandlung von Stamina zu sekundären Blütenhüllen trat bei den Phytolaccaceen selten ein; hier ist sie sehr oft anzutreffen. Dadurch kommt es zu einer gewissen Ähnlichkeit mit primären, viele Antheren und Blumenblätter besitzenden Blüten. Noch vermehrt wird dieser Anklang, wenn die sekundären Parietalplacenten auftreten, wodurch Verwandtschaften vorgetäuscht werden können. Wir verweisen auf REUTER (20) und ZIEGENSPECK (21), wo über die Ähnlichkeit der Cactaceen und Aizoaceen eingehend abgehandelt ist.

In anatomischer Hinsicht bemerkt man hier das sonderbare anomale Dickenwachstum und gelegentlich Raphiden. Interessant wäre auch in der Familie die Organisation vieler extremer Wüsten-

pflanzen mit der Epidermis-Imprägnation von Oxalaten und den sonstigen Merkwürdigkeiten; wir können aber auf diese Eigenschaften hier nicht weiter eingehen.

In ihren Lebensstypen stellen die Aizoaceen Kräuter und Halbsträucher dar; sie bewohnen meist Wüsten- und Steppenlandschaften. Wir möchten hervorheben, daß gerade die kaktusartigen *Mesembrianthemum*-Arten in Afrika vorkommen und somit pflanzengeographisch mit den häufig konvergenten Cacteen vikariieren. Auch morphologisch besteht eine analoge Umwandlung von Blättern oder Sprossen zu Succulenten.

Nach alledem muß man die *Aizoaceae* als eine Endentwicklung hoher Spezialisierung ansehen, die uns somit einen Seitenast des Centrospermenstammes darstellen. Wir wollen nun zum Stamme zurückkehren und ihn mit den

Scleranthoideae

einer Unterfamilie der Caryophyllaceen weiterführen. Die Arbeit von LÜDERS (22) ist in hervorragender Weise geeignet, uns darin zu unterstützen. In dieser Gruppe hat man die wohl ursprünglichsten Gattungen der *Caryophyllaceae* zusammenfaßt. Sie besitzen die Vierkreisigkeit des Centrospermentyps; der Perianthkreis besteht aus 5 Gliedern, dann kommen in Alternanz die zwei mal fünf Antheren und in der Mitte der stark reduzierte Karpellkreis. Von hier aus entwickelt sich durch seriales Dédoublement der äußeren Stamina ein fünfkreisiges Diagramm. Der neugebildete dritte Antherenkreis wandelt sich gern in einen „Corollenkreis“ um. Wir möchten kurz von einer Pseudocorolle sprechen.

Noch mehr als bei den Phytolaccaceen treten in dieser Familie Reduktionen der Stamina ein; in extremen Fällen kann nur ein einziges Staubblatt erhalten bleiben.

Diese Verhältnisse geben uns die Möglichkeit, sowohl die höheren *Caryophyllaceae*, *Basellaceae* und *Portulacaceae* anzuschließen, als auch den Stamm zu den *Amarantaceae* und *Chenopodiaceae* weiterzuführen; auch *Plumbaginaceae* und *Primulales* können bei dieser Gelegenheit hier angereicht werden. Wir sind uns natürlich bewußt, daß auch diese *Scleranthoideae* nur Bindeformen darstellen.

Von den nunmehr abgehenden Seitenästen seien die *Caryophyllineae* zunächst vorgenommen. Wir beginnen mit der Familie der

Caryophyllaceae

Die Gabelung dieser Familie muß bereits unterhalb der *Scleranthaceae* stattgefunden haben, denn die Spitzengruppen der Sileneen und Alsineen haben manche Eigenschaften mit den Sclerantheen gemein. Die letzteren führen zu dem fünfgliedrigen Diagramm, während Polycarpoideen und Paronychioideen ihre eigenen Wege gehen. Auch in der Ausbildung des Pollen scheinen Unterschiede vorhanden zu sein. Die niederen Kreise haben Furchenpollen wie Phytolaccaceen und Aizoaceen, die höheren Caryophyllaceen dagegen Porenpollen.

In den nun zu behandelnden Kreisen, also *Caryophyllaceae*, *Portulacaceae*, *Basellaceae* schließt sich jedes Karpellblatt nicht mehr in sich, sondern es entsteht eine gemeinsame Höhlung. Wir wollen hier nur noch kurz die Caryophyllaceen nach Pax (23) charakterisieren.

Die Blüten sind fünf- oder vierzählig, mit vorhandener oder fehlender Pseudokrone. Die kelchartige Blütenhülle ist frei oder verwachsenblättrig. Häufig sind die Kronblätter genagelt.

Die Fruchtblätter finden sich meist in 5-Zahl, häufig hat sich auch Abort geltend gemacht. Wie oben hervorgehoben, ist der Fruchtknoten einfächerig. Nur selten sieht man ihn noch vollständig gefächert, auch Andeutungen der einzelnen Karpiden sind nicht gerade häufig. Neben Blüten mit zwei mal fünf Antheren kommt Ausfall einzelner Glieder oder Kreise vor, desgleichen Umwandlungen in Staminodien und Blumenblätter, die uns die Pseudocorolla richtig erkennen lassen.

Die Samenanlagen pflegen an Zahl reichlich zu sein, seltener kommen wenige vor. Es ist kennzeichnend, daß sich noch anatrope Eichen, wenn auch nur hin und wieder, vorfinden. Die Centralplacenta ist grundständig oder als Mittelsäule entwickelt, ja, sie kann in das Zentralgewebe des Griffels übergehen. Wir erkennen hierin die Andeutung von zentralwinkelständigen Parietalplacenten.

Das Ovulum bei den Scleranthoideen ist etwas abweichend von den anderen *Caryophyllaceae* und nähert sich dem der *Plumbaginaceae* und anderen bereits behandelten Gliedern von Centrospermen. Es hängt seitlich an einem langen, dünnen Funiculus, der in der Mitte des Fruchtknotenfaches aus dem Boden des Gynoeceums entspringt.

Die Mikropyle ist stets nach oben gerichtet. Das innere Integument ist wesentlich größer als das dünne und kurze äußere. Nach unten erscheint das Eichen breit kugelförmig. Die Chalaza befindet sich seitlich über der Mitte des Nucellus.

Sahen wir hier den Typus mit dem langen Funiculus, so gibt es auch in diesen Kreisen der *Scleranthoideae* die Form mit dem dicken, schräg nach außen sich legenden Funiculus. Auf seiner Spitze sitzt das in sehr stumpfem Winkel nach innen schauende Ovulum, dessen Mikropyle nach oben gewendet ist. Die Chalaza liegt dann genau der Mikropyle gegenüber. Die Ovula sind also atrop bis kampylotrop. Ähnliches findet sich bei manchen *Polycarpoideae*.

Die Samen besitzen das gewohnte Nährgewebe mit einem gekrümmten, seltener fast geraden Embryo.

In ihren Vegetationsorganen erscheinen die Caryophyllaceen als einjährige bis ausdauernde Kräuter und Sträucher. Anomales Dickenwachstum ist nur in wenigen Fällen beobachtet worden.

Über die Verwandtschaftsverhältnisse der

Portulacaceae

und Basellaceen liegt eine eingehende Würdigung von FRANZ (24) vor, die auch für unsere Behandlung von Wert ist.

Wie bei fast allen vorhergehenden Familien sehen wir auch hier eine Entwicklung von verhältnismäßig unscheinbaren Blüten zu solchen von größerem Ausmaße und besserer Ausgestaltung. Die Blüten der Ausgangstypen haben nur eine einfache Blütenhülle; durch Verarmen von Partialblütenständen kommt es dann zur „Kelchbildung“. FRANZ sagt darüber (25): „Somit komme ich, ausgehend von den Verhältnissen bei *Claytonia perfoliata* Don, zu dem Schlusse, daß bei allen Portulacaceen der sogenannte Kelch als Hochblattinvolucrum zu deuten ist.“

„Mit dieser Erklärung trete ich in Gegensatz zu der Auffassung, welche insbesondere PAYER und EICHLER in dieser Frage geäußert haben, und schließe mich den Ansichten von CLOS, PAX und ALMQUIST an, wobei ich aber betone, daß ich meine Anschauung nicht nur mit allgemeinen Erwägungen über die Anschlußverhältnisse der fraglichen Organe begründe, wie dies die zitierten Autoren tun, sondern mir die beschriebenen Blütenstände und Blüten, insbesondere von *Claytonia perfoliata* Don, einen exakten Nachweis zu enthalten scheinen.“

Da sich die Portulacaceen als eine weiter abgeleitete Familie kennzeichnen, kann es uns nicht wundernehmen, das vierkreisige Normaldiagramm der Centrospermen nur äußerst selten vorzufinden. Die quincunciale Lagerung der Blütenhülle wollen wir hier nicht besonders hervorheben. Sie ist schon bei den Ranuncu-

laceen vorhanden und hat uns eigentlich immer auf unseren Wegen begleitet, findet sich aber auch sonst gar nicht selten.

Nur bei wenigen Vertretern erleiden die beiden Staminalkreise das gleiche Schicksal, im Gegenteil, es liegt in der Eigenart der Entwicklung, den äußeren, alternipetalen Kreis zu unterdrücken, dagegen den innern zu fördern. Ähnliche Dinge fanden wir bereits bei den Phytolaccaceen, aber die Bevorzugung eines bestimmten Bauplanes ist immer das Kennzeichen einer abgeleiteten Familie. Das *Dédoublement* erstreckt sich nur bei sehr großer Staubblattzahl auf beide Kreise, zumeist auf den innern. Daneben kommt ein Verarmen der Antheren bis auf eine einzige vor.

Das gleiche Schicksal ergreift auch die Blütenhüllen. Eine Neigung zum Verwachsen derselben zeigen die *Montioideae*, die überhaupt ihre eigenen Wege gegangen sind. Ein gleiches fanden wir ja auch bei den *Nyctaginaceae* und werden wir bei den *Primulales* sehen. Bei manchen Vertretern werden auch Blütenhüllen durch Umwandlung von Stamina erzeugt, was die Ähnlichkeit mit manchen Aizoaceen verstärkt. Da aber diese Dinge schon bei den Phytolaccaceen zu beobachten waren, können sie sich durch Abstammen aus ähnlichem Grunde so entwickelt haben.

Hinsichtlich des Gynoeceums können wir uns nur der Ansicht von FRANZ (26) anschließen:

„In Anbetracht der Tatsache, daß bei den ursprünglichsten Centrospermen, den Phytolaccoideen mit ihren an Apocarpie grenzenden Gynoecealverhältnissen, Isomerie vorliegt, scheint mir auch die größere Zahl Karpelle bei *Portulaca* ein ursprüngliches Merkmal zu sein.“

Die Ableitung von Formen mit noch in sich geschlossenen Einzelkarpellen ist durch das Vorkommen „von Resten von Scheidewänden als vorstehende Rippen im Grunde des Fruchtknotens“ deutlich erkennbar.

Bei den Caryophyllaceen waren manchmal alle Teile innerhalb der Blütenhülle stielartig verschmälert; hier, bei den *Portulacaceen*, finden wir dasselbe auf den Fruchtknoten allein beschränkt.

Die Ovula sind bei den meisten Gattungen in größerer Zahl vorhanden. In der Regel entspringen sie aus der Mittelsäule des Fruchtknotens und wenden die Mikropyle nach außen. Ihrer Gestalt nach sind sie anatrop bis kampylotrop. Seltener wendet sich die Mikropyle nach innen. Bei den *Montioideae* führt der stiel-

artig verschmälerte Fruchtknoten eine geringe Anzahl von Eichen, im Grenzfall nur zwei pro Karpell. Hin und wieder begegnen wir der 3-Zahl der Carpiden, wie sie späterhin in manchen Familien herrschend wird. Die Zahl der Eichen kann bis auf eines zurückgehen. Bei *Portulacaria* gibt es noch typische Anatripie.

Eine Familie nächster Verwandtschaft, in der die Einzahl des Ovulums herrschend ist, sind die

Basellaceae.

Nach VOLKENS (27) stellen sie eine einsamig gewordene Auszweigung der Portulacaceen dar. Das Ovulum ist kampylotrop. Eine Verwachsung der Tepalen, die wir bei den Montioideen angedeutet fanden, wird hier auffällig. Abweichungen in den Blütenständen der Basellaceen haben ihren Vorläufer in *Portulacaria*. Das Hochblatt-Involucrum ist bei den Basellaceen oft mit den Tepalen verwachsen, gleicht aber auch manchmal genau dem Befunde bei den Portulacaceen.

Der innere Bau des Fruchtknotens der Portulacaceen und Basellaceen hat sich gleichfalls nach 2 Richtungen entwickelt.

In der einen Reihe, die in den Portulacoideen endet, geht die Centralplacenta in jüngeren Stadien bis zur oberen Kapselwand durch. Später, beim Reifungsprozeß, zieht sie sich zusammen und verschwindet oft ganz. Bei ganz niederen Gruppen ist die Centralplacenta in Teilstücke gespalten, deren Zahl der Menge der Karpelle gleicht. Jeder einzelne Strang ist mit einer doppelten Reihe von Eichen besetzt, was deutlich an manche Phytolaccaceen erinnert.

Die zweite Reihe der Montioideen zeigt die Centralplacenta nur noch als feinen Gewebestrang. Die Ovula kommen hier aus dem Boden des Ovars heraus.

Während die Frucht der Portulacaceen im Typus eine Kapsel- frucht darstellt, besitzen die Basellaceen eine Steinfrucht. Das Fruchtfleisch wird nach Art eines Anthocarpes aus der Blüten- und Hochblatthülle gebildet.

Hinsichtlich des Samens sei die mehr oder weniger gekrümmte Gestalt des Embryos betont; er umschließt auch hier das Nährgewebe. Daneben finden sich schon fast gestreckte Keimlinge, die nur mit spärlichem Nährgewebe versorgt sind.

Ihrer vegetativen Gestaltung nach handelt es sich meist um einjährige Kräuter; daneben kennt man ausdauernde und dem Boden anliegende Kräuter und Halbsträucher.

Hauptstandorte sind trockene und dürre Gebiete. Das Vorkommen von Wasserspeichern zeigt uns gewisse Ähnlichkeiten mit den Aizoaceen, wenn es sich auch nicht um eigentliche Xerophyten handelt, die nach NEGER (28) durch das Austrocknen überlebend bleiben, während hier ein Überdauern durch Wasserspeicherung vorliegt; daneben gibt es in *Montia* auch Bewohner feuchter Standorte.

Wenn wir also unsere Ansicht über die Abstammung der Portulacaceen und Basellaceen zusammenfassen wollen, so möchten wir sie nicht direkt von den Phytolaccaceen ableiten, sondern unter Vermittlung von Zwischenformen, die wir vielleicht in den Scleranthoideen oder besser in solchen Vorfahren derselben, die noch nicht im Gynoeceum reduziert sind, suchen können.

Über den Anschluß der

Plumbaginales

an die Centrospermen hat sich WETTSTEIN (29) sehr entschieden ausgesprochen. Wir geben die Gründe hierfür mit seinen eigenen Worten wieder:

„Bei den Centrospermen finden sich ebenfalls mehrblättrige, aber einfächerige Fruchtknoten mit einer basilären Samenanlage an langem Funiculus, ebenfalls häufig Vorblätter an den Blüten, gleicher Frucht- und Samenbau, analoge anatomische Eigentümlichkeiten (Auftreten sekundärer Harthastgruppen in der primären Rinde oder im Bastteile der ursprünglichen Gefäßbündel, markständige Gefäßbündel u. a.), gleiche Nectarienbildung in der Blüte, ja sogar sympetale Korollen mit epipetalen Staubgefäßen weist die Familie der *Basellaceae* auf.“ „Die *Plumbaginales* stellen zweifellos einen sympetalen Typus der Centrospermen dar.“

Gegen eine solche Fülle von Beweisen kommt der Einspruch von PAX (30) nicht zur Geltung. Es mag noch hervorgehoben werden, daß auch MAURY verwandtschaftliche Beziehungen zu den *Polygonaceae* fand. In beiden Fällen handelt es sich um divergente Abkömmlinge derselben niederen Centrospermen, die dann eben eine Reihe von überkommenen Eigenschaften des gleichen Grundes gemeinsam haben. Man muß aber PAX insofern recht geben, als eine Ableitung von den Polygonaceen selbst nicht in Frage kommt: es liegt hier eine in vielen Dingen analoge Entwicklung aus gleichem Grunde vor, die daher mit echten Homologieen gepaart ist.

Wie viele niedere Centrospermen haben die Plumbaginaceen Vorblätter, die häufig wie ein äußerer „Kelch“ erscheinen können.

Bei den Blüten dieser Gruppe bleiben die Blütenhüllen als Kelch erhalten, zum Unterschiede von anderen Centrospermen, wo die Blütenhülle selbst blumenartig wird und der Kelch durch die Vorblätter vorgetauscht wird (*Nyctaginaceae*, *Portulacaceae*). Bei den *Basellaceae* liegen in der verwachsenen Krone ähnliche Dinge wie bei den *Nyctaginaceen* vor. Die Blumenkrone der *Plumbaginaceen* ist wie die der *Primulaceen* eine Pseudocorolla, die aus dem *dédoublierten äußeren* Staminalkreis entsteht. Die Blätter der Pseudocorolla können noch fast frei oder aber ganz zu einer symptalen Krone verwachsen sein. Wir betonen den Unterschied gegen *Portulacaceen* und *Basellaceen*, bei denen der *innere* Staminalkreis zur Ausbildung neigt und der äußere, bei den *Plumbaginales* entwickelte mehr oder minder rückgebildet wird. Im äußeren Bilde können die beiden Familien aber manchen *Plumbaginaceen*-Blüten ähneln dadurch, daß bei letzteren der Außenkelch das Aussehen der Tepalen erhält.

Da diese Verhältnisse bei den *Plumbaginaceen* in allen Fällen festgelegt sind, können wir als sicher annehmen, daß sie eine Sonderentwicklung darstellen. Auch die Tepalen, die den Pseudocorollen nicht opponiert sind, verwachsen untereinander, seltener sind sie fast frei.

Der Staubblattkreis, der die Pseudocorolla durch *seriales Dédoublement* erzeugt, ist hier eben der äußere und nicht, wie PAX (31) meint, der innere. Der zweite Staminalkreis tritt hier nicht in Erscheinung; bei den *Primulales* wird er besser zu sehen sein.

Die Fünffzahl ist in allen Teilen festgelegt. Der oberständige Fruchtknoten ist deutlich aus 5 Carpiden gebildet. Da sich die einzige Samenanlage einem der Fruchtblätter nähert, könnte man schließen, daß nur eines fertil ist. Die Samenanlage selbst ist basilär und hat einen sehr langen Funiculus; sie stellt einen Typfall für die umgewendete, verkehrt aufgehängte Gestalt dar. Wir hatten ähnlich gestellte Anlagen vereinzelt bei vorhergehenden Familien angetroffen. Hier wird dieser Modus mit seinen zwei Integumenten der allein herrschende. Auch hierin zeigt sich das Festlegen einer in den Stamm- und Binfamilien gelegentlichen Erscheinung bei den Endentwicklungen.

Die Umkehrung der Samenanlage durch den sie einmal umkreisenden Funiculus und die Lagerung der Mikropyle ist bei den *Plumbaginaceen* besonders verständlich; denn von oben wächst in den Fruchtknoten förmlich ein Polster herab, legt sich auf die Mikropyle und leitet so den Pollenschlauch auf die Samenanlage

zu. Es hat den Anschein, als ob diese Einrichtung auf eine Verkürzung und Erleichterung der Pollenschlauchwanderung hinzielt.

Der Griffel ist häufig oben noch in die Auszweigungen seiner Carpelle getrennt. Der Embryo ist gerade und besitzt ein mehliges Endosperm. Auf die verwickelten Blütenstände kann nicht näher eingegangen werden.

Ihren Lebensstypen nach handelt es sich um krautige Pflanzen oder Sträucher mit ganzrandigen Blättern (die bis zu Nadeln umgebildet werden können), öfters auch mit Nebenblättern versehen, und aufrechten oder kletternden Stengeln. Nur wenige Vertreter sind einjährig.

Von anatomischen Merkmalen seien besonders die Salze sezernierenden Drüsen hervorgehoben, eine für die Bewohner von Salzsteppen und Meeresküsten verständliche Einrichtung. — An den gleichen Grund können wir die

Primulales

ansetzen. Auch hier wollen wir WETTSTEIN zitieren (32):

„Dagegen wurde schon früher auf eine Ähnlichkeit mit den *Plumbaginales* in bezug auf die Staubgefäße und Korollenbildung aufmerksam gemacht, welche darin besteht, daß beide Teile aus demselben Primordium entstehen. Dies würde auf eine eventuelle Herkunft von den Centrospermen hindeuten. Dazu kommt nun die gleiche Art der Placentation, die Andeutung der Campylootropie an Samenanlagen bei den *Primulales* und der gleiche Bau der Samenanlagen (2 Integumente, nukleäres Endosperm).“

Von der Gruppe greifen wir zunächst die *Primulaceae* heraus.

Die meiste Ähnlichkeit im Blütenbau mit den niedersten Centrospermen hat *Glaux*. Es ist in diesem Zusammenhange hervorzuheben, daß *Glaux atacamensis* sich bei näherem Zusehen als zu der Chenopodiaceengattung *Nitrophila* gehörig herausstellte. Man darf natürlich *Glaux* nicht als Stammform der Primulaceen ansehen. Beachtung verdient aber die Bevorzugung von salzhaltigen Standorten, was ja auch sonst die Centrospermen auszeichnet, bei anderen Primulaceen dagegen nicht immer hervortritt.

Eine Pseudocorolla finden wir bei *Glaux* nicht; die Staubgefäße sind genau den Tepalen alterniert. Wir möchten der Meinung zuneigen, daß sich die Pseudocorolla hier noch nicht gebildet hat. Ein Dédoublement wäre also ausgeblieben und *Glaux* wäre ein hierin noch ursprünglicherer Typus. Nach unserer Ansicht ist nicht der äußere Staminalkreis verschwunden, sondern der innere.

Die Blumenkrone der anderen Primulaceen ist keine echte Korolla, sondern eine durch Dédoublement erzeugte Pseudocorolla; die PFEFFERSche Ansicht, daß die Petalen nur dorsale Anhängsel der Staubblätter seien, besteht also trotz dem Einspruch von PAX (35) zu Recht und findet ihre Stütze in der Entwicklungsgeschichte. Die Einzelheiten mögen in der Originalarbeit eingesehen werden.

Die choripetale, freie Gestaltung der Blumenblätter, wie bei *Pelleitera*, wäre die primitive; für das schrittweise Verwachsen der Krone bieten sich dann bei den Primulaceen eine ganze Reihe von Beispielen.

Ausgeprägte Vorblätter fehlen den Primulaceen zum Unterschiede von den Plumbaginaceen, nur bei *Samolus* könnte man einen Anklang davon in dem in der Mitte des Blütenstieles stehenden Gebilde erblicken, wenn man es nicht als kongenital hinaufgewachsenes Tragblatt bezeichnen will.

Wir werden auf diesen Umstand noch bei den *Maesaceae* zurückzukommen haben, zu denen unserer Ansicht nach *Samolus* gehört.

Die Zahl der Blütenglieder unterliegt einigen Schwankungen. Es erscheint die Reduktion auf 4 Pseudopetalen und deren Vermehrung auf 7—9. Diese nach unserer Auffassung durch Einschalten von Sektoren (34) oder Dédoublement erzeugten Abweichungen sind uns von den Stammformen her geläufig.

Die nur bei wenigen Gattungen freie oder fast freie Blumenkrone ist in der Mehrzahl der Fälle zu einer sympetalen Pseudocorolla verwachsen. Dasselbe Schicksal kann auch die Erzeuger der Blumenblätter, die Stamina, ergreifen. Häufig werden auch die Stamina mit ihren Abkömmlingen kongenital emporgehoben.

In seltenen Fällen kann die Blüte zur Zygomorphie übergehen. Das lange Erhaltenbleiben des Kelches, der „Tepalen“ in unserem Sinne, zeigen die Primulaceen genau wie die vorhergehenden Gruppen.

Neben den „epipetalen“ Staubblättern begegnet man noch „epispalen“ bei einigen Arten der Familie als Rudimente. Man findet sie als Schuppen teils zwischen den Staubfäden, teils zwischen den Kronblättern. Bei *Soldanella* sieht man beides gleichzeitig, was auf ein Dédoublement auch dieser Rudimente hindeuten könnte.

Der Fruchtknoten ist bei *Samolus* halbunterständig, sonst stets oberständig, in der Regel aus fünf Carpiden gebildet und in der

Mitte von einer Centralplacenta durchzogen. Diese kann an der Spitze steril sein und auf den Griffel zuwachsen, so daß eine Überleitung des Pollens ermöglicht wird.

An der Placenta entwickeln sich mit den Carpellcn alternierende Samenanlagen, doch kann diese Stellung sekundär aufgegeben werden und sich eine mehr oder minder ausgeprägte spiralige Anordnung ausbilden. Zwischen den Samenanlagen erheben sich oft Wucherungen, welche die Samenanlagen eingebettet erscheinen lassen. Wir betonen diesen Umstand im Hinblick auf spätere Betrachtungen. Der Nucellus ist gering entwickelt; im übrigen finden sich zwei Integumente und ein Tapetum oder Epithel. Die Anlagen sind halb umgewendet mit Neigung zu Kampylotropie. Wir haben also hier Anklänge an die Bauart mit dem kurzen Funiculus.

Der Nabel des Samens liegt ventral. Der Samen selbst ist häufig kantig zusammengedrückt. Der gerade Embryo liegt in der Mitte eines fleischigen Nährgewebes. Bei *Cyclamen* zeigt das Vorkommen von einem Cotyledo einen Anklang an eine auch bei Grundfamilien erscheinende Umgestaltung.

Die Familie umfaßt einjährige bis ausdauernde Kräuter. „In den Stengelorganen ist das Vorhandensein eines Bastringes mit innenseitig angelegten Mestombündeln charakteristisch“ (Pax in Engler). — Man könnte also von einem beschränkten Wachstum des Meristems sprechen.

Von sonstigen anatomischen Merkmalen seien die Sekretzellen und interzellularen Sekretlücken erwähnt. Der bekannte Saponin-gehalt vieler *Primula*-Arten findet sich auch sonst bei den Centrospermen häufig.

Fassen wir unsere Ansicht über die Stellung der Primulaceen zusammen, so können wir sie mit Wettstein als ein Glied des sympetalen Centrospermenastes bezeichnen. Am Grunde hängen sie wohl mit den Plumbaginaceen zusammen, aber es ist nicht möglich, die einen aus den anderen herzuleiten, da sie divergente Entwicklungen darstellen. Die Unterschiede gegen die Plumbaginaceen liegen im Bau des Blütenstandes und dem trockenhäutigen „Kelch“. Die einzelne Samenanlage ist dort nach dem Typ mit dem langen Funiculus gebaut, das Nährgewebe mehlig. Die Ahnen beider Familien sind wohl dieselben, aber Entwicklung und Ausgliederung sind verschiedene Wege gegangen.

Eng an den Grund der Primulaceen sind die Myrsinaceen angeschlossen, so daß „die Trennung beider Familien nur eine künst-

liche genannt werden kann“ (35). Wir möchten annehmen, daß die Myrsinaceen selbst durchaus keine einheitliche Gruppe darstellen. Besonders die eigenartige Gattung *Maesa* besitzt eine so gute Übereinstimmung mit *Samolus*, daß es angebracht erscheint, die *Maesoideae* als eine baum- oder strauchartige Form der *Samoleae* zu betrachten. Wenn man die *Samoleae* ebenfalls aus den *Primulaceae* herausnimmt, könnte man gut eine Familie der

Maesaceae

bilden. Schon durch die halbunterständigen bis unterständigen Fruchtknoten heben sich *Maesa* und *Samolus* aus beiden Kreisen hervor und stellen so eine abgeleitete Ausbildung dar. Auch in anderer Hinsicht passen die *Maesa*-Arten nicht recht unter die Myrsinaceen; die Frucht ist vielsamig wie bei *Samolus*, die Samenanlagen sind (auch bei *Samolus*) oberflächlich angeheftet, während sie bei den Myrsinaceen eingesenkt sind. Nur *Maesa* hat Vorblätter in guter Ausbildung; genau so unterscheidet sich *Samolus* von den Primulaceen. Beide Gattungen nähern sich also den Plumbaginaceen und damit dem Grunde der sympetalen Centrospermenausbildung.

Da *Samolus* zwar vielfach krautig ist, aber im Grunde schon verholzende Typen zeigt, so ist auch hierin wieder eine gute Überleitung zu *Maesa* gegeben. Auch dadurch wäre die Gattung *Samolus* die primitivere, daß bei ihr zwischen den Blumenblättern fünf Schuppen vorhanden sind, die *Maesa* fehlen. *Maesa* stellt dann wegen der zum Teil eingeschlechtigen Blüten und wegen der nicht mehr kapselartigen, sondern steinfruchtartigen Früchte die Fortentwicklung dar.

Wir möchten die Maesaceen als eine Sonderentwicklung aus dem Grunde der Primulaceen mit *Samolus* kennzeichnen, die durch die unterständigen Fruchtknoten eigene Wege gegangen sind und sich sowohl von den Myrsinaceen wie von den Primulaceen entfernt haben. Die Vorblätter sind eine Annäherung an die Gestalt der Ahnen. Da auch die Plumbaginaceen tief abzweigen, so besteht mit diesen eine gewisse Ähnlichkeit.

Wenn wir so die Maesaceen ausschalten, werden die

Myrsinaceen

eine einheitliche Familie. Beachtenswert ist bei ihnen die öfters geringe Zahl der Samenanlagen und ihre anatrophe bis kampytrophe, in die Placenta eingesenkte Lagerung. Die Zahl der Integu-

mente ist zwei, „doch pflegen die beiden Integumente so fest miteinander verwachsen zu sein, daß sie den Anschein eines einzigen Integumentes erzeugen“ (36). Wir sehen hier eine weitere Annäherung an den Sympetalen-Typ.

Der einfächerige Fruchtknoten ist immer oberständig mit einer grundständigen Placenta oder freien Centralplacenta. Die Zahl der Carpiden ist nicht leicht festzustellen, weil die Griffel verwachsen sind; sie kann zwischen drei und vier schwanken.

Von den beiden Staubgefäßkreisen ist fast immer nur der äußere entwickelt. In ganz wenigen Fällen finden sich die „episepalen“ Staminoden, womit die episepalen Zipfel im Innern der Kronenröhre nicht verwechselt werden dürfen. Mez (37) möchte sie als andere Bildungen deuten, „als Vorragungen des dicken Gewebepolsters, welche durch den Druck der Knospenlage dort entstanden sind, wo die Blumenblattzipfel sich voneinander trennen, wo also der Druck weniger stark war.“

Die Staubgefäße sind wie bei den *Primulaceae* der Pseudocorolla opponiert. Sie können frei bzw. durch die Staubfäden oder Antheren verwachsen sein und sowohl dem Grunde der Pseudocorolla entspringen wie ihrem Schlunde. Die Pseudocorollen selbst sind selten frei, meist mehr oder minder zu einer Röhre verwachsen. Die Tepalen bleiben meist bei der Reife erhalten.

Ungefähr gleich häufig finden sich 4- und 5-Zahl in den Gliedern der Kreise. Im Hinblick auf die *Primulaceen* ist es interessant, daß sich vereinzelt auch die Pleiomerie vorfindet, nämlich 9—7 Glieder eines Wirtels, andererseits in einer 3-Zähligkeit auch Meiomerie. Auch hierin sehen wir ein Erbe der Vorfahren wieder erscheinen.

Die Blüten selbst können noch zwittrig sein, oft aber kommt es bereits zur teilweisen oder völligen Verkümmern des einen Geschlechts, so daß Monoecie, ja Dioecie eintritt. Einzelblüten sind selten, fast immer finden sich stark zusammengesetzte Blütenstände. Es ist eigenartig, wie häufig diese Trennung der Geschlechter durch Verkümmern in den abgeleiteten Familien erscheint.

Krautartige Gewächse gibt es unter den *Myrsinaceae* nur ganz vereinzelt, die große Überzahl stellt Sträucher, Bäume oder Lianen dar. Die Blätter sind, wieder unter Ausschluß von *Maesa*, in der weit überwiegenden Mehrzahl ganzrandig.

Ein gutes anatomisches Merkmal ist das Vorkommen von schizogenen Harzbehältern in der Blattlamina. Bei *Maesa* haben sie etwas andere Gestalt. Wir möchten hervorheben, daß sich bei

den *Lysimachieae* ebenfalls schizogene Harzbehälter vorfinden. Diese Primulaceen stehen in einigen Eigenschaften tiefer, andere haben sie mit den Myrsinaceen gemein. Solche Typen sind zum Verständnis phylogenetischer Verknüpfung sehr willkommen.

Ein anderes Kennzeichen der Myrsinaceen ist die transversale Lage des langgestreckten Embryos in dem Endosperm. Die Samen liegen in einer besonderen Höhle der Zentralplacenta und sind bogen- oder S-förmig gekrümmt. Das Endosperm ist hornig; bei *Aegiceras* wird es von den schon auf der Pflanze keimenden Samen aufgebraucht. Die hier auftretende starke Entwicklung der Radikula und das Zurücktreten der Kotyledonen drängt auf die Gestaltung der „Mangrovesamen“ hin, bei denen sich ja die Radikula besonders gut während der Keimung auf der Mutterpflanze ausgebildet. Wir heben hier hervor, daß der Embryo bei *Maesa* plump geformt und exzentrisch gelagert ist.

Über die Standorte wäre zu sagen, daß die Myrsinaceen sowohl salzhaltige, trockene Gebiete wie auch Urwälder besiedeln.

Wir können somit diese Familie am besten als eine holzige Reihe der sympetalen Centrospermen bezeichnen, die sich von den Primulaceen ableitet und an deren Grunde die vielsamigen Arten stehen dürften.

Mit den Myrsinaceen sehr nahe verwandt und früher allgemein mit ihnen vereinigt, erscheinen die

Theophrastaceen

ebenfalls als eine typisch baumartige Familie. Bei *Clavija* und *Theophrasta* ist der palmartige Habitus merkwürdig; daß die Blätter dieser Gattungen subepidermale Baststränge haben, fällt nicht auf, denn sie sind (38) „ohne Zweifel für die Festigung und Erhaltung der großen, aber nur in geringer Zahl ausgebildeten Blätter von erheblicher Bedeutung“. Am meisten ähneln sie manchen Dracaenen, andere (*Jacquinia*) nähern sich gewissen stacheligen Smilaceen. Teilweise bevorzugen die Theophrastaceen auch salzhaltige Standorte.

Von den Myrsinaceen weichen sie durch das Fehlen der Sekretlücken ab. Die Zahl der Glieder in den Blütenkreisen ist vier und fünf, Staminodien sind hier „stets in bester Ausbildung“ (39) vorhanden. „Als Regel ist zu betonen, daß diese sich von den Staubgefäßen, welche nach unten stets verwachsen sind, vollkommen unabhängig aus der Röhre der Blumenblätter episepal ausgliedern. Dadurch unterscheiden sie sich sofort von den staminodialen Ge-

bilden, welche bei manchen *Myrsinaceae* (z. B. *Conomorpha*, *Grammadenia*) als Läppchen auf dem fleischigen Tubus stamineus auftreten, und welche meiner Auffassung nach nicht als echte Staminodien, d. h. reduzierte Staubgefäße, zu deuten sind. Dagegen finden sich bei jener Familie gleichartige, wenn auch weniger groß entwickelte Staminodien bei *Rapanea achradifolia* (F. Müll.) Mez und *R. pseudocrenata* Mez.“

Die Anzahl der Karpelle kann zwei bis drei betragen, ist aber hier noch schwieriger festzustellen als bei den Myrsinaceen. Die Samenanlagen sind in Schleim eingebettet und hier nicht eingesenkt. Sie gehören zum anatropen Typus mit zwei Integumenten und sitzen zu vielen bis sehr vielen auf der kurzgestielten freien Zentralplacenta, deren Spitze aber nicht besetzt ist.

Der Embryo liegt nie transversal, sondern aufrecht oder schief im Samen; Radikula und Kotyledonen sind gut entwickelt. Das hornige, feste Endosperm ist nicht ruminert.

Hierdurch sind die Theophrastaceen als eine Familie charakterisiert, die dem Grunde der Myrsinaceenabzweigung aus den *Ur-Primulales* entspringt. — Dasselbst möchten wir die

Lentibulariaceen

als eine weit abgeleitete, in der Blüte zur Zygomorphie übergegangene Gruppe abzweigen. Auch unter den Primulaceen finden wir Zygomorphie bei *Coris*. BAILLON (40) sagt hierüber: „Cette petite famille représente quant aux fleurs, la forme irrégulière des Primulacées. Elle diffère notamment des *Coris* par la meïostémonie de l'andreucée. Par ses organes de végétation, elle rappelle les *Primula* de la section *Hottonia*; et de même, les espèces submergées d'*Utricularia* présentent une structure spéciale de leurs organes végétatifs.“

Es ist aber kaum zugänglich, die Lentibulariaceen von *Coris* selbst abzuleiten; dazu sind die Samenanlagen bei *Coris* zu weit reduziert und überdies in die Placenta eingesenkt, zudem findet sich die Obdiplostemonie gut ausgebildet. Man kann *Coris* nur als eine zygomorphe Entwicklung der Primulaceen betrachten, die nicht direkt aus dem Grunde abzweigt.

Bei einer Betrachtung des Diagramms von *Pinguicula* zeigt sich deutlich, daß die beiden noch erhaltenen Stamina den Blumenblättern *nicht* opponiert sind. Wollen wir die Lentibulariaceen vom Urdiagramm der Centrospermen ableiten, dann ist die „Blumenkrone“ aus den Tepalen, der Kelch aus den Vorblättern entstanden.

Wir haben so gewisse Beziehungen zu Plumbaginaceen und den anderen „sympetaloiden Centrospermen“.

Bei letzteren (siehe Nyctaginaceen und Basellaceen) ist ebenfalls die Blumenkrone aus den Tepalen entstanden und „sympetal“, die „Kelche“ sind deutlich als Vorkelche zu erkennen. Bei den Plumbaginaceen finden wir klare Vorkelche, die Kelche sind die Tepalen und die Blumenblätter leiten sich von dem *dédoublierten* äußeren Staminakreis ab.

Demnach würden die Lentibulariaceen aus dem Grunde der Centrospermen oder aus den *Ur-Primulales* abgehen, niemals aber von den *Primulales* selbst; die Entwicklung bezüglich der Blumenkrone und Antheren ist eben in beiden Kreisen verschiedene Wege gegangen. Die *Plumbaginales* stehen etwa auf der Mitte zwischen Lentibulariaceen und Primulaceen.

Betrachtet man diese Verhältnisse genau, so kann man die Ansicht von WERTSTEIN verstehen, wenn auch nicht teilen (41): „Trotzdem kann ich mich in Anbetracht der ganzen morphologischen Verhältnisse nicht zu dieser Umstellung entschließen“.

Unter Umstellung ist das Ausschalten der *Lentibulariaceae* aus den Tubiflorae und Einreihung in die *Primulales* gemeint (42). „Von der Zugehörigkeit der Lentibulariaceen zu den *Primulales* (und damit zu den Centrospermen) konnte ich mich trotz der positiven Serumreaktion nicht überzeugen.“ — BAILLON dachte anders, obwohl er die Serum-Reaktion noch nicht kannte.

In diesem Zusammenhange bedarf es noch einiger Worte über die bei ENGLER-GILG, Syllabus, „im Wandel der Zeiten“ wechselnden Anschauungen:

In der Ausgabe 1917 befindet sich unter den Lentibulariaceen (S. 329) die „Unterfamilie *Byblidoideae*: Blüten ohne Sporn, Staubblätter fünf, Fruchtknoten zweifächerig (*Byblis* — 2 Austral.)“. In der Schilderung der Eigenschaften sind Angaben vorhanden, die es ermöglichen, eine Brücke zu den „*Solanineae*“ zu schlagen: „Blüten selten, Staubblätter selten 5, Karpelle (2) median, Fruchtknoten selten zweifächerig mit selten scheidewandständiger Placenta.“

Von allen diesen Dingen hat sich in die neue Auflage 1924 nur noch (S. 354) die Angabe „nur noch selten zweifächerig“ hinübergerettet. Dies ist vorzüglich geeignet, die *Lentibulariaceae* mit den „anderen“ *Solanineae* zu verknüpfen. Aber vergeblich sucht der Leser diese Dinge bei der Charakteristik der Lentibulariaceen; aus dem Bereiche dieser Familie sind die *Byblidoideae* spurlos ver-

schwunden. Vergeblich sucht man sie auch in dieser Gruppe bei den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ in der Bearbeitung von KAMIENSKI, S. 108 (1895). Dagegen sind sie bei den *Droseraceae* als eine ganz charakteristische Gattung aufgeführt (DRUDE in ENGLER-PRANTL 1894).

Wir möchten auf diese Punkte im Hinblick auf die „glatten Ableitungsmöglichkeiten“ der Lentibulariaceen von den Solanaceen hinweisen. Auch *Byblis* wurde im Syllabus zu diesem Solaninenkreis gerechnet und steht nun, Neu-Auflage, ganz wo anders.

Unter den Lentibulariaceen ist die Gattung *Pinguicula* wohl am wenigsten in ihren vegetativen Organen auf Insectivorie spezialisiert. Sie hat noch deutliche Wurzeln und eine normale Blattrosette. Die „Blumenkrone“ ist noch rachenförmig mit offenem Schlunde, der „Kelch“ frei und fünfblättrig. Manche Vertreter (Sect. *Brandonia*) haben noch fast regelmäßige „Blütenkronen“. Bei den anderen Gattungen finden wir einen deutlichen Gaumen am Schlunde. *Genlisea* und *Polypompholyx* haben noch einen fünf- bis vierteiligen Kelch, bei *Utricularia* ist er zweilippig. Von *Utricularia* an beginnen die Wasserpflanzen.

Während alle bisherigen Genera noch zahlreiche Samenanlagen an der deutlich ausgebildeten Zentralplacenta besaßen, sind diese bei *Biovularia* auf zwei reduziert und mit der Placenta zu einem Gewebekörper verschmolzen. An den anatropen Eichen findet sich nur ein einziges Integument. Auf den eigentümlichen Bau der Ovula wird später im Zusammenhange eingegangen werden. In dieser Beziehung stellen die Lentibulariaceen eine weite Ableitung dar.

Die sonstigen Eigenschaften der Familie seien hier noch kurz angeführt. Die „Kelche“ bleiben bei der Fruchtreife stehen, oft wachsen sie noch weiter. Die „Blumenkrone“ trägt an der Unterlippe einen Sporn, die Staubgefäße sind bis auf zwei reduziert. Ob der Fruchtknoten wirklich nur aus zwei Carpiden gebildet ist, läßt sich schwer entscheiden, wie wir es auch bei vorhergehenden Familien erwähnten. Die Angabe 2 Carpide ist mehr aus Anschlußrücksichten gemacht. Die Samenanlagen sind auf der freien, mittelständigen Zentralplacenta etwas eingesenkt, was die *Primulales* nicht selten aufwiesen. Die Kapsel öffnet sich teilweise in vier Klappen, was vielleicht den Rückschluß auf vier Karpelle erlauben könnte.

Die nährgewebelosen Samen führen in ihrem Innern einen oft merkwürdigen Embryo. Bei einigen *Pinguicula*-Arten ist er noch

dicotyl, bei anderen nicht. *Pinguicula* hat noch eine deutliche Radikula, welche die übrigen Gattungen nicht aufweisen.

Es gelingt so verhältnismäßig gut, *Primulales* und *Lentibulariaceae* miteinander zu verknüpfen. Ähnlichkeiten mit den Scrophularineen sind durch eine gleichartige Spezialisierung und Reduktion zu erklären, was aber kein Beweis für eine phylogenetische Verbindung solcher Typen ist. — Die nun folgende Familie der

Amarantaceae

leitet sich von den Urcentrospermen ab, die den Phytolaccaceen nahestehen; gleichzeitig kommen uns in dieser Ableitung gewisse Typen heutiger Caryophyllales zu Hilfe, welche uns Rückschlüsse auf ihre Ahnen erlauben. Als Kronzeugen für diese Dinge wollen wir zunächst SCHINZ (43) anführen:

„*Amarantaceae*, *Chenopodiaceae* und *Phytolaccaceae* sind so enge miteinander verwandt, daß eine Unterscheidung namentlich zwischen den beiden ersten Familien fast unmöglich, die Trennung in zwei Familien überhaupt eine Konvenienzsache ist. Auf den nahen Zusammenhang mit den *Portulacaceae*, den *Aizoaceae* und den *Caryophyllaceae* ist bereits bei den *Chenopodiaceae* von VOLKENS aufmerksam gemacht worden; das an jener Stelle Gesagte stimmt durchaus mit meiner eigenen Anschauung überein. BAILLON (44) rechnet die *Amarantaceae* direkt zu den *Chenopodiaceae*.“

Im gleichen Sinne äußert sich PAX, wie wir oben ausgeführt haben. WETTSTEIN selbst ist zwar auch für diese Verkettung, nur liest er die Reihen in umgekehrter Richtung.

Die Richtigkeit unserer Ableitung können wir durch eine nähere Betrachtung der *Amarantaceae* noch weiter belegen:

Bei den teils trockenhäutigen, teils lederigen Blütenhüllen fällt wieder das Erhaltenbleiben als Fruchthüllen auf, also nach Art der Anthocarpe bei Nyctaginaceen, Thelygonaceen und Phytolaccaceen. Bei *Froehlichia* entwickeln sich sogar 2—5 Flügel, was sehr an manche *Polygonales* erinnert und was wir schon früher fanden. Die Blütenhülle steht den Stamina deutlich gegenüber und ist als Tepalenkreis zu deuten. Neben Fällen, in denen die Blüten zu mehrgliedrigen Partialblütenständen geordnet sind, sehen wir auch ein Verarmen der Anzahl der Blüten in den Partialblütenständen eintreten. Es kommt mitunter nur eine Blüte zur Entwicklung, wobei die Deckblätter einen Vorkelch bilden. Eine Umwandlung solcher Deckblätter in Stacheln und ähnliche Ver-

breitungsorgane der Früchte ist nicht selten, desgleichen starke Reduktion der Blüten und Eingeschlechtigtwerden.

Die Tepalen sind meist in 5-Zahl vorhanden, doch trifft man auch Meiomerie durch Reduktion zu 4—1 an, was im Hinblick auf die Polygonaceen-Ableitung wertvoll ist, daneben auch Pleiomerie bis zur 6-Zahl; sie sind frei bis verwachsen.

Die doppelten Kreise der Antheren treten bei *Pleuropetalum* noch gelegentlich auf. Wir können die Familie dadurch mit den *Scleranthoideae* verketten. Die Stamina des äußeren, den Tepalen nicht opponierten Kreises sind bei *Pleuropetalum* bereits ganz oder teilweise verkümmert.

Mit den Staubfäden alternieren kleine, verschiedenartige Lappen. Wir möchten sie als die Staminodien deuten, die aus dem obliterierten äußeren Antherenkreise entstehen. Die Staubgefäße und Staminodien sind selten frei, meist zu einer Röhre verwachsen. Bei *Froehlichia* und ähnlichen Formen kommt es vor, daß das ganze Gebilde wie eine Blütenhülle aussieht. Es kann sich aber nicht um ein Verwachsen der Tepalen mit den Stamina handeln, denn die Stamina stehen nicht den Zipfeln opponiert, sondern wir haben hier eine deutliche Korollenbildung aus Staminodien; die Tepalen scheinen hier zu fehlen.

Man könnte die Lentibulariaceen zum Vergleich heranziehen, womit wir eine andere Ableitung der Blüte dieser Familie bekämen. Der Kelch wäre ein echtes Tepalum, die inneren Stamina hätten sich verschoben und wären zur Krone geworden. Diese Erklärung der Lentibulariaceen hätte aber etwas Gezwungenes, so daß wir die alte Ableitung für richtiger halten.

Neben Antheren mit vier Fächern finden sich bei den Amarantaceen solche mit zwei.

Der Pollen ist kugelig und hat zahlreiche Poren, wie es bei den Caryophyllaceen häufig der Fall war.

Im Gynoeceum begegnen wir einer starken Verarmung der Glieder, hauptsächlich sind es 3—2, was später bei den *Polygonales* herrschend wird. Der oberständige oder der Blütenhülle angewachsene Fruchtknoten ist ausnahmslos einfächerig gebaut. Die einzelnen bis vielen Samenanlagen stehen entweder aufrecht oder sind an einem grundständigen, langen Samenstrang aufgehängt. Der campylo trope Bau ist herrschend. Wir heben die manchmal auftretende Verarmung auf ein Eichen wegen der Angliederung der *Polygonales* hervor.

Bei den Früchten finden sich Beeren, Kapseln und Schließfrüchte, die häufig, wie erwähnt, eine Art Anthocarp aufweisen. Der Embryo des Samens umschließt ring- oder hakenförmig das mehliges Nährgewebe.

Die vegetativen Formen schwanken zwischen einjährigen Kräutern, Stauden und vereinzelt Bäumen. Gelegentlich tritt, wie so oft in dem ganzen Kreise, artikulierter Bau auf. Die Stämme haben das anomale Dickenwachstum mit der mehrreihigen Anordnung der Bündel. Raphiden und Säulenkristalle fehlen zum Unterschiede von den Nyctaginaceen, dagegen kommt häufig Kristallsand und Drusenbildung vor. — Untrennbar mit den Amarantaceen sind die

Chenopodiaceen

verknüpft. Meist sind sie Bewohner der Steppen und Wüsten. Wie unter den Amarantaceen gibt es weitverbreitete Ruderalpflanzen und Unkräuter. Als Liebhaber von salzhaltigen Böden findet man hier sehr extreme Halophyten.

Die Anordnung der unscheinbaren Blüten in zum Teil sehr verwickelte Blütenstände ist hier noch stärker durchgeführt als in den vorhergehenden Familien; dafür ist die Einzelblüte stark reduziert. Mitunter verarmen auch die Partialblütenstände selbst.

Die Hülle der zwitterigen bis eingeschlechtigen Blüten ist immer nur einfach. Durch *Dédoublement* gebildete Pseudocorollen gibt es nicht. Die Zahl der Glieder des Tepalenkreises ist in manchen Fällen auch die des Normaldiagramms der Centrospermen, nämlich fünf.

Daneben macht sich Reduktion geltend bis zum völligen Fehlen der Hülle. Im übrigen ist sie meist verwachsen und kann Krüge und Trichter bilden. Auch die Anthocarp-Bildung mit mannigfachen Umwandlungen findet sich hier wieder.

Die Staubgefäße stehen den Tepalen gegenüber. Es gibt nur einen fünfgliedrigeren Kreis, der häufig verarmt.

Außerdem sieht man noch einen mit ihm alternierenden Kreis von „Effigurationen“, den wir als Andeutung des äußeren Staubfadenskreises auffassen möchten, obwohl VOLKENS (45) sie als *Discusanhängsel* bezeichnet. Zur Krone gehören sie sicherlich nicht. Wir können also die Chenopodiaceen auch noch auf das Normaldiagramm der Centrospermen bringen.

In manchen Kreisen haben die Antheren eigenartige Auswüchse am *Connectiv*. Der Pollen der in der Knospenlage ein-

wärts gebogenen Staubgefäße ist kugelig und zeigt sehr viele runde Poren. Diese auch schon früher angetroffene Ausbildung kommt hier zur völligen Herrschaft.

Die Zahl der Karpelle ist selten 5—3, meist auf zwei reduziert. Die einzige Samenanlage in dem einfächerigen Fruchtknoten weist den campylotropen Bau auf. Die Integumente können bis auf eines geschwunden sein. Der basiläre Funiculus ist lang oder kurz (46).

„Bezüglich der Richtung der Samenanlagen und damit bezüglich der Lage des Samens im herangereiften Fruchtknoten bestehen Verschiedenheiten, die zwar tiefgreifend genug sind, die aber doch keinen Anspruch darauf erheben können, für die systematische Gliederung der Familie von ausschlaggebender Bedeutung zu sein. Das Schwankende in fast allen Charakteren der Blüte zeigt sich auch hierin. Zunächst gibt es Gattungen und Arten, bei denen die Samenanlage vertikal steht, und andere, wo sie quergestellt ist, hier wie dort aber finden sich häufig genug, und zwar am selben Individuum den in dieser Beziehung „normalen“ Blüten solche beigesellt, bei denen ein entgegengesetztes Verhältnis obwaltet; auch Mittelstellungen sind dann nicht selten Die Horizontalstellung der Samenanlagen im Ovarfach wird bald durch eine S-förmige Krümmung des Funiculus erreicht, bald ist der Vorgang komplizierter, indem sich zu den aus einer Ebene heraustretenden Krümmungen auch Torsionen zu gesellen scheinen. Jedenfalls führt immer aktives Wachstum zur schließlichen Stellung, nicht, wie ich anfangs meinte, von seiten der Ovarwandung ausgeübte Druckwirkungen.“

Der Embryo des Samens ist im Typfalle um das Nährgewebe gelegt, daneben sieht man spiralige und konduplikate Formen.

In bezug auf die vegetativen Organe gibt es ein- bis mehrjährige Kräuter, Stauden und nur selten niedrige Bäume, daneben gelegentlich kletternde Formen. Auch das anomale Dickenwachstum sei hier erwähnt. Im übrigen findet man die verschiedenartigsten Anpassungen an zum Teil sehr extreme Verhältnisse, Fruchtformen zu Verbreitungszwecken, die zu schildern nicht unsere Aufgabe sein kann.

Wir können somit die Chenopodiaceen als einen ziemlich spezialisierten, aber nicht allzu abgeleiteten Typus der mittelhohen Centrospermen ansehen. — Wenn wir nun zu der Ableitung der

Polygonaceen

übergehen, so möchten wir zunächst GOEBEL zitieren (47), was sehr

zur Erleichterung der bei dieser Familie etwas schwierigen Ableitung beitragen wird. GOEBEL sagt:

„Die bisherige Deutung der Polygonaceenblüte hat freilich das von *Rheum* abstrahierte Schema auch auf die fünfzähligen Polygonaceenblüten übertragen. Bei ihnen finden wir meist fünf Perigonblätter, acht Staubblätter und drei Fruchtblätter. Die vor den Perigonblättern 1 und 2 (siehe Figur A u. B) stehenden Staubblätter sollen verdoppelt sein, dann erhalten wir zwei, ursprünglich dreizählige Staubblattkreise. Das war aber eine künstliche und irrige Deutung. Die Entwicklungsgeschichte wie der Vergleich zeigen vielmehr, daß eine Verdoppelung von Staubblättern nicht stattfindet, und daß die ursprüngliche Blütenform nicht aus dreizähligen Quirlen aufgebaut, sondern fünfzählig (und asymmetrisch) ist. Es sind zwei Staubblattkreise vorhanden; der äußere ist fünfzählig und alterniert mit den Blättern der Blütenhülle, der innere dagegen ist unvollständig.“

„Wenn die Blüte zu einer mit sechszähliger Blütenhülle ausgestatteten wird, wird am Blütenvegetationspunkt ein Abschnitt (Sector) eingeschaltet, und zwar zwischen Hüllblatt drei und eins. Dieser Sector bildet ein weiteres Blütenhüllblatt und ein Staubblatt. Die vorher asymmetrische Blüte ist jetzt radiär geworden. Die äußeren (ganz unabhängig voneinander entstandenen) Staubblätter ordnen sich entsprechend der Gesamtsymmetrie der Blüte in Paaren an und erwecken so den Anschein, als ob sie durch Verdoppelung entstanden seien. Dieser Übergang von der Fünf- in die Sechszahl findet sich als gelegentliche Abweichung auch bei Polygonaceen mit sonst fünfzähligen Blüten. Er ist bei *Rheum* u. a. konstant geworden. Daneben findet sich auch der Vorgang einer Sektorenminderung, durch welche z. B. zweizählige Blüten entstehen können.“

„Wir werden dabei sehen, daß die für die Polygonaceen angeführten Vorgänge sich keineswegs auf diese beschränken, sondern weit verbreitet sind.“

Wenn wir uns diese Gedankengänge vor Augen halten, so sehen wir GOEBEL, unabhängig von uns (denn er zitiert nicht die Centrospermenarbeiten von MALLIGSON usw., hat sie also nicht gekannt) zu der Annahme des Urcentrospermen-Diagramms gelangen.

Im folgenden wollen wir uns mit der Arbeit von GROSS (48) auseinandersetzen. Da sie in unserem Institut entstanden ist, so können wir zu unseren Gunsten anführen, daß wir sicherlich völlig

objektiv vorgegangen sind; sie verfolgt zwar entgegengesetzte Prinzipien, indem sie das sechszählige Diagramm als ursprünglich ansieht, aber wenn man die Gedankengänge GOEBELS kennt, bietet Gross direkt Stützen für unsere Ansicht.

Besonders die genauestens aufgenommenen Diagramme der *Eriogonoideae* sind hier wertvoll, weil man die Dreizähligkeit des inneren Staminalkreises bei dieser Gattung noch ohne Verschiebung sieht. Wir verweisen auf das Diagramm von *Hollisteria* (49). Ein Diagramm derselben Gattung zeigt die Verschiebung der Teile, also eine „Meiomerie“ im innern Staminalkreis (50). Im Tepalen- und ersten Staminalkreis sehen wir die Pleiomerie. Das Bild ist völlig mit *Rheum* identisch. Auf derselben Tafel ist ein Diagramm (51), das den äußeren Staminalkreis völlig obliteriert zeigt, während der innere vollständig fünfgliedrig erhalten ist.

Um die Reichhaltigkeit der Blütenformen weiter zu illustrieren, sei auf Abb. 3, Fig. 12 und 14 bei Gross verwiesen. Wir sehen hier innerhalb eines nahen Verwandtschaftskreises der *Harfordiinae* sowohl ein völliges Abortieren des äußeren Kreises und völliges Erhaltenbleiben des inneren, als auch das gleiche nur unter Einschaltung eines Sectors, der sowohl ein Tepalum, wie inneres Stamen erzeugt. Dadurch kommt es zu dem Bilde eines Diagramms aus $P\ 3 + 3$, $A\ 3 + 3$, $G\ 3$, bei dem jeder Staminalkreis dem entsprechenden Tepalenkreise opponiert ist. Es gibt auch Fälle (Abb. 1, Fig. 2 bei Gross), wo die Pleiomerie sich nur auf den Tepalenkreis erstreckt. Es macht dann den Eindruck, als ob das „Dédoublement“ des äußeren Staminalkreises bei einem Gliede unterblieben wäre.

Wir können nicht im einzelnen auf diese Dinge weiter eingehen; wenn wir unsere Meinung zusammenfassen, so stellen wir fest, daß eigentliches Dédoublement nur selten auftritt (*Atraphaxidinae* und *Polygoninae*), dagegen häufig Pleiomerie und Meiomerie. Die durch diese Vorgänge bedingte Asymmetrie kann bei manchen Blüten durch Verdrehung so abgeglichen werden, daß ein völlig harmonisches Diagramm entsteht. Das primäre Centrospermendiagramm ist nur in wenigen Fällen zu erkennen, da wir es eben mit einer Familie zu tun haben, die aus der Mitte des Astes abgeleitet ist.

Aus den speziellen Blütenbeschreibungen der Handbücher sei noch kurz erwähnt, daß wir neben asymmetrischem, fünfgliedrigem Blütenbau, der dadurch pseudozyklisch ist, durch Pleiomerie wieder zyklisch gewordene Blüten finden (52). „Die

genetische Folge der Blütenhüllblätter ist also weder eine zyklische, noch eine spiralige. Auch in der Entwicklungsreihe des Androeceums läßt sich keine zyklische noch spiralige Anordnung erkennen.“ Die Pentazyklizität von *Rumex* usw. ist somit nicht primär.

Der stets einfächerige Fruchtknoten enthält nur eine einzige Samenanlage, die sich nur selten als umgewendete, meist als aufrechte darstellt. Wir sehen wieder einen bestimmten Typ zur Herrschaft gelangen. Am Aufbau der Frucht beteiligen sich 2 bis 4 Carpiden. Häufig ist sie von einer fleischigen Außenhülle umgeben; häufig in diesen Kreisen bildet sich durch Auswachsen der Blütenhülle ein Anthocarp aus. Seine mannigfachen Einrichtungen zu biologischen „Zwecken“ seien übergangen.

Zum Unterschiede von den meisten Centrospermen enthält der Same kein Perisperm. Die Erscheinung steht nicht völlig vereinzelt da, denn schon in anderen Abkömmlingen dieses Astes fand sich das Endosperm.

Die Ähnlichkeiten mit den Plumbaginaceen beruhen auf einer Abgliederung aus gleichem Grunde (2 Nährgewebe, Ochrea usw.). Wir haben hier konvergente Entwicklungen von im Grunde zusammenhängenden Familien. Das gleiche kann für Primulaceen und Myrsinaceen gelten (BAILLON, 53).

Das ruminierete Nährgewebe ist für viele Vertreter der Familie kennzeichnend. Der Embryo erscheint (54) „meist mehr oder weniger exzentrisch oder seitlich, mannigfach gekrümmt oder gerade, bisweilen an der Peripherie des Nährgewebes (z. B. *Emex*) gelegen, mit flachen, schmalen oder breiten, seltener gefalteten (*Fagopyrum*) Kotyledonen“.

Die verwickelten Blütenstände weisen nur selten einzelstehende Blüten auf. Wie bei allen Pflanzenfamilien, die bei stark reduzierten Einzelblüten zur Windblütigkeit übergehen, sehen wir auch bei Polygonaceen eine Zusammenstellung und Vermehrung der Blüten zu Partialblütenständen und kätzchenartigen Bildungen. Wir möchten in diesem Zusammenhange auf das Zusammenfallen von in obigem Sinne abgeleiteten Blüten mit der Windbestäubung hinweisen.

Eine besondere Gruppe sind die *Rumex*-Arten. Sie haben viele Eigenschaften chemischer und anatomischer Natur zu einer speziellen Entwicklung gebracht.

Daß die Familie nicht allzuweit vom Aste abgegangen ist, dafür spricht die Verschiedenartigkeit der Standorte und Biotypen

(55). „Der Stengel ist entweder krautig oder holzig, fest oder hohl, an den Ansatzstellen der Blätter oft knotig verdickt (‚Knöteriche‘), stielrund oder kantig oder auch blattartig verbreitert (*Muehlenbeckia platyclada*), aufrecht, aufstrebend, niederliegend oder selbst der Erde fest angedrückt, bisweilen auch schlingend. Nicht selten wird ein unterirdisches, bald langgestrecktes, bald kurzes, vielköpfiges Rhizom gebildet, aus welchem in jeder Vegetationsperiode oberirdische Stengel hervorsprossen. Bemerkenswert sind noch die schachtelhalmartigen Stengelbildungen einzelner *Polygonum*-Arten (z. B. *P. equisetiforme*), sowie Dornenbildung bei *Atraphaxis* und *Podopterus*.“

Die Oxalatdrüsen und die Ochrea (die nur den Eriogoneen fehlt) sind Hauptkennzeichen der Familie.

Bezeichnenderweise finden sich bei ihr echte Steppen- und Wüstenpflanzen; sie umfaßt im übrigen alle Arten von vegetativen Typen, einjährige Pflanzen, ausdauernde Kräuter, Halbsträucher, Schlinggewächse, Sträucher und Bäume.

Aus denselben Kreisen, aus denen die Polygonaceen stammen, können wir noch einige andere Familien herleiten. Wir führen zunächst eine mit bisher sehr strittiger Stellung an, die

Hippuridaceae.

Während man sie früher mit den ebenfalls stark reduzierten *Gunneroideae* der Halorrhagaceen zu einer Familie vereinigt hat, ist die Unmöglichkeit dieser Zusammenfassung besonders durch SCHINDLER (56) und später durch JUEL (57) dargelegt worden. Ebenso ist wohl die Vereinigung mit Cornaceen und Caprifoliaceen in Anbetracht der Ähnlichkeit, die stark reduzierte Abkömmlinge aus verschiedenen Kreisen immer aufweisen werden, verständlich; es sind aber nur Analogieen und keine Homologieen, die zu diesen Schlüssen führen.

Nach unserer Ansicht hat SCHINDLER das Richtige getroffen, wenn er schreibt: „Nur der allgemeine Habitus ist es, welcher die Luftsprosse mehrerer *Myriophyllum*-Arten den Sprossen von *Hippuris* annähert und zur Vereinigung der beiden Familien geführt hat. Sobald schärfer auf die Charakteristik eingegangen wird, bleiben als gemeinsame Punkte nur solche Eigenschaften übrig, welche die Wasserpflanzen in ihrer Gesamtheit und als biologische Gruppe definieren.“

„Insbesondere läßt sich das Anschlußdiagramm und Blüten-diagramm von *Hippuris* in keiner Weise in Übereinstimmung

bringen mit demjenigen der *Halorrhagaceae*, auch nicht dem der *Gunnereae*.“

„Stets wird die Haplostemonie der Hippuridaceen bestehen bleiben und diese Familie von den typisch obdiplostemonen Halorrhagaceen unterscheiden, während die *Gunnereae* von den letzteren tatsächlich abgeleitet werden können.“

„Auch die Frage, ob die Hippuridaceen diagrammatisch an die an sich schon reduzierten Gunnereen angeschlossen werden können, muß verneinend beantwortet werden. Es müßte in diesem Falle gerade der Ausfall derjenigen Blütenkreise angenommen werden, welche bei den Gunnereen entwickelt sind, während diejenigen entwickelt wären, welche bei den Gunnereen fehlen. Dies würde die natürlichen Verhältnisse auf den Kopf stellen.“

„Auch das Ovar der *Hippuridaceae* läßt sich nicht mit demjenigen der *Halorrhagaceae* vereinigen. Während bei dieser Familie stets mehrere Karpide, bei *Gunnera* noch zwei vorhanden sind, liegt bei *Hippuris* stets nur ein Karpid und eine Narbe vor.“

„Die Verwandtschaft der Hippuridaceen ist von mir gegenwärtig nicht genauer zu bestimmen; mit den Callitrichaceen haben sie jedenfalls kaum etwas zu tun, eher dürften sie nach den Santalaceen hin im natürlichen System angeschlossen werden.“

„Die Halorrhagaceen dagegen stehen, als den Oenotheraceen nächst verwandt, wesentlich durch anatomische Merkmale (fehlendes intraxyläres Phloem, fehlende Raphiden), sowie durch die eineiigen Karpelle und das reichliche Endosperm verschieden, am richtigen Platz im natürlichen System. Die Menge des Endosperms nähert sie den Umbellifloren derart, daß die Halorrhagaceen als Bindeglied zwischen den Oenotheraceen (*Myrtiflorae*) und den Cornaceen (*Umbelliflorae*) anzusehen sind.“

Wir wollen auch in der weiteren Beschreibung der Hippuridaceen SCHINDLER folgen:

Die Tepalen sind bis auf einen schmalen, grünen Kelchrand reduziert, Differenzierungen einzelner Kelchzipfel sind nicht vorhanden. Man könnte richtiger sagen, daß die Tepalen zu einem schlauchartigen Gebilde umgewandelt sind, das durch seine enge Verwachsung mit dem Fruchtknoten diesen zu einem unterständigen macht. Die Ähnlichkeit mit dem Calyculus der Santalaceae ist unverkennbar. Wir möchten auch die ziemliche Ähnlichkeit der Anthocarp-Bildung mit den Cynocrambaceen betonen; der einzige Griffel erscheint aber bei den Hippuridaceen nicht seitenständig.

Der Fruchtknoten wird, wie erwähnt, nur von einem Karpid gebildet und von dem „Receptakulum“ umschlossen. Das Ovulum ist nur in Einzahl vorhanden und hängend anatrop. Man könnte an ein Verwachsen des Funiculus mit der Fruchtwand denken, daher nach BAILLON (58) die Anheftung „sur la paroi postérieure“. Wir werden in der Folge noch einige deutliche Fälle dieser Placentation beobachten.

Nach innen auf dem Rande des Receptakulums sitzt median von der Achse abgewandt ein Staubgefäß. Sein Konnectiv ist ein wenig über den Staubbeutel hinaus verlängert.

Die Windblüten der *Hippuridaceae* können vielfach eingeschlechtig werden. Es finden sich Blüten, die zwei Staubgefäße besitzen, ein Zeichen für die Abstammung aus reicheren Blüten; vielleicht handelt es sich auch um ein laterales Dédoublement, das an die Verhältnisse der Vorfahren erinnern könnte. — Der Embryo ist gerade und in einem reduzierten Nährgewebe eingeschlossen.

Aus der Darstellung dieser Verhältnisse geht klar hervor, daß die *Hippuridaceae* mindestens ebensogut morphologisch mit den *Centrospermae* wie mit den *Halorrhagaceae* in Verbindung gebracht werden können; es ist bezeichnend, daß SCHINDLER direkt die *Santalaceae*, also eine Familie des Centrospermenastes, in die Nähe der *Hippuridaceae* bringt.

Wir müssen hier betonen, daß die Ableitung der Hippuridaceen sich einzig und allein nach dem Ausfall der serodiagnostischen Reaktion ermöglichen ließ, denn die morphologischen Merkmale bieten, wie gezeigt wurde, bei solchen weitest reduzierten Formen keine festen Anhaltspunkte mehr.

Aus dem gleichen Grunde möchten wir über die Stellung der *Cynomoriaceae*, die sich vielleicht aus dieser Verwandtschaft ableiten ließen, noch kein sicheres Urteil fällen. Bei solchen äußerst verarmten Kreisen resultiert schließlich ein derart einfacher Bau, daß man sie mit fast allen anderen ähnlichen Pflanzen in Beziehung bringen kann.

Leichter und überzeugender als die morphologische Herleitung der Hippuridaceen von den Centrospermen gelingt die Verknüpfung bei den nun zu behandelnden

Olacaceen,

womit wir in den Formenkreis der *Santalales* kommen.

Schon durch die mitunter noch vorhandenen beiden Integumente heben sie sich als relativ ursprüngliche Familie hervor, da-

neben setzt die Reduktion der Integumente bis zum Fehlen ein, die für die gesamte Reihe so kennzeichnend und bei Parasiten so weit verbreitet ist. Deshalb ist es nicht unbedingt notwendig, ähnliche Bildungen aufweisende Kreise (*Balanophora*) mit den *Santalales* zu vereinigen.

In der Blüte sehen wir vielfach noch das Urcentrospermen-diagramm. Die Anzahl der Teile ist aber noch nicht festgelegt, sondern schwankt zwischen 4- bis 6-Gliedrigkeit.

Die kleinen Tepalen sind an der Basis zu einem Becher verwachsen, der dem Fruchtknoten und am Discus anwachsen kann (Calyculus). Wir haben also die Übergänge zu unterständigen Fruchtknoten. Bei der Fruchtreife wächst der Becher auch hier häufig zu einem Anthocarp aus, das die Frucht einhüllt.

Die Staminalkreise sind bei manchen Typen noch in doppelter Anzahl vorhanden. Ein Dédoublement erzeugt hier immer eine Blütenkrone. In einigen Fällen kann der äußere dédoublierte Kreis nur noch als Staminodium und Blumenkrone erhalten sein. Der innere Staminalkreis kann obliterieren, so daß nur der der Pseudocorolla opponierte erhalten ist. Selten ist der innere Kreis allein als Staubgefäß und der äußere als Pseudocorolla ausgebildet.

Als Stütze für unsere Auffassung bezüglich des Dédoublements der Stamina und Bildung der Pseudocorolla können wir ENGLER (59) anführen:

„Bei den *Schoepfiaceae*, *Opilieae*, *Anacoloseae*, *Ayonandreae* ist die Stellung der Stb. zu den B. der Blh. wie bei den *Loranthaceae* oder *Proteaceae* und in gleicher Weise zu erklären.“

Zur Ergänzung fügen wir das von ENGLER (60) bei den Loranthaceen Gesagte an: „Bei *Viscum* selbst aber ist die Vereinigung der Stb. mit den B. der Blh. eine so vollständige, daß sie lange vor der Ausbildung der Antherenfächer miteinander vereinigt sich an der Blütenachse ausgliedern und so lange als ein Blattgebilde erscheinen, bis in der vorderen Antherenhälfte die Entwicklung der Pollenfächer eintritt.“

Da, wo dreimal soviel Stamina als „Blumenblätter“ vorkommen, handelt es sich um ein laterales Dédoublement des äußeren Kreises (61). „Beachtenswert ist die Stellung der Stb. bei *Scorodocarpus*, wo je zwei vor einem Blb. an den beiden Rändern desselben stehen, während bei der sehr nahe stehenden Gattung *Ximenia* die Stb. zur Hälfte vor der Mitte der Blb., zur Hälfte vor den Kelchb. inseriert sind. Auffallend ist die Stellung der Stb. und Staminodien bei *Olax* und *Liriosma*. Staubblatt-

anlagen sind hier vor allen Blb. vorhanden, außerdem an drei Stellen, wo je zwei Blb. sich berühren, typisch also ein sechsgliedriger und ein dreigliedriger Quirl. Meistens werden die vor den Blb. stehenden Staubblattanlagen zu Staminodien, die anderen fruchtbar; es tritt aber bei einigen Arten von *Olax* auch der umgekehrte Fall ein. Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung dieser Bl. ist wünschenswert.“

Wir sehen hier den anderen Centrospermen völlig homologe Dinge. Das gleiche läßt sich vom Gynoeceum sagen. Die Karpelle sind in Fünf- bis Zweizahl vorhanden, meist zu dreien, mit deutlich zentraler Placentation; selten ist die Placenta bis zur Spitze verlängert. Nur am Grunde, seltener auch bis weiter hinauf zum Scheitel ist die Kapsel in 2 bis 5 Fächer gegliedert. Es ist nicht ausgeschlossen, daß diese Teilung in Fächer eine Art falscher Scheidewandbildung ist, wie wir sie bei manchen Aizoaceen vorfinden, also einen Übergang von der zentralen zur sekundär parietalen Placentation darstellt, ein Umstand, der uns im Hinblick auf manche Proteaceen und Salicaceen sehr erwünscht ist.

Die Samenanlagen sind unsymmetrisch und hängen so herab, daß die Mikropyle nach oben und innen steht; seltener ist nur eine einzige Anlage vorhanden. Daneben gibt es auch atrope Typen.

Wir sehen so keine morphologische Schwierigkeit, die Olacaceae vom Zweig der Urcentrospermen abzuleiten.

In bezug auf die Vegetationsorgane erscheinen bei den Olacaceen Sträucher, Bäume oder seltener Halbsträucher. Die

Opiliaceen

waren früher mit den Olacaceen vereinigt (63) und sind jedenfalls sehr nahe mit ihnen verwandt. Wir können sie sehr gut als einen verarmten Olacaceenkreis auffassen. Die sehr kleinen Tepalen werden bei der Fruchtreife nicht mehr vergrößert. Die zwitterigen Blüten enthalten einen stark reduzierten Fruchtknoten, der ein einziges Eichen ohne Integument führt. Von den Staubgefäßen ist nur noch der äußere, den Pseudopetalen opponierte Kreis erhalten. — Auch die Familie der

Octocnemataceen

kann in diese Reihe gerechnet werden. ENCLER-PRANTL (64) schreibt: „Diese Gattung läßt sich schwer an eine andere der Olacaceen anschließen und wird vielleicht als Vertreter einer eigenen Familie angesehen werden müssen. Die Blütenachse ist

mit dem eiförmigen Fruchtknoten verwachsen (man kann also von einem unterständigen Fruchtknoten sprechen).“ Er besitzt nur ein Fach. Was aber das Wichtigste für die Verknüpfung vieler Olacaceen und besonders mancher Proteaceen mit den Centrospermen ist: Es zeigt sich bei den Octocnemataceen ein deutlicher Übergang von zentraler zu pseudoparietaler Placentation. Die Placenta ist fadenförmig und der Wand angedrückt, mit drei hängenden Samenanlagen an langem Funiculus.

Damit wird die merkwürdige Erscheinung, daß in dem Familienkreise, der sich durch eine Centralplacenta auszeichnete, plötzlich wieder eine Parietal-Placenta erscheint, einer Erklärung zugänglich. Es kann dies einerseits durch ein Verwachsen der fadenförmigen Bildung mit der Wand erfolgen, wie wir es bei *Hippuris* angenommen haben und diese Ansicht durch Übergangsformen gestützt fanden. Andererseits kann es auch durch Wachstumsvorgänge erreicht werden, wie wir es bei den Aizoaceen gesehen haben. Auch hierfür gab uns der engere Kreis um die Olacaceen ein Beispiel in *Strombosia*. Dieser Umstand gibt eine Illustration für das Irreversibilitätsgesetz, nach dem nie wieder das einmal Aufgegebene weiter entwickelt wird, sondern eine andere Bildung erscheint.

Während in der früheren Form die Blütenhülle der Octocnemataceen als fünfklaippig bezeichnet wurde, gibt sie der ENGLERSche Syllabus (65) als aus zwei Kreisen aufgebaut an. Da aber das Urdiagramm der Centrospermen nie die Tepalen in zwei Kreisen zeigt, sondern, wie bei der Ableitung der *Polygonaceae* erwähnt wurde, diese zwei Kreise durch Verschiebung in der Anlage entstehen, so dürfen wir Gleiches hier erwarten. Dafür spricht vor allem die opponierte Stellung der Stamina, ihrer „Formel“ nach $3 + 2$. Es lägen dann keine Tepalen, sondern ein Dédoublement der Pseudocorolla vor. Auch sonst ist der innere Staminalkreis häufig in diesen Kreisen obliteriert. Ob der „kaum gelappte Discus“ nicht mit den Resten eines inneren Staminalkreises homologisiert werden könnte, möchten wir auf Grund der Beschreibungen allein nicht sicher entscheiden. Die Rückleitung auf das Urdiagramm der Centrospermen läßt diesen Gedanken verlockend erscheinen.

Die Ähnlichkeit mit manchen Polygonaceen werden noch vermehrt durch das hier vorhandene ruminierete Nährgewebe (66). „Nährgewebe von acht lamellenartigen, vom Integument her vor-

dringenden Leisten gefurcht. Sehr kleiner Embryo am Scheitel; Hypokotyl eiförmig, länger als die dünnen, flachen Keimblätter.“

Wir können so zusammenfassend die Octocnemataceen als eine ausgesprochene Bindeform betrachten, die Elemente aus verschiedenen Entwicklungsrichtungen in sich vereinigt zeigt. Gerade solche Familien lassen sich schwer in die „Schubladen der Systematik“ einreihen, für ein phylogenetisches System aber sind sie sehr erwünschte Dinge. — Zu demselben Grunde der *Santalales* gehört die Familie der

Grubbiaceae.

HIERONYMUS (67) sagt über sie: „Es kann wohl kaum ein Zweifel aufkommen, daß die *Grubbiaceae* mit den *Santalaceae*, mit welchen sie zuerst BARTLING und nach ihm BENTHAM vereinigt hat, am nächsten verwandt sind, nachdem sie früher mannigfach herumgeworfen worden sind. Dieselben stellen gewissermaßen den Urtypus der *Santalaceae* vor, indem hier noch der bei den *Santalaceae* zu ergänzende erste Kreis von Stb. vorhanden ist, und eine deutliche Verwachsung der Stf. der vor den B. der Blh. stehenden Stb. mit diesen noch nicht stattgefunden hat.“

Von einer Urform kann sicher nicht die Rede sein, denn diese Bewohner des trockenen Kapklimas sind in ihren vegetativen Organen schon ziemlich spezialisiert.

Die Blüte entspricht dem Urdiagramm der Centrospermen in den viergliedrigeren Kreisen P 4, A 4 + 4. Die vorhandene Diskusbildung ist stark behaart.

Die Stamina des äußeren Kreises sind kaum mit der Blütenhülle (Tepalen) verwachsen, die des innern gar nicht. In den beiden Antherenkreisen zeigen die Antheren durch Verkümmern der hinteren Fächer der Theken eine eigenartige dithecische Form. Das Connectiv überragt die Antherenfächer, die so seitlich angeheftet erscheinen. Wir möchten hierin die Andeutung einer Entwicklung sehen, die durch Dédoublement zu den merkwürdigen Blütenhüllen der Protealen führt. Für eine Ableitung dieser aus einem den Grubbiaceen nahestehenden Kreise spricht auch der mediane, zweikarpellige Fruchtknoten. Er ist in der Jugend zweifächerig, hat also eine Art pseudoparietaler Placentation und wird später einfächerig. In älteren Stadien reißt die Placenta an einer oder an beiden Seiten los. Die Samenanlagen stehen zu zweien, sind geradläufig und mit einem Integument versehen. Die Unter-

ständigkeit des Fruchtknotens ist eine Sonderentwicklung dieser Familie.

Im Hinblick auf die Ableitung der Santalaceen und auch Proteaceen ist die Verwachsung der Fruchtknoten verschiedener Blüten sehr interessant. Das gleiche werden wir bei den Batidaceen und Rafflesiaceen wiederfinden.

Die Früchte der Grubbiaceen stellen aus mehreren Blüten entstandene Synkarprien dar. Oft sind nur einzelne Blüten dieses „Zapfens“ fruchtbar. Die Samen enthalten ein öliges Nährgewebe.

Die ziemlich lange, seidige oder selbst wollig gekräuselte Behaarung könnte einen Anklang an die Proteales bedeuten. Halbparasiten finden sich unter den Grubbiaceen nicht.

Wir sehen hier wieder eine der isoliert stehenden Familien geringen Umfanges, die uns als kleine Sonderentwicklungen erhalten sind und von zwei divergenten Reihen manche gemeinsame Eigenschaften übernommen haben, daneben aber ihre eigenen Wege gegangen sind.

Die eine dieser beiden Reihen ist den bereits bei den Olacaceen angedeuteten Weg zum Salzparasitismus gegangen, die andere hat geführt zu den merkwürdigen

Proteales.

Betrachten wir die Ableitung der *Proteales* in diesem Sinne, so werden wir die Blütenhüllen derselben als Pseudocorollen auffassen. Der Tepalenkreis ist nur in wenigen Fällen erhalten geblieben, wie bei *Spatalla* (68), meist ist er obliteriert. Die Verhältnisse sind nicht ganz klar zu übersehen, weil sich vielfach noch Vorblätter finden, aber gerade diese „Vorkelche“ möchten wir im Hinblick auf die Plumbaginaceen hervorheben.

In den meisten Fällen ist von den Tepalen nur ein Schüppchen oder sogar nur Haare, eine Art „Pappus“, vorhanden, also eine Konvergenzerscheinung zu den Compositen.

Daß die Blüten vielfach die letzten Glieder verarmter Partialblütenstände sind, bezeugt die Tatsache, daß oft zwei Blüten in der Achsel eines Hochblattes stehen.

Sehr häufig sind die Blüten oder Blütenpaare zu Trauben, Dolden, Ähren oder Köpfchen vereinigt, also wieder das Zusammenfassen der verarmten Einzelblüten zu „cyathienartigen“ Blütenständen, nur daß der Weg hier nicht über die Windblüter gegangen ist.

Die zumeist bei den Proteaceen allein vorhandene „Blütenhülle“ ist demnach eine durch Dédoublement aus dem äußeren Staminalkreise entstandene Pseudocorolla, womit das Verwachsen-sein der vier Staubbeutel oder der vier Staubgefäße mit der Blütenhülle ohne Schwierigkeit morphologisch zu erklären ist. Das Dédoublement kann früher oder später einsetzen. Man braucht nur einmal die Bilder in ENGLER-PRANTL (S. 133 u. folg. Fig. 94, 100, 101, 103) betrachten, oder besser, die Stücke im Original nachzusehen, um zur Überzeugung der Richtigkeit unserer Auffassung zu kommen.

In der Charakteristik der Lehrbücher sind diese Dinge etwa folgendermaßen geschildert (69):

„Stb. 4, vor den B. der Blh. ihre Stf. selten ganz frei, meistens ihrer ganzen Länge nach oder zum Teil mit den B. der Blh. vereinigt, die A. frei, aufrecht, mit nach innen sich öffnenden parallelen Fächern, selten seitlich zusammenhängend, selten auch eine vordere oder hintere steril und die fruchtbaren A. zusammenhängend.“

Das Vorhandensein von: „vier oder weniger, mit den B. der Blh. abwechselnden, schüppchenförmigen oder polsterförmigen Wucherungen oder eine becherförmige Wucherung“ erklärt sich zwanglos als Rudiment des zweiten inneren Staminalkreises. Damit hätten wir die *Proteales* auf das Urdiagramm der Centrospermen gebracht. Die Ähnlichkeit mancher Proteaceen mit gewissen *Primulales*-Blüten ist nicht völlig von der Hand zu weisen.

Die Achse der Blüte ist häufig zu einem Gynophor gestreckt, was wir auch bei den Caryophyllaceen vorfanden: daneben gibt es auch sitzende Fruchtknoten.

Die Samenanlagen stehen entweder einzeln oder hängen zahlreich in zwei Reihen an pseudoparietalen Placenten. Das Gynophor macht uns vielleicht die Parietal-Placenten etwas verständlicher: wir können uns sehr leicht ein Hinaufziehen der Zentralplacenta vorstellen. Es wäre also eine Erklärung im Sinne der Aizoaceen möglich, dadurch, daß sich die Zentralplacenta kongenital mit dem Grunde streckt.

Die Mikropyle wendet sich dem Grunde zu. Der Gestalt nach gibt es amphitrope, anatrope oder atrope Eichen mit zwei Integumenten. Bei Anotropie sind sie an der „Bauchnaht“ aufgehängt, bei Geradläufigkeit hängen sie von der Spitze des Faches herab.

Da bei manchen Arten eine Teilung der Narben in zwei Lappen stattfindet, so braucht gar keine Bauchnaht vorzuliegen, diese könnte aus der sogenannten „parietalen Placentation“ erschlossen

sein. Das zweiklappige Aufspringen der Früchte könnte vielleicht leicht auch in diesem Sinne herangezogen werden.

Mitunter haben die Früchte falsche Scheidewände zwischen den Samen, die ihren Ursprung aus den äußeren Integumenten nehmen sollen. Oft sieht man deutliche Zusammenstellung zu zapfenartigen Ständen, die an die Casuarinaceen erinnern. Die Einzelfrüchte sind Steinfrüchte, Nüsse oder Balgfrüchte, meist mit dicken, verholzenden Pericarprien.

Der nährgewebelose Same besitzt zwei flache, gleich große oder zwei ungleich große Keimblätter, die aber durch sekundäre Vermehrung bis zur 8-Zahl kommen. Wir möchten auf ähnliche Konvergenzen bei den Coniferen hinweisen.

Nur selten sind die Biotypen mehrjährige Kräuter; Sträucher und Bäume wiegen vor.

Die Vertreter der Familie in regenreichen Zonen verschwinden an Zahl der Arten gegenüber den Bewohnern zeitweilig dürerer Klimate. Die ziemlich mannigfachen Blattformen wechseln zwischen stielrunden, fiederartigen und doppelt gefiederten. Neben kahlen Typen zeigen manche sehr dichte Behaarung. Auf die merkwürdige, eine oft weitgehende Spezialisierung bezeugende Anatomie kann hier nicht eingegangen werden.

Wollen wir unsere Ansicht zusammenfassen, so können wir den Proteaceen eine Ableitung aus der Mitte des Centrospermenastes zuweisen. Die Entwicklung ist hoch spezialisiert, nur ganz vereinzelt mögen noch etwas ursprünglichere Gattungen vorhanden sein. Die charakteristische pseudoparietale Placentation tritt uns auch in der kleinen Familie der

Balanopsidaceae

entgegen, die nach unserer Ansicht zu diesen Kreisen gerechnet werden muß.

Der Fruchtknoten erscheint hier durch zwei wandständige Scheidewände unvollkommen zweifächerig. Aus dem Grunde steigen in jedem Fache zwei umgewendete Samenanlagen auf. Der kurze Nabelstrang bildet durch eine Verbreiterung eine Art Deckel über die nach unten gerichtete Mikropyle. Die Eichen besitzen nur ein Integument.

Von den Samenanlagen gelangt nur eine in jedem Fache zur Embryobildung. Der Samen enthält große Keimblätter und ein kurzes Stämmchen. Das fleischige Nährgewebe ist nur dürftig entwickelt.

Die zwei Karpiden, aus denen der Fruchtknoten gebildet ist, gehen in kurze Narbenschkel aus. Die weiblichen Blüten der diözischen Pflanzen sind außen von einer Reihe kleiner Hochblätter umgeben. Die männlichen besitzen ein Blütenhüllblättchen und führen 2 bis 12 Staubgefäße; während die weiblichen Blüten einzeln stehen, sind die männlichen zu einem kätzchenartigen Blütenstande vereinigt.

Solche zu extremen Windblütern gewordene Formen in ein System einzureihen, ist natürlich nicht ganz leicht. Wir möchten aber besonders auf die falschen Scheidewände hinweisen, die ja auch bei den Proteaceen auftreten. In den männlichen Blüten sind die schwankenden Zahlen charakteristisch. Wir können sehr gut eine Pleiomerie annehmen und bekommen dann durch Ausbildung beider Staminalkreise die Zahl zwölf. Die lederige Beschaffenheit der Blätter ist zwar in beiden Familien vorhanden, doch sind solche Dinge von geringem taxonomischem Wert. Das gleiche gilt von den Steinfrüchten. Eher wird die Verknüpfung durch das Auftreten eingeschlechtiger Blüten bei den Proteaceen erleichtert, ohne daß dies ein zwingender Grund zur Verkettung beider Familien wäre. Gerade die Proteaceen Neukaledoniens sind den Balanopsidaceen nicht unähnlich. Im Hinblick auf die große Zahl von Schuppen unter der weiblichen Blüte von *Balanops* seien die bei den Neukaledoniern vorhandenen schuppenartigen Wucherungen unter der Blütenachse erwähnt.

Eine sichere Begründung des Anschlusses hat uns hier die serologische Untersuchung gegeben. Die morphologisch erschlossene „Verwandtschaft“ der *Balanopsidaceae* mit den *Myricaceae* und *Fagaceae* wäre demnach eine konvergente Bildung aus gleichem Grunde, aber auf verschiedenen Bahnen der Entwicklung, wie unserer Ansicht nach die *Amentales* nicht im strengen Wortsinn monophyletisch sind. Nach alledem möchten wir die Balanopsidaceen als einen zur Windblütigkeit übergegangenen Zweig der *Proteales* betrachten.

Im folgenden wollen wir den zweiten an die Olacaceen anschließenden Ast, die *Santalales*, behandeln, von denen wir als die verhältnismäßig ursprünglichsten die

Santalaceae

ansehen. Wie weit die Angabe, daß bei ihnen noch einige nicht zum obligaten Salzparasitismus übergegangene Vertreter vorkommen, richtig ist, können wir nicht ohne weiteres entscheiden.

HIERONYMUS (70) sagt jedenfalls, daß (von SCOTT) *Santalum album* auf Böden gefunden sei, die völlig frei von fremden Wurzeln waren.

Wir können wohl die echten Wurzelparasiten an die fakultativen Salzparasiten, oder besser an die Olacaceen, die auch teilweise Neigung zum Salzparasitismus zeigen, anschließen. Es wäre immerhin denkbar, daß die Keimpflanzen zunächst noch Salzparasiten gewesen waren, die erwachsenen Pflanzen sich davon frei gemacht hätten. Dieser Übergang zur völligen Autotrophie wäre dann mehr und mehr verloren gegangen und wir hätten schließlich die obligaten Salzparasiten auf Wurzeln vor uns. Von diesen zu den Salzparasiten auf oberirdischen Teilen nach Art der Mistel ist nur noch ein kleiner Schritt. Es läge eine gewisse Analogie zu mykotrophen Orchideen vor, bei denen alle Keimlinge die Heterotrophie zeigen. Dagegen gibt es bei gewissen Arten noch erwachsene Pflanzen, die völlig selbständig leben. Falls Ungunst der Standorte bei diesen einsetzt, kann ein Zurückkehren oder Stehenbleiben auf der Organisation der Jugendform eintreten. Daneben sind Typen vorhanden, die nur die Lebensart der Jugendform besitzen.

Der völlige Salzparasitismus, der mit Epiphytismus gepaart ist, ergibt dazu noch den Vorteil des erleichterten Lichtgenusses. Solche Platz- und Salzparasiten sehen wir bereits bei den Santalaceen; zur völligen Herrschaft gelangen sie bei den Loranthaceen. Der Salzparasitismus tritt zunächst auf, dann ist die Möglichkeit des Epiphytismus sekundär gegeben.

Im Blütenbau sind die Typen mit Zwitterblüten die ursprünglicheren; daneben gibt es monöcische und diöcische Blüten. Die eigentlichen Tepalen sind fast immer bis zur Unkenntlichkeit verschwunden, mitunter bilden sie noch eine Art Vorkelch. Da auch gleichzeitig Blütendeckblätter vorhanden sind, wird das Bild schwer übersichtlich. Das Vorkommen eines Calyculus ist immerhin eine gewisse Stütze für diese Ansicht und eine Ähnlichkeit mit den Protealen und der Mitte der Centrospermen (Plumbaginaceen usw.) unverkennbar.

Wir möchten somit die „Blütenhülle“ auch der Santalaceen durch *Dédoublement* des äußeren Staminalkreises erklären. Die Antheren sind dithecisch. Bei den Pseudopetalen kommt 3- bis 6-Zahl vor, es liegt also Pleio- oder Meiomerie vor; sie sind mit den Stamina am Grunde oder bis höher hinauf „verwachsen“.

Neben diesen kelchartigen „Blütenhüllen“ gibt es solche, die einer Corolla gleichen; am Grunde sind sie zu einer Röhre und häufig nach vorne mit dem Discus verwachsen, wodurch der Fruchtknoten mehr oder weniger unterständig wird. Daneben finden sich Fruchtknoten, die nur mit dem Grunde dem Discus eingesenkt sind, also oberständig erscheinen. Auf der Spitze des Fruchtknotens sieht man einen sehr kurzen Griffel, daneben auch zylindrische oder kegelförmige.

In dem einfächerigen Fruchtknoten steht eine zentrale Placenta, die aber mit der Wand verwachsen kann. Wir sehen wieder die pseudoparietale Placentation erscheinen, die für viele Abkömmlinge der mittelhohen Centrospermen so kennzeichnend ist. Die Anzahl der Samenanlagen beträgt nur selten 4—5, meist ist sie auf 1—3 gesunken; es kann sogar die Abgliederung aus der Placenta unterbleiben. Die Samenanlage hat kein Integument, der Same keine Schale. Der Embryosack tritt aus dem hängenden Eichen heraus.

Nur eine von den Samenanlagen erzeugt ein Embryo, der oft schief, mit der Hauptwurzel nach oben, in einem reichlichen, fleischigen Nährgewebe liegt. Die Keimblätter neigen zur Reduktion. Die Nüsse oder Steinfrüchte werden meist durch Vögel und Säugetiere verbreitet.

Wenn uns somit vor allem die staminodienartigen Bildungen innerhalb des Staubblattkreises dazu bewogen haben, die Santalaceen vom Urdiagramm der Centrospermen abzuleiten, sind wir uns wohl bewußt, daß man vielfach diese Bildungen nur als Auswüchse des Fruchtknotens bezeichnet. Wenn man bedenkt, daß bereits bei den Olacaceen die Reduktion des inneren Staubblattkreises eingesetzt hat, kann man das als eine hier weitergegangene Entwicklung auffassen. Betrachtet man die Verhältnisse rein morphologisch innerhalb einer abgeleiteten Familie, so braucht man nicht zu solchen Schlüssen zu gelangen, man hat eben den Typ als solchen vor sich. Bezweckt man dagegen eine phylogenetische Verknüpfung, zieht also mit den Stammformen Vergleiche, dann kann die erwähnte Discusbildung als etwas anderes erscheinen, z. B. in unserem Falle als der innere Staminalkreis, der seine Funktion völlig verändert hat und nun als Nektarium wirkt.

Die Santalaceen, bei denen sich im übrigen Kräuter, Bäume und Sträucher finden, lassen sich so zwanglos an die Olacaceen als der Anfang der *Santalales* anreihen.

Von der Abgangsstelle der Loranthaceen möchten wir noch die Familie der

Myzodendraceen

abzweigen. HIERONYMUS (71) schreibt: „Die M. stellen zweifellos eine verarmte Seitenbildung der *Santalaceae* dar, nähern sich aber durch ihre Lebensweise als Parasiten auf Baumzweigen und den Habitus mehr den *Loranthaceae*.“

Die Blütenhülle ist bei der männlichen Blüten völlig verschwunden. Die Staubblätter sind ebenfalls in ihrer Zahl sehr vermindert von fraglich vier bis zu eines. Die Antheren sind monotheisch.

Der Fruchtknoten der weiblichen Blüten ist mit einer Art Hülle verwachsen. Auf einem sehr kurzen und dicken Griffel sitzt eine dreilappige Narbe. Die Deutung der mit dem Fruchtknoten verwachsenen Hülle ist schwierig; wir möchten sie für die Tepalen halten. Die behaarten Borsten wären dann vielleicht als Stamino-dien zu bezeichnen, was sich natürlich schwer beweisen läßt; zu ähnlicher Deutung kommt auch WETTSTEIN (72).

Die drei Samenanlagen haben kein Integument und hängen von der bisweilen oben verlängerten, ziemlich dicken zentralen Placenta herab. Nur eine bildet einen Samen aus, dem die Schale fehlt. Der Embryo ragt aus dem Nährgewebe hervor, die Keimblätter sind verkümmert.

Im Habitus stellen die Myzodendraceen mistelartige Halbsträucher dar, deren Früchte durch den Wind verbreitet werden und sich mit Borsten am Keimbette festheften.

Wenn diese Familie mit den so stark reduzierten Einzelblüten und den ährigen Blütenständen nicht leicht einzureihen ist, machen die

Loranthaceen

hierin weniger Schwierigkeiten. Ihre Beziehungen zu den Santalaceen sind so unzweifelhaft, daß niemals irgendwelche Bedenken vorhanden waren.

Die Samenanlagen sind hier meist nicht ausgegliedert, wie es sich auch vereinzelt bei den Santalaceen zeigte (73). „Embryosäcke (Makrosporen) in einem zentralen konvexen Körper, welcher aus der Basis der Karpelle kongenital emporgewachsen ist, genau vor den einzelnen Karpellen entstehend oder in den Wänden der Karpelle eingeschlossen.“

Wir sehen wieder die pseudoparietale Placentation, nur in der für Parasiten so typischen Weise umgewandelt. Neben den echten Salzparasiten gibt es in der Familie auch völlige Parasiten ohne Keim- und Laubblätter (*Phrygilanthus*). Die Reihe hat von den Salzparasiten über Epiphyten zum völligen Parasitismus geführt.

Die Blüten der Loranthaceen sind zwittrig oder eingeschlechtig. Tepalen sind in manchen Fällen deutlich im Calyculus erhalten. Sie (nicht die Blütenachse) umgeben den Fruchtknoten und verwachsen mit ihm. Da die Staubblätter Dédoulementerscheinungen zeigen und eine Pseudocorolla ausbilden, sind die Verhältnisse schwer zu übersehen. Die Staubfäden des äußeren Kreises sind mit ihren Pseudopetalen verwachsen oder stehen ihnen frei gegenüber. Die Anzahl ist immer die gleiche wie die der Pseudocorolla. Die Analogie zu den *Proteales* und vielen niederen Centrospermen ist augenscheinlich. Auch sonst ähnelt dieser Blütenbau den Polygonaceen. Wir haben vier Glieder, „2+3“, also 5, oder auch „3+3“, also 6 Glieder; die Meio- und Pleiomerie ist hier genau so vorhanden, eine auffällige Parallele zu den *Proteaceae*. Die Pseudocorollen bestehen entweder aus getrennten Blättern oder es treten verwachsene Kronen auf und bieten das Bild von Hoch- oder Blumenblättern.

Die Staubgefäße sind meistens dithecisch, daneben kommen merkwürdige Fächerungen der Staubbeutel vor. Diese Fächer stehen senkrecht zur Achse der Staubbeutel und können nicht mit den „Fächern“ der Rafflesiaceen und Hydnoraceen homologisiert werden. Bei ihnen stehen sie parallel und sind durch Verwachsen von Stamina entstanden. Vom inneren Staminalkreis ist nichts mehr zu finden.

Der Fruchtknoten ist eingesenkt und, was für die Herleitung der Loranthaceen von den Centrospermen spricht (74), „nur selten eine zentrale, ihn fast vollständig ausfüllende und mit seiner Innenwand verschmelzende Placenta zeigend, meistens ohne Ausgliederung der Placenta und der Sa. Von den Embryosäcken meist nur 1, seltener 2 bis 3 fruchtbar.“

Charakteristisch ist die Viscinschicht, die die Frucht umgibt. Die Verbreitungsart durch Vögel ist also maßgebend. Da man die Santalaceen gern als ziemlich primitive Typen der Blütenpflanzen hinstellen möchte, so möge diese sicher nicht alte Verbreitungsart hervorgehoben werden. Die Taxaceen und *heutigen* Ginkgoaceen sind auch keine ganz alten Bildungen. Die Zufallsverbreitung und Windverfrachtung sind immer noch das Ursprünglichere. Erst

in der Kreide kommen die Vögel zur richtigen Ausbildung. Der Keimling liegt meist in der Nährschicht eingeschlossen, seltener hat er sie bei der Reife bereits verzehrt. Im Hinblick auf die Proteaceen möge noch die Vermehrung der Keimblätter auf 3 bis 6 erwähnt werden. Wir halten das für ein Zeichen der Ableitung, auch bei den Coniferen.

Vereinzelt nur trifft man bei den Loranthaceen in der Erde wachsende Wurzelparasiten an, hauptsächlich sind es in den Zweigen sitzende Nährsalzparasiten. Angeblich sollen noch Arten vorhanden sein, die autotroph sind; wieweit das richtig ist, können wir nicht entscheiden.

Besonders eigenartig sind manche Blütenstände der Familie. Wir sehen deutliche Übergänge zu cyathienartigen Blütenständen unter Verarmung der Einzelblüten (*Phoradendron*).

Es handelt sich somit um eine hochspezialisierte Sonderentwicklung, auf deren interessante Einzelheiten hier nicht näher eingegangen werden kann. — Wir kehren nun zum Stamm zurück und wenden uns den

Juglandaceen

zu, die sich an die Kreise um die *Polygonaceae* anschließen lassen. Wir möchten nicht so weit gehen, sie direkt von den Polygonaceen abzuleiten, aber sie müssen gemeinsame Vorfahren besessen haben. Wir zitieren hierzu BAILLON (75):

„Sans contester les analogies des organes de végétation avec ceux des Anacardiées et Bursérées, notamment a cause des sucres résineux et odorants des Noyers, ni les ressemblances des inflorescences que celles des Castanéacées et Salicacées, nous voyons surtout que, par le caractère fondamental de l'ovaire et de l'unique ovule orthotrope, ce petit group se rapproche des Polygonacées et des Myricées. On l'a aussi comparé aux Urticacées; mais il se distingue de toutes ces familles a ovule dressé par ses feuilles pennées et la structure de graines, à lobes descendants entre les cloisons incomplètes du pericarpe; ce qui rapelle un peu les ovules des Olacacées et Santalées.“

Man kann also nach BAILLON eine Verwandtschaft mit den Myricaceen und Polygonaceen direkt annehmen; die Castaneaceen, Fagaceen, Salicaceen, Urticaceen, Santalaceen und Olacaceen stehen ihnen wohl ferner. Am besten wird man die Juglandaceen als eine Sonderentwicklung direkt aus dem Stamm der mittelhohen Centrospermen bezeichnen.

In allen diesen Kreisen sehen wir eine starke Verarmung der Blüten. Daß aber die Juglandaceen sich von Vorfahren ableiten, die Zwitterblüten besaßen, dafür zeugt das gelegentliche Vorkommen hermaphroditer Blüten in männlichen Kätzchen (siehe EICHLER, 76). Besonders häufig sind diese Dinge bei *Platycarya*, die BAILLON und ENGLER eingehender behandeln. Auch die Trennung der Geschlechter in verschiedene Ähren ist hier nicht endgültig durchgeführt. In der männlichen Blüte haben wir keine Tepalen mehr, dafür sind beide Staminalkreise in je vier oder fünf Gliedern entwickelt.

Die weiblichen Blüten haben bisweilen einige Stamina am Grunde, die steril oder fertil sein können; nach den Abbildungen bei BAILLON scheinen sie in Dreizahl vorhanden zu sein. Auf den rein weiblichen Blüten beobachten wir 2 bis 3 Schüppchen, die man für Staminodien halten könnte. Ein Übergang von Staubgefäßen in Pseudocorollen ist uns ja in diesen Kreisen geläufig.

Wenn uns in den Zwitterblüten eine gewisse Ursprünglichkeit entgegentrat, so finden wir bei anderen Genera deutliche Reste von Tepalen und Pseudocorollen. Wir könnten z. B. in den weiblichen Blüten von *Juglans* die Vorblätter mit einem Calyculus und die Blütenhülle mit einer Pseudocorolla homologisieren. Bei den männlichen *Juglans*-Blüten kann in manchen Fällen noch deutlicher die Blütenhülle gefunden werden. Was im Einzelfalle Tepalen und Pseudocorollen sind, ist nicht immer sicher zu unterscheiden.

Unter den männlichen Blüten sehen wir solche mit nur wenigen Stamina neben Vertretern, die bis zu 30 aufweisen. Es liegt also Meiomerie und Dédoublement vor, wie wir es in den ganzen Kreisen gewohnt sind.

Die zwei Karpide in den weiblichen Blüten sind zu einer Fruchtknotenöhle verwachsen, in der nur eine einzige grundlegende, geradläufige Samenanlage steht. Das Vorkommen nur eines Integuments trat uns oft bei abgeleiteten Typen entgegen. Die „Blütenhülle“ ist dem Fruchtknoten mehr oder weniger angewachsen. Daneben gibt es noch deutliche Tepalen, die sich nach der Reife vergrößern und ein „Anthocarp“ mit Flügeln usw. ausbilden (siehe *Engelhardtia*, 77). Die Blütenhülle, die unserer Ansicht nach aus dem äußeren Staminalkreise stammt, steht mit ihnen alternierend.

Bei den Steinfrüchten bzw. Nüssen möchten wir die unvollständigen Scheidewände hervorheben. Es handelt sich um eine

Art Rumination des nährgewebefreien Keimlings. Der Same sitzt an der Stelle, wo die Scheidewände zusammentreffen oder am Grunde eines Mittelsäulchens. Wir sehen die falschen Scheidewände, die wir mit der pseudoparietalen Placentation homologisieren möchten, immer herrschender werden. Wirken sie sich auf einen einzigen Samen aus, erhalten wir den ruminieren Bau des Endosperms (manche Polygonaceen) oder des Keimlings (Juglandaceen). Erstreckt sich die Wirkung auf einen mehrsamigen Fruchtknoten, erhalten wir die pseudoparietale Placentation (*Salicaceae*, *Proteaceae*, *Balanopsidaceae*).

Wie bei allen ausgesprochenen Windblütern sehen wir bei den *Juglandaceae* eine Trennung der Geschlechter. Es gibt wenige Kreise, die die einzelnen Etappen so hervorragend beieinander zeigen. Anfangs finden wir noch die Reste der Zwitterblüten, dann haben wir die eingeschlechtigen Blüten noch in beiden Geschlechtern auf einem Blütenstand. Die Ähren werden eingeschlechtigt (*Platycarya*); die männlichen sind vermehrt (*Engelhardtia*). Dann werden die weiblichen Ähren terminal gestellt (*Pterocarya*). Schließlich setzt ein Verarmen der weiblichen Blüten ein (*Carya*, *Juglans*). Im Einklang mit unserer Ansicht vom Abgeleitetsein des Baumwuchses sehen wir bei den Juglandaceen nur Bäume auftreten.

Wir gehen also kaum fehl, wenn wir sie auf die Schneide des Überganges des Centrospermenastes zu den hochreduzierten *Amentales* stellen; natürlich sind sie ebenfalls eine Entwicklung für sich. Mehr und mehr kommt die Windbestäubung zur Geltung, die Einzelblüten verarmen und an ihre Stelle tritt der Blütenstand.

Zwei große Entwicklungen gehen von hier aus: die eine führt zu den *Salicales*, die andere zu den *Myricales*. Während wir bei den Polygonaceen und Juglandaceen eine Neigung zum Verarmen des Fruchtknotens an Samenanlagen auftauchen sehen (also eine Richtung auf die *Myricales* hin), die zumeist mit der Neigung zur atropen Gestalt verknüpft ist, geht die andere Richtung mit den stark betonten falschen Scheidewänden auf die *Salicales* zu.

Bei dieser Reihe bleibt zumeist der campylotrope oder anatropen Bau der Samenanlagen bestehen. Der Funiculus ist dann häufig von dem langgestielten Typ, der uns auf unserem ganzen Wege begleitete.

An diese Stelle möchten wir eine Reihe schwer unterzubringender Familien setzen. Bei den

Lacistemaceae

sind die Blüten klein, zwittrig und zu dichten Ähren vereinigt, von einem breiten, schuppenförmigen Deckblatt getragen. Die beiden schmalen, seitlichen Vorblätter könnten als die Reste von Tepalen gedeutet werden. Die Blütenhülle besteht aus sechs oder weniger Blättern; wir möchten sie für eine Pseudocorolla halten, die durch Pleiomerie auf die 6-Zahl gebracht ist. Der innere „Discus“ trägt ein einziges Staubblatt mit einem merkwürdigen Konnektiv. Man könnte ihn als einen Abkömmling des inneren Staminalkreises bezeichnen.

Der Fruchtknoten besteht aus 2 bis 3 Carpiden und hat 2 bis 3 wandständige Placenten. An jeder derselben hängen 1 bis 2 umgewendete hemianotrope Samenanlagen an langem Funiculus. Integumente sind in 2-Zahl vorhanden.

Die Frucht ist eine meist einsamige Kapsel mit reichlich Nährgewebe enthaltendem Samen. Der Embryo hat ein langes, zylindrisches Würzelchen und dünne, breit aneinanderliegende Keimblätter.

Den Biotypen nach handelt es sich bei den Lacistemaceen um Sträucher oder kleine Bäume mit ungeteilten Blättern.

Man hat diese Familie sowohl zu den *Piperales* als auch zu den Flacourtiaceen gestellt. Von den ersteren unterscheidet sie die Placenta. Falls tatsächlich eine pseudoparietale Placenta vorliegt, ist die Verknüpfung mit den Flacourtiaceen hinfällig. Erst nach der Lösung dieser Frage könnte man die Stellung genauer festlegen.

An diese Lacistemaceen lassen sich die

Piperaceen

anreihen, wenn sie auch nicht direkt von ihnen abgeleitet werden können; dazu sind ihre Blüten zu sehr umgewandelt und im Staminalkreise zu sehr verarmt.

Die Blüten der Piperaceen sind zwittrig, oder durch Abort eingeschlechtig. Während wir bei den Lacistemaceen noch sehr deutlich einen Calyculus als solchen erkennen konnten und auch eine Pseudocorolla vorfanden, ist bei den Piperaceen ein Calyculus nicht vorhanden oder doch umstritten. Bei *Piper* steht die Zwitterblüte häufig in einer Art Becher. „Die Blüten sind allerwärts mit

Deckblättern versehen, entbehren jedoch der Vorblätter.“ (78). „Die häufigste Form ist die eines gestielten Schildchens (*Piper*, *Peperomia*), seltener kommen kapuzenförmige oder schmale an der Spitze aufwärts gebogene Schüppchen (*Enckea*), oder kolbige Zäpfchen vor (*Pothomorphe*). Sie sind häufig mit den Blüten mehr oder weniger verwachsen.“

Was diese Reste im einzelnen sind, ist natürlich schwer zu sagen, es könnten eben teilweise die verkümmerten Rudimente eines Calyculus vorliegen.

Im Staminalkreise haben wir 1 bis 10 Glieder, die sich also auf zwei Kreise mit 5 Gliedern zurückführen lassen. Es ist kennzeichnend, daß die Sektion mit der reichsten Antherenzahl (*Muldera*) die Stamina „innerhalb einer fleischigen, fast kugeligen oder schiefen Hülle“ stehen hat (79). Solche Diagramme, die sich auf die Urcentrospermen zurückführen lassen, sind aber selten.

Sehr oft ist ein Kreis allein ausgebildet, wobei auch Pleio- und Meiomerie einsetzen kann. Manche Arten variieren mit 4, 5 oder 6 Stamina. Die Pleiomerie kann sich vielfach so auswirken, daß ein neuer Sector eingefügt wird und die Verhältnisse dann bis auf das fehlende Perigon völlig an die *Rumex*-Arten unter den Polygonaceen erinnern. Wir kommen dann zu Typen, die zwei dreigliederige Antherenkreise besitzen, was auf dieselben Umstellungen wie dort zurückzuführen sein dürfte.

So erklärt sich die Schilderung von EICHLER für die Gattung *Enckea* (später Untergattung von *Piper*). Da noch die äußeren Stamina größer sind, ist die Annahme einer ursprünglichen Zweigliedrigkeit des Piperalen-Andröceums verlockend.

Genau wie bei den *Rumex*-Arten kann nun der eine dieser Scheinkreise ganz oder bis auf ein Glied verkümmern. Die Reduktionen ergreifen dann auch noch den äußeren Kreis, wodurch alle Stamina bis auf 2, ja 1 verschwinden.

Daß aber die Pleiomerie die primitiv mit zweikreisigen Stamina versehenen Blüten ergreifen kann, dafür spricht das Auftreten von 12 Antheren, das EICHLER (80) erwähnt.

Wir möchten betonen, daß die Zahl der Karpiden auch vermehrt sein kann. Es gibt Piperaceen mit 4, 5, 6 und mehr Fruchtblättern; die Normalzahl ist 1 bis 4.

Kennzeichnend für die in gewisser Hinsicht an die Polygonaceen anklingenden Verhältnisse ist der Satz von ENGLER (81): „Wegen der geringen Konstanz in der Zahl der Staubblätter können die hierin sich zeigenden Differenzen nur zur Charakteri-

sierung von Untergattungen benutzt werden.“ Die Gattung *Peperomia* ist in dem Blütenbau ebenso stark abgeleitet wie in der Organisation der vegetativen Organe und der Eichen, auf deren Eigentümlichkeiten (Kaeno-Makrosporen, 1 Integument usw.) hier nicht näher eingegangen zu werden braucht, da diese Dinge ausführlich in der Arbeit von ZIEGENSPECK (in Mez, Archiv XVII, S. 212 bis 312) als abgeleitet gekennzeichnet worden sind.

Der Fruchtknoten ist immer einfächerig und trägt nur eine geradläufige Samenanlage. Das Nährgewebe ist besonders durch das Vorhandensein von Peri- und Endosperm charakterisiert; der Embryo ist klein.

An Biotypen finden wir Kräuter, Sträucher und Bäume. Die Blütenstände sind selten in Trauben oder Dolden aus Einzelähren gebildet, meist stehen die Ähren allein. Das Vorkommen mehrerer Ringe von Gefäßbündeln ist eine Eigenschaft, die gut in die Kreise der Centrospermen paßt.

Die Ölzellen, welche die Familie aufweist, waren eine von den Gründen für die Vereinigung der Saururaceen mit den *Piperales*, ebenso das Vorhandensein von Peri- und Endosperm. Es möge aber hervorgehoben werden, daß bei den Nymphaeaceen das gleiche Verhalten vorliegt. Die *Lactoridaceae* sind den *Saururaceae* sehr ähnlich und werden in die Nähe der Magnoliaceen gestellt. Diese niederen *Ranales* besitzen auch die Ölzellen. Wir möchten die Saururaceen von den Piperaceen abtrennen; besonders heben wir die unzweifelhaft parietale Placentation und die mehr oder weniger vorhandene Apokarpie hervor; die Trennung der Einzelkarpelle ist bei *Saururus* fast völlig durchgeführt. Mit HALLIER betonen wir die auch serologisch nachgewiesene Zugehörigkeit dieser Familie zu den niederen *Ranales*, als deren reduzierte Abkömmlinge sie mit ebensolchen der Centrospermen wohl eine gewisse äußerliche Ähnlichkeit haben, während die Piperaceen unserer Ansicht nach die reduzierten Abkömmlinge der mittelhohen Centrospermen sind und deren eigenartige Dédoublementserscheinungen ebenfalls aufweisen. Sie direkt von den Polygonaceen abzuleiten, ist allerdings wohl nicht angebracht, so groß die Ähnlichkeiten auch sind. Es handelt sich um zwei Familien mit vielfach analoger, aber divergenter Entwicklung aus gleichem Grunde. — Über die Stellung der

Chloranthaceen

möchten wir zur Zeit noch nichts Bestimmtes aussagen, da wir

keine serologischen Untersuchungen darüber angestellt haben. Es liegt hier eine sehr starke Reduktion vor; unserer Ansicht nach läßt sich aber die Familie einigermaßen mit den *Juglandaceen* verknüpfen. — Eine umstrittene Stellung besitzen auch die

Julianaceen,

deren Blüten zweihäusig sind; die männlichen stehen in sehr reich verzweigten Kätzchen. Die Zahl der Blütenteile schwankt stark, es liegen 4 bis 9 Glieder vor; wir möchten das als Pleiomerie deuten, wie wir sie so oft in den Mittelkreisen der Centrospermen antrafen. Ob es sich hier um Tepalen oder vielleicht besser um eine Pseudocorolla handelt, ist schwer zu entscheiden. Die Stamina würden dem inneren Kreise entstammen, da sie mit der Pseudocorolla alternieren. Wenn die Blütenhülle den Tepalen angehört, wären sie dem äußeren Kreise zuzuteilen.

Die weiblichen Blütenstände sind nach ENGLERS Syllabus „zu vier nebeneinander am Ende einer keulenförmigen, unterwärts zusammengedrückten Ähre eingesenkt“. Die kleine, weibliche Infloreszenz enthält 3 bis 4 freie Blüten. Um jeden Partialblütenstand steht ein Involucrum, das mit seinen sechs Lappen den Eindruck einer Blüte erweckt; 30 bis 40 solcher hochgradig cyathienartiger Partialblütenstände stehen immer zusammen. Aus einem jeden entwickelt sich in der Folge durch Verwachsung des Involucrums mit dem Fruchtknoten ein Synkarpium; erst nach seiner Verwesung gibt es die Samen frei. Wir möchten gerade diese Bildung von gemeinsamen Früchten aus mehreren Einzelblüten hervorheben, weil diese Erscheinung in den folgenden Kreisen oft zur Geltung kommen wird.

Die weibliche Einzelblüte ist nackt und enthält einen einfächerigen Fruchtknoten. Das sonderbar gestaltete Ovulum hat nur ein Integument. Der Funiculus ist breit und stark zu einem massigen Funicularappendix erweitert. Solche Bildungen kommen auch an anderen Stellen des Pflanzenreiches vor, wie bei den *Araceae*, *Anacardiaceae* und *Euphorbiaceae*, so daß man darauf keine Verwandtschaften aufbauen kann; sie sind auch bei den Balanopsidaceen als „Deckel“ vorhanden. Die Arillusbildungen der Salicaceen haben auch eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Funicularappendix, so daß man darin ebenso Beziehungen finden könnte, aber nicht braucht. Es ist natürlich nicht leicht, solche stark umgewandelten Samenanlagen in die Begriffe der

Morphologie einzureihen. Man wird sie aber mit einem gewissen Recht als anatrop bezeichnen können.

Da unsere Ableitung noch durch die Serologie gestützt ist, können wir die Julianaceen zu den Reihen mit dem langen Funiculus-Typ rechnen, aber eine Sonderheit werden sie immer darstellen. WETTSTEIN (82) stellt sie in unmittelbare Nähe der *Juglandaceen*. — In denselben Kreis möchten wir die

Leitneriaceae

hineinbringen. Wir finden bei ihnen noch gelegentlich hermaphrodite Blüten (83): „Il y a ça et là des fleurs femelles qui possèdent, en dedans de ce faux calice, une ou quelques étamines fertiles.“

Die weiblichen Blüten stehen in Ähren, die aus den Achseln abgefallener Blätter entspringen. Am Grunde besitzen die Ähren zahlreiche, sich deckende Niederblätter. Die einzelnen Blüten stehen in den Achseln behaarter Deckblätter, die etwas an die der Weidenkätzchen erinnern. Die Blütenhülle zeigt kleine, miteinander vereinigte schuppenartige Blättchen. EICHLER (84) bezeichnet sie als vierblättriges Perigon. Allerdings gibt er die Möglichkeit zu, zwei davon als Vorblätter zu deuten. Wir möchten diese Blättchen für Reste von Stamina erklären, wozu das erwähnte Auftreten von Zwitterblüten verleitet.

Der Fruchtknoten soll aus einem Karpell gebildet sein und enthält ein einziges, an der Pseudo-Parietalplacenta aufgehängtes Eichen. Es weist amphitropen Bau auf und richtet die Mikropyle nach oben. Integumente sind zwei vorhanden, das Nährgewebe ist wenig entwickelt. Die Keimblätter in der Steinfrucht sind fleischig und plankonvex, die Radicula des Embryo ist klein.

Die männlichen Kätzchen der in der Regel diözischen Familie zeigen eine sehr wechselnde Zahl von Staubgefäßen (3 bis 12). Während andere Autoren die Blütenhülle als fehlend angeben, schreibt BAILLON (85): „Les étamines sont tout a fait nues ou entourés à leur base de quelques bractées inégales, parfois unies de façon à constituer une sorte de petite périanthe.“

Die Leitneriaceen passen somit sehr gut in den Rahmen dieser Reihen. Von Verwandtschaften werden unter anderen auch die *Myricaceen* angegeben (ENGLER).

WETTSTEIN reiht sie provisorisch in seine *Myricales* ein (86).

Die zu behandelnden

Garryaceae

werden von ENGLER (87) in seine *Juglandales* als Vertreter einer

besonderen Reihe eingefügt. Wir folgen WANGERIN (in ENGLERS Pflanzenreich, 1910), wenn wir diese Familie in die Nähe der *Salicaceae* stellen, etwa an der Gabelung der höheren Centrospermen. Wie alle hier stehenden Familien hat auch sie noch einige ursprüngliche Eigenschaften neben den abgeleiteten. Die an sich schwierige Einreihung solcher Typen wird durch die phylogenetische Ableitung sehr erleichtert.

Die männlichen Blüten haben zunächst die Reste der Tepalen als „Kelche in Form von 3 bis 4 meist ungleich großen Läppchen oder Zähnen entwickelt oder undeutlich oder fehlend. Blb. 4, eiförmig länglich oder lineal, in der Knospe klappig, an den Spitzen bisweilen zusammenhängend. Stb. 4, mit den Blb. abwechselnd, mit freien Stf. und basifixen, linealen oder länglichen, nach innen oder seitlich mit Längsrissen aufspringenden A. Diskus und Fruchtknotenrudiment fehlend“ (88).

Die Blütenhülle wäre dann, wenn wir das Normaldiagramm der Centrospermen heranziehen, eine Pseudocorolla aus dem ersten Staminalkreise, die mit den Staubgefäßen des inneren Kreises alterniert, was dem Urdiagramm der Centrospermen entsprechen würde.

Auch in den weiblichen Blüten sehen wir den „Kelch fehlend oder aus zwei kurzen, gegenständigen, oberständigen Zipfeln gebildet. Discus sowohl wie Blb. 0, Frkn. eiförmig oder länglich, einfächerig; Gr. 2, pfriemlich, aufrecht oder später zurückgekrümmt, auf der Innenseite mit Narbenpapillen besetzt“ (89).

In Homologie mit den Juglandaceen können wir ein Verwachsen der Blütenhülle mit dem zweikarpelligen Fruchtknoten annehmen. Woraus diese entstanden ist, läßt sich nicht entscheiden. Die Placenten hängen von der Spitze des Fruchtknotens herab und scheinen auf der Bauchwand zu stehen. Im Hinblick auf die Julianaceen heben wir den „dicken Funiculus“ hervor, „der oberhalb der Mikropyle eine beider Sa. nach oben und außen gerichtet, Raphe dorsal“ (90).

Das Integument ist in Einzahl vorhanden oder unvollständig. In der ein- bis zweisamigen Beere liegt an der Spitze des Samens ein kleiner Embryo in einem reichlichen, fleischigen Nährgewebe.

Die kleinen männlichen Blüten stehen an Stielen quirlig gehäuft, in becherartigen Deckblättern hängender Kätzchen.

Die weiblichen Blüten sind sitzend oder nur kurzgestielt, in zierlichen Kätzchen stehend. Auch sie haben je zwei zu einem Becher verwachsene Bracteen. Die ganzen diöcisch verteilten

Stände sind seidig behaart. Im übrigen handelt es sich um Sträucher mit gegenständigen, meist lederartigen Blättern.

Wenn wir die Garryaceen unter diesen Gesichtspunkten betrachten, sehen wir keine Schwierigkeiten für die Einreihung in die Nähe der *Salicales*.

Eine sehr deutliche pseudoparietale Placentation findet sich bei den nun zu behandelnden

Salicaceae.

Der Fruchtknoten besteht aus zwei, seltener mehr Fruchtblättern, ist einfächerig und hat wandständige Placenten. Die Zahl der Karpiden kann, besonders bei einigen Pappeln, die wir auch sonst für ursprünglicher halten, auf vier steigen. Die Zahl der Narben schwankt zwischen 2 bis 4, doch kann auch eine weitergehende Spaltung auftreten.

Die Samenanlagen sind anfangs regellos mehrreihig, später aber gruppieren sie sich gleichmäßiger. Es macht dann den Eindruck, als wenn „sie fast zweireihig im unteren Teile der wandständigen Placenta inseriert erscheinen“ (91). Wir haben hier also fraglos eine Pseudoplacenta, die erst *nachträglich* die Anordnung einer parietalen vortäuscht. Daneben gibt es *Salix*-Arten, (*S. incana*), bei denen nur eine Samenanlage vorhanden ist. In dieser Beziehung fügen sich die Salicaceen sehr gut in unsere Reihe ein. Auch die unregelmäßige Lage der „Parietalplacenta“ spricht dafür: Einmal liegt sie auf der Seite der Narben, ein andermal auf der von ihnen freien Seite, also sozusagen an der Bauch- oder Rückenwand. Genau so regellos ist die Lage der Narben und der Placenta zur Anheftachse: Teils trifft die Verbindungslinie der Placenten bei Verlängerung auf die Achse, teils steht sie senkrecht dazu.

In bezug auf die Ableitung der Salicaceen-Blüte von hermaphroditen Blüten möchten wir PAX zitieren (92): „Die wechselnde Zahl der Stb., die verschiedene Ausbildung des Discus usw. zeigen, daß Reduktionen in der Salicaceen-Blüte sehr allgemein verbreitet sind; das Auftreten androgyner Blütenstände, ja das gelegentliche Vorkommen zweigeschlechtiger Blüten, wie sie BALL von *Populus* beobachtete und neuerdings auch HEINRICHER viel genauer von *Salix Caprea* L. beschrieb (Sitzungsber. d. Kais. Akad. der Wissensch. 1883. I. Abt. Febr.-Heft), lassen die Vermutung berechtigt erscheinen, die Weidenblüten von einem hermaphroditen Grundplan abzuleiten.“

Über den sonstigen Blütenbau wäre zu sagen, daß die Einzelblüten der Kätzchen in der Achsel von ganzrandigen oder zerschlitzen Bracteen stehen. Am Grunde haben sie einen becherförmigen oder zu einzelnen zahnartigen Schuppen reduzierten Discus, der unserer Ansicht nach der Rest einer Pseudocorolla oder der Tepalen ist. EICHLER sagt darüber folgendes (93): „Noch eine andere Frage möge hier berührt werden, die nach der morphologischen Natur der drüsen- oder becherförmigen Gebilde an der Basis der Salicineen-Blüten. Die meisten Autoren erkennen denselben nur einen akzessorischen Charakter, den von Emergenzen zu; einige aber, namentlich HARTIG, erklären sie für ein rudimentäres Perigon, unter Berufung auf die Verwandtschaft der Salicineen mit den Betulaceen und Corylaceen. In der Tat kommen dort, wie wir sahen, sehr rudimentäre Perigonformen vor; andererseits kostet es einigen Zwang, das Becherchen von *Populus* für eine bloße Emergenz zu halten und zwischen diesem und den einzelnen Drüsen von *Salix* bestehen alle Übergänge. HARTIGS Ansicht scheint mir daher nicht ohne weiteres abzuweisen; dem Einwand, daß bei den weiblichen Corylaceenblüten das Perigon oberständig ist, während es bei den Salicineen unterständig sein würde, läßt sich durch die bei den Myricaceen vorkommenden Zwischenformen begegnen. Im übrigen wird diese, sowie die vorhergehende Frage erst zu lösen sein, wenn die nähere Verwandtschaft der *Salicineae* sicher festgestellt ist, in welcher Hinsicht bekanntlich die Meinungen noch sehr auseinandergehen.“ Auch neuere Arbeiten bestätigen diese Auffassung. WETTSTEIN (94) steht ihr ebenfalls nicht ablehnend gegenüber; er spricht von den erwähnten Schuppen, die aber wohl auch als reduziertes Perianth aufgefaßt werden können.

Bei *Populus glauca* (HAINES, in Journ. Linn. Soc. XXXVII, 1906) treten wieder die Verhältnisse der Polygonaceen auf, mit der Meio- und Pleiomerie, denn sie zeichnet sich durch ein 5- bis 7-lappiges Perianth und häufig zwittrige Blüten aus.

Ein gleiches läßt sich von der männlichen Blüte sagen. Die Zahl der Stamina wechselt sehr stark; bei der Gattung *Populus* haben wir 4 bis 30, was nach unserer Ansicht auf Dédoublement bei den hohen Zahlen hinweist. Bei *Salix* sind es 2 bis 20 Stück. Interessant ist, daß bei der insektenblütigen Gattung meist nur die kleineren Zahlen (2 bis 5) auftreten. Eine regelmäßige Anordnung der Stamina ist nicht zu erkennen (95). „In ihrer Stellung vermochte ich weder selbst ein Gesetz auszumachen, noch ist ein

solches durch anderweitige Beobachtungen bekannt.“ Eine Verwachsung der zwei Stamina hat bei *S. purpurea* stattgefunden.

Im Hinblick auf die Samenanlagen sei noch erwähnt, daß sie anatrop und mit zwei Integumenten versehen sind. Teilweise ist Chalazogamie eingetreten. Die mit einem basilären Haarschopf versehenen Samen haben kein Nährgewebe. Die Frucht stellt eine Kapsel dar.

Unserer Ansicht nach haben wir in den Weiden einen Typus, der von der Windblütigkeit wieder zur Insektenblütigkeit übergegangen ist. Die schwankenden Kätzchen der Pappel sind zu den unbeweglichen Weidenkätzchen geworden, der funktionslose „Discus“ zu einem Nectarium. Die Überzahl der Staubgefäße ist geschwunden, der Pollen wird klebrig. Ob die Angabe, daß polare Weiden noch Windblüter seien (96), immer Geltung hat, müßte genauer untersucht werden. Auf alle Fälle sehen wir bei diesem Übergang zur Insektenblütigkeit die charakteristischen „cyathien“-artigen Blütenstände auftreten, wobei aber die Trennung der Geschlechter erhalten blieb. Wir werden diese Verhältnisse in den anschließenden Formenkreisen noch weiter getrieben sehen.

Ihren Vegetationsorganen nach sind die Salicaceen Bäume oder Sträucher. Ob Typen wie *S. herbacea* wirklich ursprüngliche Stauden oder durch Reduktion von Sträuchern entstanden sind, sei noch dahingestellt; es würde gegebenenfalls die Rückkehr zur ursprünglichen Bau- und Bestäubungsart zusammenfallen.

Die *Salicales* stellen nach alledem einen auch in der vegetativen Bauart spezialisierten, noch jungen, stark variationsfähigen Zweig dar. Wir möchten besonders die Unbeständigkeit der Grenzen der Arten bei den *Salices* betonen, weil diese ja auch durch ihre sekundäre Insektenblütigkeit als abgeleitet gekennzeichnet sind.

Mit dem Grunde der *Salicales*, nicht aber gut den heutigen Gliedern, selbst den windblütigen, läßt sich folgende Familie mit sehr zweifelhafter Stellung, die

Batidaceen

verknüpfen, die man bald zu den *Salicales*, bald zu den Centrospermen der landläufigen Fassung gestellt hat. Man dachte aber nicht an die Möglichkeit einer Verbindung beider Kreise, weil man die Pseudoparietale nicht erkannt hatte. DAMMER (97) schreibt: „Am besten läßt sich die mit keiner Familie näher verwandte Familie, welche schon wiederholt Gegenstand systematischer Erörterungen war, zwischen den *Amarantaceae* und *Phytolaccaceae*

unterbringen, doch zeigt sie auch Anklänge an die *Chenopodiaceae*.“ Anders äußert sich WETTSTEIN (98): „In neuerer Zeit wird, dem Vorgang VAN TIEGHEMS folgend, zumeist die kleine Reihe der *Batidales* mit der einzigen Familie der *Batidaceae* in diese Reihen-
gruppe der *Salicales* gestellt.“

Unserer Ansicht nach passen die *Batidaceae* sehr gut in diese Kreise hinein, wodurch wir sowohl der alten Ansicht wie der von VAN TIEGHEM gerecht werden, denn sie haben tatsächlich neben vielen „alten Merkmalen“ der Centrospermen eine ganze Reihe von solchen, die an die *Salicales* erinnern.

Sehr merkwürdig muß man die einfache Weise der Lösung solcher Fragen durch ENGLER finden; alle etwas unbequemen Kreise werden ohne irgendeinen verwandtschaftlichen Zusammenhang zu „-ales“ Reihen gemacht (Syllabus 176). Für uns stellen solche Kreise meist gerade die Binfamilien dar, die erst die Verkettung scheinbar getrennter Familien ermöglichen.

Das, was uns hier bei den Batidaceen morphologisch bewogen hat, sie in diese Kreise zu stellen, ist insbesondere der Bau des Fruchtknotens und der Frucht. „Alle weiblichen Blüten sind in einer Ähre untereinander verwachsen“ (99), also ganz die Verhältnisse der Julianaceen. Es ist klar, daß das gesamte Gebilde eine Sammelfrucht entwickelt. Dieses „Cyathium“ trägt noch die einzelnen Deckblätter der Blüten als leicht abfallende Schüppchen.

Der Fruchtknoten ist „ursprünglich einfächerig“ und „bildet eine falsche, laterale Scheidewand“. Das ist unserer Ansicht nach bei der „ursprünglichen“ Scheidewand auch der Fall. Die 2 Karpelle ergeben so einen vierfächerigen Fruchtknoten. In jedem Fache steigt von unten an langem Funiculus eine umgewendete Samenanlage auf, die ihre Raphe auf die Fruchtknotenmitte zuwendet. Diese basiläre, langgestielte Anlage ist ein Typus, dem wir bei Centrospermen häufig begegnet sind.

Die fleischige Sammelfrucht beherbergt etwas gekrümmte Samen ohne Nährgewebe mit länglichen, plankonvexen Keimblättern.

Während die weiblichen Blüten nackt sind, also den Julianaceen-Blüten auch hierin gleichen, ähneln die männlichen ihnen noch viel mehr; auch an die Garryaceen lassen sich gewisse Anklänge finden. Sie stehen einzeln in der Achsel von breiten, schuppenförmigen Deckblättern. Die Tepalen sind zu einer vor dem Aufblühen geschlossenen, dabei unregelmäßig aufreißenden, vom Rücken zusammengepreßten Hülle verwachsen.

Die Glieder der Kreise sind in 4-Zahl vorhanden. Die äußeren Stamina sind zu einer vierspateligen Pseudocorolla umgewandelt. Der innere Staubgefäßkreis ist auch viergliedrig entwickelt und trägt die großen Antheren beweglich. Der Pollen ist klein. „Reste“ des Fruchtknotens sind oft in der Mitte zu erkennen, so daß wir die ganze Blüte sehr gut auf das Urdiagramm der Centrospermen zurückführen können.

Im übrigen stellen die Batidaceen einen sehr spezialisierten Typ der Salzpflanzen mit fleischigen Blättern dar, der vielfach an die succulenten Chenopodiaceen erinnert.

Ogleich die Familie natürlich eine Sonderentwicklung, vor allem in bezug auf den vegetativen Bau, darstellt, so können wir doch in dem Verwachsen der Einzelblüten einer weiblichen Ähre sehr wohl einen Übergang zu den nun folgenden, noch sonderbarer gestalteten Kreisen der Balanophoraceen und Rafflesiaceen erkennen.

An den Anfang der ersteren Familie möchten wir in Anlehnung an die alten Auffassungen von ENGLER die

Cynomoriaceae

stellen. Auch WETTSTEIN (100) stellt sie in die Reihe der Balanophoraceen, wobei er allerdings auch die Loranthaceen mit in seine *Santalales* einbezieht. Diese Auffassung möchten wir nicht teilen. Durch die Ähnlichkeit der weiter abgeleiteten Kreise, die aus gemeinsamem Grunde stammen und sich auf ein gemeinsames Ziel hin entwickeln, kann man wohl zu solchen Schlüssen kommen. Aber die Betonung des Partialblütenstandes und das Verschmelzen zu cyathienartigen Körpern in diesen *Balanophorales*, wie wir die Reihe im gesamten nennen wollen, sind Eigenschaften, die den *Santalales* in unserem Sinne fast abgehen, oder doch nicht in dem Maße und in gleicher Häufigkeit zur Entfaltung kommen (*Phoradendron*). Unserer Ansicht nach können die genannten Erscheinungen bei den jetzt zu besprechenden Kreisen nur durch eine Rückkehr der sekundären Windblüter zur Insektenbestäubung erklärt werden.

Wir möchten gerade die Unterschiede der Cynomoriaceen gegenüber den Balanophoraceen nicht in dem Sinne einer Trennung beider Kreise werten, sondern die Möglichkeit, hierdurch zu einer Verkettung mit anderen Kreisen zu gelangen, betonen.

Da wir die Integumentlosigkeit als eine besonders bei Parasiten häufiger vorkommende abgeleitete Eigenschaft ansehen, so ist uns das Vorkommen noch eines Integumentes fleischiger Beschaffenheit bei Cynomoriaceen sehr willkommen. Auch in den vorhergehenden Familien sahen wir diese Erscheinung auftreten. Das Geschlossensein der Integumente bezeugt, daß die Mikropyle funktionslos wird, ein Zeichen von Reduktion. Wir erinnern wieder an das unvollständige Integument der Garryaceen. Der gleichen Dinge finden sich später auch bei den *Urticales*.

Daß Ähnlichkeiten zwischen Cynomoriaceen und Hippuridaceen bestehen, ist bei diesen stark reduzierten Formen leicht erklärlich; *Hippuris* steht ja in unserer Anordnung auch nicht weit entfernt.

Da es sich bei *Cynomorium* um eine noch nicht so starke, durch Innenfaktoren bedingte und durch Parasitismus geförderte Umformung handelt, ist uns die Verschiedenheit des Rhizombaues gegenüber den weiter abgeleiteten Gliedern der phylogenetischen Reihe ein erwünschter Umstand. Das Rhizom befindet sich außerhalb der Wirtspflanze und trägt Fortsätze von einigen Millimetern Länge; es verwächst dann mit den allseitig an das Rhizom herantretenden feinen Faserwurzeln der Nährpflanzen. Wir haben also noch eine richtige Ausnutzung durch Haustorien von wurzelartiger Beschaffenheit. Der Rhizombau als gegliederter Stammteil ist noch erhalten, daher der unmittelbare Übergang von dem an der Spitze wachsenden Rhizom in den oberirdischen Blütenstand. Es wäre interessant, die genauere Keimungsgeschichte zu kennen; aus den alten Angaben von WEDDELL (Archiv Mus. hist. nat. vol. X, 1858—1861) kann man nur wenige Rückschlüsse ziehen. Danach tritt aus der Mikropyle ein fadenförmiger Körper hervor, ein „hypokotyles Glied“ im Sinne von GOEBEL oder ein rhizomartiges Gebilde, das man vielleicht, mit dem Mykorhizom der Orchideen vergleichend, ein Haustorhizom nennen könnte (101). Es schwillt zu einem spindelförmigen Körper an, sobald es auf eine Nährwurzel trifft. Nach den Abbildungen bei ENGLER-PRANTL (102) bleibt das Organ längere Zeit auf diesem Stadium stehen und wird allmählich zu einem knolligen Gebilde. Wie die weitere Entwicklung vonstatten geht, ist uns nicht bekannt geworden. Wir möchten glauben, daß das Rhizom mit seinen Saugfortsätzen genau so entsteht, wie die Blütenkolben der Balanophoraceen. Indem später Fortsätze in das Gewebe der Wirtspflanze eindringen, findet eine vollständige Verschmelzung statt.

Wenn die ganze Bildung auf die Fortsätze allein reduziert ist, kommen wir zur Organisation der Rafflesiaceen. Wir möchten die Balanophoraceen als einen auf der Jugendform von *Cynomorium* stehengebliebenen Typus betrachten. Die Folgeorganisation des Rhizoms wird hier mehr oder minder übersprungen. Bei *Lophophytum*, das wir auch im Blütenbau etwas tieferstehend halten, finden wir außer dem Haustorhizom noch ein unter dem Blütenstand vorhandenes Rhizom. Die Haustorialfortsätze, wie sie *Cynomorium* besitzt, trägt es jedoch nicht. Das Rhizomglied ist (103) „nach oben mit lanzettlichen, dachzieglig gelagerten, bald absterbenden und abfallenden, aber ihre verdickte Basis zurücklassenden Schuppenblättern bedeckt.“

Der zweite Typus der Balanophoraceen-Reihe nach ENGLER bietet ebenfalls noch eine Andeutung des Rhizomes von *Cynomorium*, aber es ist zu einem anderen Gebilde umgewandelt (104). „Er wird durch *Helosis*, *Langsdorffia*, *Thonningia* und *Scybalium jamaicense* (Swartz) Eichl. repräsentiert, bei welchen von der primären Knolle zylindrische Zweige ausgehen, welche da, wo sie mit einer Nährwurzel in Berührung kommen, knollig anschwellen, sich auch bisweilen dichotomisch verzweigen und bei *Helosis* mitunter Überbrückungen von zwei Zweigen aufweisen. Auch die aus den knolligen Anschwellungen der *Helosis*-Rhizome hervorgehenden Zweige sind wieder zylindrisch und erscheinen gewissermaßen als durch die Knolle hindurchgewachsene Wurzeln.“

Der letzte Typus bleibt auf dem Haustorhizom allein stehen, aus dem direkt entweder endogen der Blütenstand entspringt (*Sarcophyte*, *Rhopalocnemis*, *Balanophora*), oder alles exogen ist wie bei *Langsdorffia*.

Wir möchten nicht versäumen, hier GOEBEL zu zitieren (105): „Der *Orobanche*-Typus ist dadurch ausgezeichnet, daß bei der Keimung zwar das Sprossende des Embryos gewöhnlich verkümmert, aber das Hypokotyl zu einem extramatricalen Knöllchen anschwillt, an welchem Neubildung von Organen stattfindet. Bei *Orobanche* sind dies, wie oben dargestellt, nur Wurzeln und Blütenstände, an jeder Knolle tritt nur *einer* auf. Von diesem einfachsten Falle ausgehend, können nun die Hypokotylknollen eine weitere Ausbildung erfahren, namentlich bei den Balanophoreen. Auf den merkwürdig zusammengesetzten Bau der Balanophoren-Knollen kann hier nicht eingegangen werden.“

„Es sei nur daran erinnert, daß sie eine Doppelbildung darstellen, indem in die Hypokotylknolle der Parasiten hinein auch

Gewebestränge der Nährpflanze wachsen. Die Wurzelbildung ist vollständig verschwunden. Die Knollen lassen sich, wie es scheint, folgendermaßen anordnen:

1. Die Knolle vergrößert sich stark und bringt so eine größere Zahl von Infloreszenzen hervor (*Scybalium fungiforme*).

2. Die Knolle bildet unregelmäßige Auswüchse, deren jeder endogen eine Inflorescenz erzeugt (*Balanophora*).

3. An der Knolle entstehen längere Zeit fortwachsende Auswüchse. Diese bilden sich, wie es scheint, teils endogen (*Helosis*), teils exogen (*Langsdorffia*). Im ersteren Falle könnte man sie vielleicht als vegetativ gewordene Infloreszenzen betrachten, ähnlich wie die Ausläufer von *Fragaria* und anderen Rosaceen. Doch fehlt eine Untersuchung der Vegetationspunkte und, da ihre Spitze, wie es scheint, nicht zur Inflorescenzbildung übergehen kann, so wird es einfacher sein, sie mit denen von *Langsdorffia* gleichzusetzen. Es legen sich diese Knollenausläufer auch an Wurzeln der Nährpflanze an und entwickeln dort Haustorien und neue Knollen, andererseits entstehen an ihnen endogen Infloreszenzen.“

„Die Knollenauswüchse von *Langsdorffia* scheinen nach den EICHLERSchen Abbildungen exogen zu entstehen — dasselbe gilt wohl für die kantigen, lange fortwachsenden unterirdischen *Hydnora*-Triebe.“

Diese Triebe sind ebenfalls eine Bildung, die wir für ein Zwischenglied zwischen Haustorium und Rhizon halten.

„Aus der Knolle entspringen horizontal unter dem Boden verlaufende, blattlose, etwa fingerdicke, am Ende kegelförmig verjüngte wurzellose Ausläufer, die 5 bis 6 Längsrippen haben. Sie können, wenn sie in Berührung mit der Wurzel einer Nährpflanze kommen, Haustorien in diese entsenden. Umhüllt sind sie von einem korkartigen Gewebe, das auch den Vegetationspunkt bedeckt. An den Rippen entstehen unter dem Korkmantel, also endogen, die Blüten, welche über den Erdboden treten. Die kleinen Höcker, die man vielfach an den Rippen antrifft, darf man wohl als abortierte Blütenanlagen betrachten.“

„Der anatomische Bau der Ausläufer, die eine ausgiebige Blütenbildung ermöglichen, stimmt auch hier mit dem der Sproßachsen überein. Sie wurden oben mit den Knollen der *Dioscorea*-ceen verglichen, die als Auswüchse des Hypokotyls entstehen.“

„Bei den *Rafflesiaceen* ist ähnlich wie *Arceuthobium minimum* der extramatrix Teil des Parasiten beschränkt auf die Blüten. Die Haustorien stellen allein den Vegetationskörper dar, der ent-

weder die Wurzel der Nährpflanze durchwuchert, wie bei *Rafflesia* und *Brugmansia*, oder die Sproßachsen Wenn man den Vegetationskörper dieses Parasiten als „Thallus“ bezeichnet, so ist dies natürlich nur ein Ausdruck für eine äußere Ähnlichkeit. In Wirklichkeit liegen reich entwickelte, selbständig fortwachsende Haustorien vor.“

„Auf der Oberfläche des Sprosses der Nährpflanze erscheinen nur die kleinen Blüten des Schmarotzers.“

Auch die neuerliche Bearbeitung von *Brugmansia* durch CARTELLIERI (106) bezeugt die Eigenartigkeit dieser „Mycele“, die wir mit GOEBEL für selbständig gewordene Haustorialfäden halten möchten. Das Floralpolster entspräche denn dem Haustorhizom. Die Blüte selbst kann sich nach den Angaben von GOEBEL exogen oder endogen bilden.

In bezug auf die vegetativen Organe ist also die Ableitung der *Balanophoraceae*, *Rafflesiaceae* und *Hydnoraceae* möglich, wenn auch schwer zu entscheiden ist, ob es sich um Analogieen oder Homologieen handelt. Wir dürfen nicht vergessen, daß andere Parasiten weit entfernter systematischer Stellung ähnliche Dinge zeigen (*Orobanch*). Wie sehr sich Parasiten und Mykotrophe infolge von analoger Entwicklung gleichen können, dafür sind *Cassytha* und *Cuscuta*, ebenso wie *Orobanche* und *Monotropa* berechte Beispiele. Wichtiger wäre somit, eine Ableitung in den generativen Organen vorzunehmen, wenn sie auch wegen der ungeheuren Plastizität, die gerade hierin Parasiten entwickeln, nicht leicht ist. Die Pflanzen dieser Kreise haben eben nicht mit den Nährstoffen hauszuhalten und können ihren Überschuß an Variationsmöglichkeiten zur Bildung von äußerst interessanten und bizarren Formen verwenden, bzw. sind solche völlig „unabgeklungenen“ Bildungen hier möglich.

Als Ausgangspunkt der Entwicklung dieser Kreise sehen wir die Blütenstände der *Cynomoriaceae* an. Sie besitzen dreieckige bis eilanzettliche Schuppenblätter, in deren Achseln Scheinköpfchen stehen. Die Tragblätter fallen später ab. An der Hauptachse stehen männliche Blüten; weibliche und Zwitterblüten sind in verarmten Dichasien vereinigt. Daneben kann aber die Anordnung auch regellos sein.

Sowohl männliche wie weibliche und Zwitterblüten haben noch eine Blütenhülle aus 1 bis 5 Blättern, die aber ebenso wie die Tragblätter unregelmäßig stehen.

Die männlichen Blüten sind auf ein einziges echtes Staubblatt reduziert. Es ruht auf einem kleinen Absatz, den man als Fruchtknoten deuten könnte. Die Hülle der weiblichen und Zwitterblüten ist halb- oder ganz-oberständig. Es ist nicht zu entscheiden, ob man die Bildungen als Staminodien oder Tepalen bezeichnen soll. Im Hinblick auf die Zwitterblüten möchten wir an Staminodien nach Art einer Pseudocorolle denken und darauf aufmerksam machen, daß ähnliche Bildungen uns auf dem ganzen Aste von den *Juglandales* an begleiteten.

Der Fruchtknoten ist stark reduziert und trägt ein von oben herabhängendes Eichen mit einem dicken Integumente, das geschlossen bleibt. — Die nächste Etappe wären vielleicht die

Mistropetaloidae.

Der Blütenstand ähnelt einem Kolben, hat lineal spatelförmige Tragblätter und zwei seitliche konkave lineare Vorblätter unter den sitzenden Blüten, und zwar sind oben die männlichen, unten die weiblichen. Die männlichen Blüten zeigen eine fast zygomorphe Blütenhülle, zwei fruchtbare und ein unfruchtbares Staubgefäß. Das Rudiment des weiblichen Fruchtknotens taucht als Warze auf. *Die Staubblätter stehen vor den Blütenhüllblättern.* Wir können also von einer Pseudocorolla sprechen und sehen darin Anklänge an die Verhältnisse am Grunde des Astes.

In der weiblichen Blüte finden wir wieder eine oberständige Blütenhülle mit drei Lappen. Der Fruchtknoten hat noch eine freie Placenta, die vielleicht in Scheidewände auswächst. An je einem einzelligen Funiculus hängen drei Samenanlagen herab, die auf den Embryosack reduziert sind. In der Blüte stehen zwei Staubblatttrudimente vor den Hüllen. Wenn so die *Mistropetaloidae* noch manche ursprüngliche Reste vermuten lassen, so zeigt die Organisation doch viele über *Cynomorium* hinausgehende Züge. — Bei den

Dactylanthoideae

macht die Reduktion weitere Fortschritte. Die Blütenstände bestehen aus zahlreichen zylindrischen Kölbchen, an deren Grunde Vorblätter stehen oder auch fehlen. Die männlichen Blüten besitzen keine Hülle mehr, nur 1 bis 2 bereits verwachsene Staubgefäße. Dagegen zeigt sich in den weiblichen Blüten noch ein Rest der Hülle als 2 bis 3 epigynische Fortsätze.

Nur in mancher Hinsicht primitiver ist die Gruppe der

Lophophyteae.

Die monöcischen oder eingeschlechtigen Blütenstände sitzen auf einzelnen Kölbchen zusammen. Die männlichen Blüten tragen zwei freie, sitzende oder gestielte Stamina. Eine Hülle fehlt ihnen. In der Mitte kann der Rest eines Pistilles vorhanden sein oder fehlen.

Die weibliche Blüte ist mit später abfallenden Tragblättern versehen. Das Kölbchen kann sich *oben schildartig erweitern und die weiblichen Blüten decken*. Die Zentralplacenta im Fruchtknoten ist anfangs frei, später hängt sie mit dem Scheitel des Faches zusammen und erweitert sich zu einer Scheidewand. Die Pseudoplacenten und Scheidewände sind unserer Ansicht nach ein Grund für die Einreihung in diese von den Centrospermen abstammenden Familienkreise. An der Spitze trägt die Placenta zwei umgewendete Samenanlagen, deren lang zylindrische Embryosäcke nahe an der Placenta liegen. Zuletzt verwachsen die Samenanlagen mit ihr. Dieser Prozeß wird in höheren Reihen proleptisch. Wir heben die getrennte Anlage und das nachträgliche Verwachsen hier hervor. Die zwei Griffel ragen aus einer Einsenkung hervor, was möglicherweise einen letzten Rest der Blütenhülle andeuten könnte. Wir möchten im Hinblick auf die Ableitung der *Cytineae* betonen, daß die Samenanlagen hier zwar integumentlos sind, sonst aber umgewendet und wenig reduziert erscheinen. — Die

Sarcophytoideae

zeigen die ersten Anzeichen der Verschmelzung der einzelnen Blüten.

Im männlichen Geschlechte sind die Staubgefäße zu einem gestielten Knopfe verwachsen. Am Grunde jedes Knopfes steht ein Tragblatt. Diese zu dreien angeordneten Gebilde machen den Eindruck einer Blüte. Eine solche Bildung entspricht einer männlichen „Blüte“ der Diagnose.

Die weiblichen Blüten stehen in rispenartigen Ständen. Die einzelnen Fruchtknoten *sind seitlich miteinander verwachsen*, so daß ein den weiblichen Kätzchen von *Batis* ähnliches Gebilde entsteht. Es handelt sich um ein „Synanthium“, ein Verschmelzungsprodukt einzelner Blüten.

Die Placenta ist im Anfang noch frei und trägt drei herabhängende, auf den Embryosack reduzierte Samenanlagen an einem einzelligen Funiculus. Später verwächst alles miteinander.

Von dieser Organisation gehen unserer Ansicht nach zwei Reihen aus, die erste zu den

Cytineae,

wo bereits die Organisation der vegetativen Organe der Rafflesiaceen zutage tritt.

Der einfache, traubige Blütenstand mit monöcischer und diöcischer „Blütenverteilung“ bleibt noch gewahrt. Wir halten aber die Blüten für Cyathien.

In den männlichen Partialblütenständen verschmelzen die Staubgefäße der Einzelblütenstände miteinander zu einem kolbigen Gebilde. Die Vorblätter werden blütenhüllenartig und können zu einer Röhre verwachsen. Die weiblichen Blüten formen sich genau so, wie etwa die Karpiden der Rosaceen aus der spiraligen Stellung zu einem unterständigen Fruchtknoten werden. Nach unserer Ansicht handelt es sich hier nicht um verzweigte Placenten, sondern um eine große Zahl von Einzelblüten, deren Placenten sich später zu einem gelatinösen Gewebe vereinigen. Als Neubildung tritt eine große Fruchtbarkeit auf. Möglicherweise hat diese Gruppe aber nicht von den heutigen Balanophoraceen ihren Ausgang genommen, sondern von solchen Vertretern, die noch nicht im Fruchtknoten so verarmt und in den Samenanlagen noch nicht so umgebildet waren. Die Kreise, aus denen die Entwicklung ging (*Salicales* bzw. deren Vorfahren), hatten ja auch noch viele Placenten und doppelte Integumente. Letztere können bei den Cytineen auf eins fallen.

Die heutigen Balanophoraceen wären so auch ihrerseits wieder Bindeformen, die zum Teil ihre eigenen Wege gegangen wären.

Als Ausgangspunkt unserer Betrachtungen hatten wir die Cynomoriaceen und *Lophophyteae* gewählt. Wie so oft, sind auch bei den Balanophoraceen die atropen und in der Chalazaregion umgebogene Samenanlagen eine Ableitung aus dem ursprünglichen anatropen Eichen. In Familien, die sich getrennt fortgebildet haben, ist oft die anzestrale Form noch erhalten geblieben, welche den Bindeformen abhanden gekommen ist. In der sonstigen Entwicklung können beide sehr weit abgeleitet erscheinen.

Die „Corollen“ der Cytineen sind damit ebenfalls Deckblätter der Blütenstände. Wir sehen hier Verhältnisse, welche WETTSTEIN

sehr erwünscht sind, um aus Blütenständen von Windblüchern „Blüten“ reicher Gliederzahl zu konstruieren. Das tritt auf, jedoch nur vereinzelt an den Enden von Ästen, nicht am Übergang der Proconiferen zu den Proangiospermen. — Der Blütenstand der

Apodantheae

würde dann eine Abzweigung aus dem Grunde der Cytineen darstellen. Die Floralpolster entwickeln nur noch kleine Partialblütenstände. Die anatropen, verschieden lang gestielten Samenanlagen haben aber ihre 2 Integumente und die gute Ausgliederung beibehalten. Ihre Anordnung kann an 5 Placenten, oder unregelmäßig erfolgen. Die scheibenartige „Kolumna“ mit einem Kranze aufgetriebener Haare wäre dann die Achse der verwachsenen männlichen Partialblütenstände. Die Reihe ist dadurch charakterisiert, daß die Zahl der Partialblütenstände fällt und diese selbst stark blütenartig werden. Der Eichenbau ist jedoch auf einem ursprünglichen Zustande stehen geblieben.

Die zweite Reihe von den Sarcophytoideen aus geht nun in den Balanophoraceen weiter. Die Zahl der Partialblütenstände bleibt hier zwar erhalten, aber die Verschmelzung geht noch weiter und in ihrer Gesamtheit bilden sie ein durchaus blütenartiges Organ. — Bei den

Scybalieae

besteht der ei- oder scheibenförmige Gesamtblütenstand aus vielen kleinen, verflachten Köpfchen; männliche und weibliche Blüten stehen gemischt.

In dem männlichen Partialblütenstande ist eine Verlängerung der Partialblütenachse von der Staubblattachse eingeschlossen. Um die Staubgefäße stehen drei Blätter, die die Tragblätter der verschmolzenen Partialblütenstände erster Ordnung sind; diese sind zu solchen zweiter Ordnung verwachsen und das Ganze blütenartig geworden. Die Dinge liegen also hier genau so wie bei den *Cytineae*. Das Verschmelzungsprodukt öffnet die Theken an der Spitze durch Poren, wie wir das später bei den *Rafflesiaceen* sehen.

Die weiblichen Blüten sind von einer Anzahl paraphysenartiger Haare umgeben. Im Innern der 2 Karpiden steht eine anfangs freie Zentralplacenta, die später mit der Fruchtknotenwand verwächst. Sie bildet Scheidewände aus, währenddessen sich die Samenanlagen mit den Wandungen allseitig vereinigen. Im Gynoeceum finden sich zwei Embryosäcke. Die Eichen sind um-

gewendet, aber sonst wie bei *Scybalium*, *Lophophytum* und *Lathrophytum* wenig reduziert, nur fehlen ihnen die Integumente.

Die Samenanlagen der

Helosioideae

sind abgeleiteter als die der *Scybaloidae*; sie entwickeln sich aufsteigend aus dem Grunde des Fruchtknotens, sind also atrop. Wir trafen eine ähnliche Umwandlung anatroper Eichen sehr häufig im Laufe unserer Betrachtungen an. Wir weisen besonders auf dergleichen Dinge bei den Rafflesiaceen hin. Daneben besteht die Möglichkeit, daß es sich um einen Placentahöcker handelt, aus dem die Samenanlage nicht ausgegliedert ist. Das wäre dann eine der proleptischen Bildungen, an denen diese Kreise so reich sind. Es würden die gesamten Wachstumsvorgänge der Eichenbildung aus der Placenta übersprungen und das Eichen in der eigentlichen Placenta-Anlage direkt ausgebildet. Da man bei der Entwicklung anatroper Eichen anfangs immer ein „atropes Stadium“ auftreten sieht, bringen uns diese Unterschiede keine Schwierigkeiten. Es ist ein Stehenbleiben der Organisation auf einem sehr ursprünglichen Stadium der morphologischen Ausbildung, wobei die innere Ausgliederung des Embryosackes unabhängig von der gewohnten Gliederung des Ovulums, also proleptisch verläuft.

Genau wie *Helosis* verhält sich *Corynea*. Den Übergang zur reicheren Placenta vermittelt sehr gut *Rhopalocnemis*. Hier stehen an ihr noch zwei Samenanlagen, deren eine zur Verkümmern neigt. GOEBEL (107) schließt sich für *Helosis* der Meinung des „Nichtausgliederns der Makrosporen“ an; die Verhältnisse entsprächen so denen der Santalaceen und Loranthaceen.

Der Fruchtknoten ist noch deutlich frei, die weiblichen Blüten sind noch nicht verwachsen. Die Entwicklung führt erst später zu Verschmelzungen, die dann aber den ganzen Blütenstand umfassen, nicht wie bei den *Cytineae* nur die Partialblütenstände.

Im Kolben erscheinen aneinanderschließende schildförmige Tragblätter, die um die Partialblütenstände herumstehen und beim Vortreiben des Kolbens nicht zusammenschließen, später aber abfallen. Hierdurch werden die Blüten erst frei. Eine becherartige Scheide umgibt am Grunde den ganzen Blütenkolben.

Während die einzelnen Blätter der Röhre um das „Syandrium“ bei *Helosis* noch aufgeteilt und ähnlich wie bei *Scybalium-Arten* gestaltet sind, werden diese Organe bei *Rhopalocnemis* zu einer Röhre umgewandelt, die an der Spitze un-

regelmäßig aufreißt. Auch die Verschmelzung der Staubgefäße ist hier viel weiter durchgeführt, so daß ein Stamen mit gekrümmten Theken unregelmäßiger Anordnung vorzuliegen scheint.

Die nächste Entwicklungsstufe ist erreicht bei den

Balanophoreae.

Die männlichen Blüten haben hier noch deutliche Hüllen mit einzelnen Blättern wie bei *Helosis*. Die Staubgefäße können in Reihen angeordnet sein, so daß das ganze Gebilde gewisse Ähnlichkeit mit den Synangien der Marattien hat. Daneben aber kann eine Staubgefäßsäule auftreten. Die „Blüten“ stehen in den Achseln von Tragblättern.

Die weiblichen Blüten erscheinen am meisten abgeleitet. Sie stehen am Grunde der Stiele von sekundären Kölbchen, die von den Griffeln überragt werden. Da die Fruchtknoten sehr klein sind, machen diese Kölbchen den Eindruck von Placenten, was wir uns bei noch stärker reduzierten Griffeln sehr wohl vorstellen können, da die weiblichen Blüten dann reduzierten Eichen gleichen. GOEBEL (108) sagt: „ . . . vielmehr betrachte ich wie damals (in der 1. Auflage) das weibliche Organ von *Balanophora* als eine stark reduzierte weibliche Blüte. Allerdings werden Fruchtblätter als frei hervortretende Ausgliederungen nicht mehr angelegt. Aber der in Figur 1605, I im Längsschnitt abgebildete Zellkörper entspricht meiner Ansicht nach einer, auch in bezug auf die Zellzahl stark rückgebildeten, weiblichen Blüte, in der eine mit sehr reduzierter Samenanlage ausgerüstete Zentralplacenta den Blütenvegetationspunkt einnimmt. Die einem Archegonienhals gleichende Verlängerung dieses Zellkörpers (Fig. 1605, II) kann man als Rest eines Fruchtblattes, oder als eine Neubildung betrachten. Ersteres erscheint mir wahrscheinlicher. Später führt der Embryosack eine Krümmung aus, die wir wohl als eine Art Haustorienbildung betrachten dürfen.“

Jeder Fruchtknoten enthält eine integumentlose, an einzelligem Funiculus herabhängende Samenanlage, die sehr verkümmert ist.

Die Blätter am Grunde des Kolbens sind groß und blumenblattartig. Es können im Kolben noch beide Geschlechter vorkommen; die männlichen Blüten stehen am Grunde. — Die

Langsdorffieae

sind in den weiblichen Blüten bedeutend weiter reduziert, indem die Fruchtknoten mit den benachbarten völlig zusammenhängen

und alles ein gemeinsames Gebilde darstellt, in dessen Innerem sich die zylindrischen Embryosäcke ausgliedern. Auch bei der Betrachtung dieser Verhältnisse kann man das Auftreten von Prolepsis nicht von der Hand weisen. Es ist hier ebenfalls die organographische Ausgestaltung teilweise wie „verschluckt“. Die gesamte Organisation der Karpiden bis zum Ovulum fehlt; die Embryosäcke werden gebildet, bevor die Ausgliederung fast der ganzen Fruchtknotenanlage erfolgt ist. Die Prolepsis greift immer weiter um sich und drückt die ontogenetische Ausgestaltung auf ein ausgegliedertes Jugendstadium herab, das unmittelbar die Sexualorgane trägt. An Stelle der normalen Gliederung tritt eine Verbreiterung auf der Basis der jugendlichen Organisationshöhe ein.

Oben kommen aus dem Organ papillenträgende Fortsätze heraus, die man als Griffel auffassen könnte. Wir zitieren hier am besten GOEBEL (109): „Unterdrückt werden in den weiblichen Blüten die Blütenhülle und die Sonderung von Fruchtblättern und Placenten. Der ganze Blütenvegetationspunkt wird zur Bildung eines Organs verbraucht, das einem Gynoeceum entspricht, in welchem es nicht zur gesonderten Ausbildung von Fruchtblättern, Placenten und Samenanlagen gekommen ist.“

Indem so die ganzen Partialblütenstände zu einem ungegliederten Körper verschmelzen, macht der ganze Kolben der *Langsdorffia* im weiblichen Geschlecht völlig den Eindruck einer einzigen Blüte.

An diese Balanophoreen können wir nun Hydnoraceen und Rafflesiaceen zwanglos anreihen. Wir möchten beginnen mit den

Hydnoraceen.

Die „Blüten“ dieser Familie fassen wir nicht als solche, sondern als Blütenkolben auf.

Die Placenten stellen unserer Ansicht nach dasselbe ungegliederte Gewebe dar, das wir bei den Balanophoraceen beschrieben haben. Es ist aber nicht frei entwickelt, sondern im Innern des „Fruchtknotens“, der bei *Hydnora* so reduziert ist, daß er eine „atrope Samenanlage“ vorstellt. Die Prolepsis ist also noch weiter gegangen, indem der ganze weibliche Teil des Blütenstandes von ihm ergriffen ist. Die Fruchtknoten werden gar nicht mehr ausgebildet, sie erzeugen in ihren tiefsten Anlagen bereits die Embryosäcke. Kennt man die Zwischenglieder dieser extremen

Prolepsis nicht, so wird man derlei Bildungen nicht von „Eichen“ unterscheiden können.

Die Fruchtknotenwand ist das massige „Integument“, das mit breiter Chalaza sitzt. Die weiblichen Organe sind in einem Hohlraum eingebettet, ohne ihn auszufüllen, denn sie ragen nur von oben in ihn hinein. Auf der Schicht über dem Hohlraum entwickelt sich ein narbenartiges Gebilde, das man sehr wohl mit den erwähnten schildförmigen Tragblättern homologisieren könnte. Die Samen sind also Früchte und das „Perisperm“ ist eine Fruchtknotenwand, die zu einem Nährgewebe umgewandelt ist.

Bei *Prosopanche* ist die Gliederung der Fruchtknoten nicht so deutlich durchgeführt. Die Embryosäcke liegen, von Jugend an vom Placentagewebe umwallt, im Innern derselben. Hier füllt das Gewebe die ganze Höhlung aus.

Gleiche Verschmelzungen des gesamten Blütenstandes sehen wir im männlichen Geschlecht, wo alle Stamina zu einem fleischigen Ringe oder zu einer mützenförmigen Kappe verwachsen, die den „Fruchtknoten“ überdacht. Ihre ganze Oberfläche ist mit Pollenfächern besät.

Die „Blütenhüllen“ entsprechen den „Tragblättern“ des ganzen Kolbens. Es ist keine scharfe Abzweigung eines Rhizomteiles durchgeführt, sondern wir können immer noch von einem Haustorhizom, also eigentlich nur von Lappen desselben, nicht von Blütenhüllen oder Blättern sprechen.

Der Same enthält ein Endosperm und einen kleinen, ungliederten Embryo. Als Speicherstoff dient Reservezellulose. Der ganze Körper wird späterhin zu einer Beere, deren harte, fast holzige Schale aufspringt und im Innern eine Pulpa führt.

Vielleicht noch leichter sind die

Rafflesiaceen

abzuleiten.

Die Fruchtknoten bei *Rafflesia* und *Brugmansia* treten (110) „als Spalten im Innern eines ursprünglich soliden Gewebekörpers auf, es wird also die Entwicklung des Fruchtknotens bedeutend gegenüber der normalen abgeändert“.

Man vergleiche auch SOLMS (Annales Buitenzorg, 1897, 1. Suppl., S. 12), den LOTSY (S. 874) zitiert: „Ich habe in der anderen Arbeit angegeben, daß die Fruchtknotenfächer der *Brugmansia* und *Rafflesia* als interzelluläre Spalten inmitten des Gewebes ihren Ursprung nehmen, daß von irgendwelcher Kommu-

nikation derselben nach außen nicht die Rede sein könne. Es hat diese Angabe wenig Beifall gefunden, und GOEBEL hat sie geradezu als der Bestätigung bedürftig bezeichnet. Nach wiederholter Untersuchung des Tatbestandes muß ich meine früheren Resultate noch heute bis ins Detail hinein aufrechterhalten.“

Die Narben und Griffel sind auch hier Gebilde, die nichts mit Fruchtknoten zu tun haben (111). „Blütenmitte in Form einer säulenartigen, oberwärts scheibenförmig verbreiterten Columna erhoben, unter welcher in der weiblichen Blüte der Fruchtknoten gelegen ist, und die an der Unterseite des vorspringenden Scheibenrandes die ringförmige Narbenfläche trägt. Der Fruchtknoten unterständig, aus einem regellosen Gewirr enger gewundener Kammern bestehend, deren Oberfläche ringsum von den Samenknospen besetzt ist. Diese sind atrop, aufrecht“. Die Narbe ist einfach eine Bildung, die die Bestäubung vermittelt. Mit der Narbe eines normalen Fruchtknotens hat sie morphologisch nichts zu tun. Man vergleiche SOLMS bei LORSY, S. 874: „ . . . aber direkt vergleichbar sind beide Fruchtknoten, der normale und der der Rafflesien, heute nicht mehr, das tertium comparationis gehört der Geschichte an, darüber kann kein Zweifel obwalten.“

Die männlichen Blüten haben mit ihren unregelmäßigen, vielfächerigen „Antheren“ eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den Balanophoraceen.

Die Samen enthalten im Innern ihres Endosperms einen ungliederten Embryo. Ob man die Hüllen um die Samen als erstes Integument oder als Fruchtknotenwandungen bezeichnen will, ist unserer Ansicht nach zunächst nicht entscheidbar, da das ganze Gewebe im Innern, also endogen, entsteht. SOLMS sagt darüber (LORSY, S. 875): „Fassen wir das im vorstehenden Ausgeführte in wenige Worte zusammen, so ergibt sich folgendes: An den Wandungen der Fruchtknotenspalten entstehen die Ovula in gewöhnlicher Weise als Zapfenvorsprünge, aber vor vollendeter Differenzierung der Epidermis. Der Scheitel des umgebogenen Ovularzapfens wird zum Nucellus; aus der Endzelle seiner Zentralzelle geht der Embryosack, vermutlich nach einmaliger Teilung, hervor. Ähnlich wie bei den Orchideen, haben die Ovula zur Eröffnungszeit der Blüte noch nicht ihre völlige Entwicklung erreicht. Erst nach dem Verblühen entstehen Eiapparat und Antipoden, ob nur dann, wenn Bestäubung Platz gegriffen, ist unsicher, aber wahrscheinlich. Die Anlage des Endosperms findet in gewöhnlicher Weise, nicht wie bei so vielen anderen Parasiten,

durch Teilung des Embryosackes statt. Der Embryo homogenus verdrängt schließlich das Endosperm bis auf dessen äußerste Zellschicht, mit welcher er zur Reifezeit des Samens aufs festeste verwachsen ist.“

Das Zerfließen des ganzen Gebildes nach Art eines *Coprinus*, das insbesondere NEGER (Biologie, 617) schildert, ist eine Erscheinung, die im höheren Pflanzenreich ziemlich vereinzelt dasteht.

Es mögen übrigens GOEBEL ähnliche Verknüpfungen vorgeschwebt haben, wie er *Rafflesia* und *Brugmansia* unter den Balanophoren behandelt.

Wie sehr die Früchte der Balanophoraceen den „Samen“ der Rafflesien gleichen, möge noch einmal im Zusammenhang behandelt werden (112):

„Die Früchte aller B. sind nur wenig größer als der Fruchtknoten, auch gehen nur geringe Veränderungen in der Wandung des Fruchtknotens dadurch vor sich, daß eine oder einige Schichten, meistens die innersten, sklerenchymatisch werden. Der die Fr. ausfüllende S. ist nur bei *Cynomorium* mit einer dünnen Samenschale versehen. Das Nährgewebe ist, wenn von den nicht genügend bekannten S. der Gattung *Rhopalocnemis* abgesehen wird, sehr reichlich, aus ölreichen Zellen bestehend; auch ist bei allen außer *Rhopalocnemis* der Embryo im Verhältnis zum Nährgewebe klein und häufig wenigzellig. Durch das Endocarp sind die S. genügend geschützt, so daß anzunehmen ist, daß dieselben durch Transport von mäßiger Dauer nicht geschädigt werden; ob ein Transport der Fr. stattfindet, ist nicht bekannt, bei einigen weit verbreiteten Arten aber anzunehmen.“

Die Samen von *Cynomorium* fallen etwas aus dem Rahmen heraus (113). „Fr. nußartig, mit dünner, krustenartiger Wandung, an welche die ziemlich dicke Samenschale angewachsen ist. Embryo breit eiförmig im Scheitel des großzelligen Nährgewebes“.

Ebenso bei *Rhopalocnemis* (114): „Fr. nußartig, mit durchweg krustigem Pericarp. S. mit großem E. und dünnem, nur eine Zelllage starkem Nährgewebe.“

Die Rafflesiaceensamen passen in unsere Ableitung ganz gut hinein. Die Rudimente eines 2. äußeren Integumentes erscheinen (115) „bei *Rafflesia* und *Brugmansia* als eine annähernd kugelige Anschwellung der Chalazagegend, die zur Reifezeit ganz in Steinzellen verwandelt wird und den S. zweiknöpfig erscheinen läßt.“

Wir möchten hier hervorheben, daß HALLIER die Balanophoraceen umgekehrt von den Rafflesiaceen herleiten wollte, und zwar „von *Scytanthus*-ähnlichen Cytineen“. In den anderen Werken geht diese Gattung als *Ballophyton*.

Die Ableitung dieser interessanten Kreise ist somit ganz gut möglich. Man darf sich nur nicht zu eng an die üblichen Definitionen halten. Auch ENGLER-GILG (116) sieht sich genötigt, den Begriff Placenta zu erweitern, womit aber nur der Name gerettet ist. Die Begriffe: Eichen usw. sind in diesen Kreisen zum Teil verschwunden. Wir möchten uns hier mehr an GOEBEL halten, der, wie wir oben zeigten, die Verhältnisse unter viel weiterem Gesichtskreise übersehen hat und lieber einen Begriff aufgab, wenn er nicht mehr passend war. Unsere schrittweise belegte phylogenetisch-morphologische Ableitung schließlich sogar der Rafflesiaceen fasse ich in den Satz zusammen, daß die größte bekannte „Blüte“ in Wirklichkeit ein Cyathium ist.

Wenn wir so diese eigenartige Entwicklung erledigt haben, müssen wir nun wieder zum Ausgangspunkt der *Salicales* zurückkehren. Von den Juglandaceen leitet sich eine weitere Entwicklung ab, die zu den

Myricaceen

führt. Die Ähnlichkeit mit den Juglandaceen behandelt am eingehendsten EICHLER (117): „Die *Myricaceae* werden von den neueren Autoren ziemlich allgemein in die Verwandtschaft der *Juglandaceae* gebracht, während ihnen früher sehr verschiedene Stellen im System angewiesen waren. Nachstehende Darstellung wird zeigen, daß sie in der Tat als eine nur wenig reduzierte Form des Juglandaceentypus zu betrachten sind.“

Häufig haben die Stamina in den männlichen Blüten zwei seitliche Schüppchen, deren Zahl auf 6 steigen kann (bei *M. Nugi*). Nach dem Diagramm 16 E von *Myrica cerifera* sind sie zweien der vier Stamina opponiert. Ob man sie nun als Vorblätter, Kelche oder Pseudocorolla bezeichnen soll, ist zweifelhaft. Wir möchten die zwei für Tepalen, die vier für Pseudocorollen halten, die aus dem inneren Kreise entstehen. EICHLER hält zwei von ihnen für Vorblätter, vier für Perigonblätter. In vielen Fällen fehlen die Schüppchen.

Die Zahl der Staubgefäße ist sehr variabel und schwankt zwischen 2 bis 16. Wir möchten hier das Vorkommen von Dé-

doublement, Meio- und Pleiomerie und Reduktionen aus ein oder zwei Kreisen von Stamina annehmen.

„Nicht selten sind die Filamente derart verwachsen, daß das Androeceum einem Ährchen ähnlich sieht.“ Ähnliches sahen wir auch bei den Salicaceen. EICHLER, l. c., weist in der Zahl der Staubgefäße auf die gleichen Verhältnisse bei den Juglandaceen hin. Bei den Blüten mit mehr als vier Stamina muß er als dahingestellt sein lassen, wie sie sich erklären.

Daß aber die Myricaceen nicht direkt von den heutigen Juglandaceen abstammen, dafür spricht unserer Ansicht nach das Vorkommen von zweigeschlechtigen Blütenständen. „In der Sektion *Faya* pflegen sich die männlichen und weiblichen Ähren zu verzweigen (Zweige nur armlütig und kurz), die Sektion *Subfaya* ist monöcisch, mit androgynen am Grunde männlichen, oberwärts weiblichen Ähren.“

Viel konstanter sind die Verhältnisse in den weiblichen Blüten. Außer den zwei seitlichen „Schuppen“ haben wir hier noch die beiden anderen in der Blüte. Die beiden seitlichen Blättchen tragen überdies drüsenförmigen Knöspchen in ihren Achseln. Nach dem Bilde von *M. asplenifolia* bei BAILLON (118) gewinnt man den Eindruck, daß die vier inneren Schüppchen Pseudocorollen sind. Für die Richtigkeit dieser Deutung spricht die Fußnote bei BAILLON (119): „Elles (les bractéoles latérales) peuvent être transformées en étamines ou porter une étamine dans leur aisselle.“ Damit hätten wir wieder die Brücke zu dem Urdiagramm der Centrospermen geschlagen.

Der Fruchtknoten entsteht aus zwei Karpiden; gelegentlich scheinen auch drei vorzukommen. Die Stellung der Narben ist ursprünglich median, doch kann sie auch transversal werden, wie wir ähnliches auch bei den Salicaceen vorfanden. Im Innern des wie bei den Juglandaceen einfächerigen Fruchtknotens findet sich eine grundständige geradläufige Samenanlage mit nur einem Integumente. Über dessen Entstehung gibt vielleicht die Angabe EICHLERS (117) einigen Anhalt: „welch letzteres sich ebenfalls erst nach der Bestäubung vollkommen ausbildet“. Wir möchten in diesem Zusammenhang daran erinnern, daß sich zunächst ein Integument an dem aufrechten Eichen ausgliedert; dann kommt erst das zweite zur Ausbildung, worauf sich die Eichen neigen. Man könnte so eine „proleptische“ Entwicklung des Embryosackes annehmen; das Wachstum hört auf, bevor sich das Eichen völlig um-

gewendet und das zweite Integument ausgebildet hat. Eine Chalazogamie fehlt.

EICHLER sagt dann des weiteren (117): „Als Unterschiede (gegen die Juglandaceen) bleiben zuletzt bloß die einfachen Blätter und das hypogyne Perigon der Myricaceen übrig. Indes verliert auch letzterer Unterschied, den BAILLON speziell betont, viel von seinem Gewicht, wenn man berücksichtigt, daß die Perigonblättchen der *Myricaceae* mit dem Fruchtknoten etwas zu verwachsen pflegen und in manchen Fällen, wenigstens bei der Reife, nebst den Vorblättern hoch an demselben emporrücken (*Myr. cerifera* u. a.).“

Wir sehen so in den Myricaceen noch ursprüngliche Verhältnisse, wie auch bei den Salicaceen. Die Unterständigkeit der Fruchtknoten bei den Juglandaceen ist etwas abgeleiteter. Hervorzuheben ist die „Anthocarpbildung“ der Myricaceen als Abkömmlinge der Centrospermen.

Der Same ist aufrecht und ohne Nährgewebe, der Embryo besitzt dicke, plankonvexe Keimblätter.

In vegetativer Hinsicht handelt es sich um „mycotrophe“ Halbsträucher, Sträucher oder Bäumchen. Die einfachen oder zusammengesetzten Ähren sind für die Ableitung anderer Kreise sehr zweckdienlich.

Unter den verschiedenen Ansichten über die Stellung der Myricaceen erwähnen wir noch einige, in denen fraglos etwas Wahres steckt. CLARKE hält sie für eine intermediäre Bildung zwischen Urticaceen und Amentaceen (Ann. hist. Nat. 1858). BAILLON rechnet sie zu den Castaneaceen, allerdings mit einem Fragezeichen und betont daneben die Ähnlichkeit mit den Juglandaceen (120) im Ovulum. Unserer Ansicht nach gehören sie eben nicht direkt zu einer dieser Familien, sondern sind eine Bildung aus dem gemeinsamen Grunde aller dieser Kreise. — Ebenfalls von den *Ur-Juglandales* haben die *Urticales* ihren Ausgang genommen. Von ihnen zeigen die

Ulmaceae

im Blütenbau die wenigsten Rückbildungen.

Die Einzelblüten stehen in den Achseln von Deckblättern. Am Grunde haben sie seitlich zwei sterile Vorblätter, was aber die Folge einer Reduktion von Partialblütenständen zu sein scheint, da die Vorblätter fertil werden können und so kleine dichasiale Wickel mit 2, 3 und mehreren Blüten entstehen. Bei *Cellis* können einzelne Blüten ebenso vorkommen wie reiche Blütenstände. Die Blüten selbst

sind seltener alle zwittrig (*Ulmus*), meist teilweise oder völlig durch Abort eingeschlechtig. Eine Differenz im Bau der Blütenhülle ist nicht vorhanden.

Wir treffen in ihr (3 bis 4) 5, 6 (7 bis 8) Blätter, also die bei den Centrospermen so gewohnte Meio- oder Pleiomerie. Die Teile der Blütenhülle sind frei oder verwachsen. Die Staubgefäße stehen im allgemeinen vor ihr und haben meist auch die Zahl derselben. Wir möchten hier von einer Pseudocorolla sprechen.

Die Gattung *Holoptelea* besitzt doppelt so viel Stamina wie Pseudocorollenblätter; sie sind deutlich in zwei Kreisen angeordnet. Wir haben also fast das Urdiagramm der Centrospermen, nur fehlen die Tepalen. Die Überzahl der Stamina findet sich noch bei *Ulmus*. Sie sollen hier in „nicht sicher zu bestimmender Stellung“ (EICHLER, 127) stehen. In der Regel aber ist, wie erwähnt, die Zahl genau dieselbe wie die der Blütenhülle, die dann eben durch seriales Dédoublement erzeugt wäre.

Dann handelt es sich unserer Ansicht nach um eine Verkümmerng des inneren Staminalkreises. Bei manchen *Celtideae* ist der innere Kreis als Discus hypogyneus noch zu erkennen.

Die Karpiden sind in Zweizahl vorhanden und in den Narben völlig ausgebildet. Das oberständige Ovar ist meist einfächerig und eineiig. „In der Orientierung der Narben finde ich wie beim Perigon Verschiedenheiten; bald stehen sie median, bald quer, bald auch mehr weniger schräg (121).“

Nur selten ist das Ovar zweifächerig. Im Fruchtknotenfach ist ein einziges anatropes oder amphitropes, *an der Rückseite des Faches* dicht unter dem Gipfel stehendes Ovulum befestigt. Wir möchten an ein Verwachsen des Funiculus mit der Wand denken. Die Zweifächerigkeit ist eine falsche Scheidewandbildung, die uns in diesen Kreisen geläufig ist. Die Abbildungen bei BAILLON (122) zeigen die Natur dieser Scheidewände. Einmal verwächst der Funiculus und die Placenta mit dem einen Karpid, dann hängt die Samenanlage herab, das andere Mal verwächst die Placenta mit den Rändern der Karpiden, dann haben wir zwei Fächer, von deren Gipfel je ein Eichen herabhängt, aber nicht von der Rückenwand, sondern von der „falschen Bauchwand“ der beiden Karpelle.

Das Eichen wendet seine Mikropyle nach oben und außen. Es sind zwei Integumente vorhanden. Die Embryosackmutterzelle wird zum Teil direkt zum Embryosack. Ein Zeichen für die abgeleitete Natur der Ulmaceen ist der merkwürdige Verlauf des Pollenschlauches, ein Zwischending zwischen Poro- und Chalazogamie.

Die Früchte sind Flügelfrüchte oder Steinfrüchte mit von Vögeln gesuchtem Exocarp. Der Same führt meist kein Nährgewebe. Der Embryo kann gerade oder gekrümmt sein, mit flachen oder gefalteten Keimblättern.

Anatomisch schließt sich ein Teil der Ulmaceen durch seine Cystolithen an die anderen Urticales an. Bei *Ulmus* selbst jedoch fehlen sie. Die Stämme dieser ausgesprochenen Windblüter sind sympodial aufgebaut; es gehören zu ihnen Bäume und Sträucher. — Mit den Ulmaceen teilen die

Cannabaceen

die Beweglichkeit der geraden Staubgefäße, die dadurch das Ausstreuen des Pollens bewerkstelligen. Aber im Blütenbau ist bei ihnen schon eine größere Typisierung erfolgt.

Die männlichen Blüten der zweihäusigen Pflanzen haben fünf Pseudopetalen und mit ihnen opponiert fünf Stamina. Wie bei *Ulmus* sind zwei seitliche Vorblätter vorhanden.

Die weiblichen Blüten zeigen ein ungeteiltes, becherartiges Perigon, das unten den aus zwei Karpiden gebildeten Fruchtknoten mit seinen zwei Narben umschließt. Die Samenanlage ist anatrop und hängt so *von der Rückenwand des einen Karpides herab*, daß die Mikropyle nach außen und oben steht. Das Ovar soll nach BAILLON (123) in der Jugend „zwei Fächer“ haben, von denen aber nur eins erhalten bleibt. Andere Autoren bezeichnen die Samenanlage als gekrümmt (WETTSTEIN, 558). Der Same besitzt kaum ein Nährgewebe. Nach ENGLER-GILG (124) soll es fleischig sein. Der Embryo ist gekrümmt.

Auf die im männlichen Geschlechte verwickelten Blütenstände kann hier nicht eingegangen werden; wir möchten aber die relative Selbständigkeit der typischen Windblüten hervorheben. Die weiblichen Stände sind wesentlich vereinfacht.

Habituell handelt es sich um krautartige Gewächse, die noch keine ausgesprochenen Milchsaftzellen besitzen; nur bei *Humulus* findet sich schon eine Andeutung von Saftschläuchen. Wie alle späteren Familien dieser Reihe führen sie Cystolithen.

An die Cannabaceen werden meist die

Moraceen

angeschlossen und von vielen (ENGLER-GILG, Syllabus) sogar mit ihnen zu einer Familie vereinigt. Wir möchten im Hinblick auf die Pollen-abschnellenden Staubgefäße mehr eine Annäherung an die Urticaceen annehmen, also auch eine Entwicklung aus dem

Grunde der *Urticales*, die wie die Urticaceen selbst auch die erwähnte Eigenschaft zeigen. Die Artocarpaceen haben sich dagegen aus dem *Urticales*-Grunde auf eigenen Wegen entwickelt.

Die Schnellvorrichtung der Stamina ist ja eine Einrichtung, die die Bestäubung durch die Luft von dem Wehen eines starken Windes unabhängig macht. Wie in einer noch unveröffentlichten Arbeit von ZIEGENSPECK ausgeführt wird, ist das Stäuben in der Hauptsache durch momentane Gestaltänderung der Zellen in den Geweben bedingt. In einer Art Gallerte ist eine Wandschicht verschiebbar angeordnet. Das Ganze befindet sich in einer Gestalt, die an sich nicht ausgeglichen ist. Aber der Widerstand gegen eine Deformation durch die Gallerte ist noch zu groß, um einen Ausgleich zu ermöglichen. Erst durch Erwärmen und das Austrocknen in der Natur wird der Schnellmechanismus ausgelöst.

Das Auftreten eines derartigen Ausstäubens setzt die Einrichtungen der Windbestäubung voraus. Wir sind daher der Meinung, daß die Moraceen und Urticaceen sich von Formenkreisen herleiten, die bereits die Insektenblütigkeit aufgegeben und eine, wenn auch noch nicht vollkommene Windblütigkeit erlangt hatten.

Wohl die einfachsten Verhältnisse unter den Moraceen zeigen die

Fatoueae,

unter denen sich noch Kräuter finden. Die Zahl der Glieder der Blütenkreise ist noch nicht stereotyp festgelegt.

Die Blütenhülle der männlichen Blüten hat 4 bis 5 Abschnitte. Da sie immer den Staubblättern gleicher Zahl gegenüberstehen, möchten wir sie wie bisher als Pseudocorolla bezeichnen.

In den weiblichen Blütenhüllen gibt es 4- bis 6-zählige Typen. Der Griffel ist zweispaltig und häufig exzentrisch angesetzt; er erinnert etwas an die *Ficus*-Arten. In der Gattung *Fatoua* mit nur einem Griffel zeigt sich ein Anklang an die Urticaceen, bei anderen ist nur ein kleines Spitzchen vorhanden. Die Blütenstände sind ziemlich locker.

Die Samenanlagen hängen von oben herab. ENGLER läßt die Moraceen an die Ulmaceen durch die *Fatoueae* anschließen.

Von den Gruppen mit noch gemischtblütigen, lockeren Blütenständen kann man die

Dorstenien

ableiten.

Auf einem flachen, eigenartigen Rezeptakulum stehen sehr zahlreiche männliche Blüten neben wenigen oder gar einzelnen weiblichen. Wir haben hier die Neigung zur Umwandlung in ein Cyathium aus einem windblütigen lockeren Blütenstande, ohne daß die „Streubestäubung“ aufgegeben wäre.

Die Einzelblüten sind stark reduziert. Im männlichen Geschlecht sind neben 3 und 1 Stamina meist 2 vorhanden. Die Hülle kann noch normal vier- bis dreispaltig sein, oft ist sie gar nicht ausgegliedert.

Die Hüllen der weiblichen Blüten sind manchmal vier-spaltig, jedoch kann die Blüte in geschlossenen Hüllen stehen, ohne daß letztere als solche besonders kenntlich wären.

Der Griffel des Fruchtknotens ist häufig seitenständig und führt zwei Narbenschkel. Bei *Trymatococcus* ist die einzige weibliche Blüte mit dem Rezeptakulum verwachsen.

Während diese Reihe sehr stark an die Artocarpaceen an-klingt, sind die

Moroideae

etwas andere Wege gegangen. Die Blütenstände sind *ein-geschlechtig* und als mehr oder minder dicht gestellte Scheinähren, Scheinköpfchen oder Scheintrauben entwickelt. Bei den *Strebleae* sind die weiblichen Blüten mehr vereinzelt, bei den *Brousonettiae* zu dichten Scheinköpfen vereinigt. Die *Moreae* haben im weiblichen Geschlecht dieselbe Gestalt wie die männlichen Scheinähren. Sehr häufig bleibt die Hülle bis zur Fruchtreife erhalten und hüllt die Frucht nach Art eines fleischigen Anthocarpes ein. Der Griffel hat zwei Narben oder eine davon fehlt, so daß dann der Griffel oft gynobasisch oder seitlich angeheftet erscheint.

Die männlichen Blüten sind meist viergliedrig, doch kommt bei manchen regelmäßig oder als Ausnahme eine Verminderung auf drei Glieder vor. Bei den *Moraceae* finden sich gelegentlich auch noch Zwitterblüten. Pistillrudimente sind dagegen oft die Regel.

Das Ovulum entspringt dem Gipfel des einen Faches und ist kamylotrop, so daß die Mikropyle nach oben und vorn schaut. Die

Artocarpaceae

unterscheiden sich von den *Moraceae* durch die geraden Staubgefäße. Die

Conicocephaloideae

stellen unter ihnen wohl eine Entwicklung für sich dar.

Die Blüten sind diözisch, meist in Ähren, Köpfen oder Knäueln zusammengedrängt. Die männlichen Blütenstände besitzen häufig zu mehreren einen gemeinsamen Stiel. Die weiblichen stehen in geringer Anzahl oder einzeln.

Neben viergliedrigen Typen in den männlichen Blüten sieht man hier häufig eine Reduktion auf 3, ja 2 Glieder eintreten. Die Stamina sind in vielen Fällen auf die gleiche Zahl reduziert, daneben gibt es aber Verwachsung bis zu einem „Staubgefäß“.

In der weiblichen Blüte ist die Hülle nur selten vierspaltig, zu meist ist sie bis auf eine kleine Mündung verwachsen und verschlossen. Der Griffel ist ungeteilt und führt nur eine Narbe.

Die Samenanlage hängt zum Teil von der Spitze herab, ist geradläufig oder nach beiden Seiten gekrümmt, daneben ist der Funiculus reduziert und die aufrechte Samenanlage sitzt nahe dem Grunde oder am Grunde. Diese Umwandlung der Samenanlage ist nicht geeignet, eine Verwandtschaft mit den Urticaceen zu begründen.

Der Same hat ein sehr dünnes Nährgewebe, meist fehlt es überhaupt. — Die Unterfamilie der

Euartocarpoideae

enthält neben etwas primitiveren Typen sehr weit umgewandelte. In der männlichen Blüte zeigen Pseudocorolla und Stamina vereinzelt Vier- bis Fünfgliedrigkeit und ein langes Pistillrudiment. Daneben kann die Blütenhülle fehlen, die Zahl der Stamina bis auf 1 sinken.

Für die Sectorenminderung zeugt die wechselnde Länge der Stamina bei *Treculia*.

Die weiblichen Blüten sind am Grunde nackt oder mit 3 bis 4 Hochblättern versehen. Sehr häufig sind sie in dem Rezeptakulum eingeschlossen. Wir sehen deutlich die Umwandlung des Blütenstandes zu einem einheitlichen Gebilde, bei dem die Einzelblüte ihre Selbständigkeit aufgibt; die Verhältnisse erinnern stark an die Balanophoraceen, wenn sie auch natürlich hier nicht solche extremen Formen erreichen. Daneben gibt es Typen, bei denen die Rezeptakula bis auf eine weibliche Blüte verarmen. — Bei den

Olmedieae

sind die Rezeptakula von Borsten umhüllt und die Fruchtknoten vielfach völlig mit ihnen verwachsen, so daß man ohne Kenntnis der Reihe von einer „Blüte aus einzelnen Karpiden“ reden könnte,

obwohl es sich um einen Blütenstand handelt. Auch hier kann ein Verarmen der weiblichen Rezeptakula eintreten. — Die

Brosimeae

ähneln sehr den Dorstenien. Die Rezeptakula sind mit einer Vielzahl männlicher Blüten versehen, in ihre Mitte ist eine einzelne weibliche Blüte eingesenkt, deren Narbe herausragt. Wir haben wieder ein echtes Cyathium, das besonders dort, wo die männlichen Blüten aus einem Staubblatt bestehen und keine Blütenhülle haben, sehr wohl den Gedanken einer Ableitung der Zwitterblüten aus Cyathien im Sinne WETTSTEINS aufkommen ließe, insbesondere dadurch, daß Deckblätter unten an die Bildungen herantreten.

Eine andersartige Reihe stellen die

Ficeae

dar. Die Rezeptakula werden in der bekannten Weise zu einer Feige geschlossen. Die Windbestäubung ist völlig aufgegeben und an ihre Stelle tritt die merkwürdige Symbiose mit gallenerzeugenden Insekten.

Bei *Sparattosyce* weisen die Rezeptakula abstehende und zurückgeschlagene Abschnitte auf, worin wir eine ursprüngliche Art der Bestäubung sehen möchten. Dafür spricht auch die Reichhaltigkeit der Blütenhüllen, nämlich 6—10 in der weiblichen Blüte. Man könnte an eine Umwandlung aller zehn Stamina in Blütenhüllen denken oder auch eine extreme Pleiomerie annehmen.

In der männlichen Blüte zeigt sich bei allen *Ficeae* eine reiche Gliederung in 3- bis 6-Zahl, sowohl in der Pseudocorolla wie im Staminalkreise. Die Zwitterigkeit der Gallenblüten könnte vielleicht auch noch etwas Anzestrales andeuten. Das weibliche Rudiment wird ja vor der Gallenerzeugung angelegt.

Wir möchten die *Ficeae* als eine weite Ableitung aus dem Grunde der

Artocarpeae

betrachten. Wie die Moraceen haben die letzteren Milchsaftschläuche und Cystolithe. Es handelt sich fast ausschließlich um Bäume oder Sträucher, nur *Scyphosyce* unter den *Brosimeae* ist ein mehrjähriges Kraut.

Fassen wir den Bau des Ovulums der Moraceen und Artocarpaceen gemeinsam ins Auge, so möchten wir besonders den Übergang von herabhängenden und umgewendeten oder amphitropen in das grundständige, aufrechte Ovulum betonen. Es ist kenn-

zeichnend, daß gerade die *Fatouaeae*, die im Bau der Blütenstände relativ ursprüngliche Verhältnisse zeigen, das von oben herabhängende Eichen führen. Das gleiche gilt von den Cannabaceen, auch sie besitzen umgewendeten Bau. Die *Coniocephaloideae* dagegen haben sowohl am Grunde stehende aufrechte wie im Scheitel des Fruchtknotens hängende, etwas gekrümmte Eichen. Bei ihnen vollzieht sich somit der Übergang. In ihrer sonstigen Gestaltung kann man sie aber sicherlich für abgeleiteter halten als die Cannabaceen und Fatoueen. Wir sehen also, wie so oft im ganzen Centrospermenaste, die aufrechten Eichen als das Ende einer Entwicklungsreihe erscheinen. Das ursprünglich anatropes Eichen verliert allmählich den Funiculus, nachdem es sich gekrümmt hat, um zuletzt auf der allerersten Gestalt seiner Entwicklung stehen zu bleiben und als atropes Ovulum zu erscheinen.

Eine Familie, die diese Art des Eichens völlig durchführt und nur noch geringe Andeutungen eines ursprünglichen Baues zeigt, sind die

Urticaceen.

ENGLER (125) sagt wörtlich: „Samenanlagen am Grunde oder nahe am Grunde durch einen deutlichen, gewöhnlich nach oben erweiterten Funiculus angeheftet, geradläufig, mit großer, dem Griffelkanal zugewendeter Mikropyle.“ Das Ovulum ist (126) „doch der Naht etwas genähert, aufrecht, atrop und mit zwei Integumenten versehen“. „Das stets einzelne Ovulum ist zuweilen deutlich an der Carpellsutur befestigt und dann mehr oder weniger ansteigend, *nicht genau* aufrecht.“

Die Familie hat zum Teil Apogamie, die meist dadurch ausgezeichnet ist, daß die Embryosackmutterzelle zum Embryosack wird. Es sind vier Makrosporen vorhanden; das innere Integument ist häufig geschlossen.

Daß das Ovar nur durch Reduktion einkarpellig geworden ist, beweist das Auftreten von Spuren eines zweiten und selbst dritten Karpides bei *Fleurya*. Eine Abstammung von Kreisen mit Zwitterblüten bezeugt deren Vorkommen bei *Parietaria* und *Achudemia*. Die Staminodien der weiblichen Blüten der *Procridaeae* sind in demselben Sinne zu deuten. „Bei *Lecanthus* erreichen sie zuweilen die Größe der Perigonblätter.“ Das spricht sehr für ein *Dédoublement*. Mit völliger Regelmäßigkeit erscheint in den männlichen Blüten ein Pistillrudiment.

Die Blüten selbst sind fast immer eingeschlechtlich und monözisch oder diözisch verteilt. Die Blütenhülle besteht öfters noch aus

fünf Teilen, doch ist Meiomerie zu vier, und weiterhin zu drei, ja zwei sehr häufig. Die Anlage in zwei Intervallen ist nicht völlig für eine Bildung aus zwei mal zwei Kreisen beweisend. Diese Bevorzugung einer + - oder - - Seite ist sehr häufig, zudem ist die Anlage in zwei Intervallen bei den Urticaceen fast unmerklich. Begriff der Pleio- oder Meiomerie ist ja durch die Bevorzugung bzw. Behinderung eines oder mehrerer Sektoren begründet. Die Stamina stehen genau den Pseudocorollen opponiert.

Bei den *Forskaleae* ist die Reduktion der Staubgefäße besonders weit, bis auf eines gegangen. Gerade in dieser Abteilung findet sich eine Vereinigung der Blüten innerhalb eines Involukrums, wir sehen also wieder eine Art Cyathienbildung auftreten. Die +- und - - Seitenentwicklung ist ja gerade bei den Urticaceen studiert worden (GOEBEL, Organographie I, S. 160 u. a. f.). Es ist auffällig, daß häufig die männlichen Blüten nicht zahlreicher sind als die weiblichen (*Pilea*, *Urtica urens* und *Procris*). GOEBEL führt das auf die gesicherte Bestäubung bei Monoecie zurück. Wir möchten noch hinzufügen, daß die erwähnte Art der Bestäubung durch das Ausschellen beim Antrocknen der Antheren sehr viel dazu beiträgt, weil die Bestäubung sich auch ohne Wind vollziehen kann.

Die diözischen Formen haben eine andere Anordnung; hier sind die männlichen Blüten zahlreicher. Bei *Procris* sind die +- und - - Seiten besonders interessant. Die kleinen Blätter und die männlichen Stände stehen auf denselben Seiten, die weiblichen Blüten dagegen in den Achseln großer Blätter. Da das männliche Geschlecht bekanntlich oft nur einer geringeren Nahrung als das weibliche bedarf, mag dies vielleicht mit der Größe der Blätter zusammenhängen. Besonders merkwürdig ist die zunächst schwächliche Ausbildung der weiblichen Blüten bei *Urtica dioica*, die erst nach erfolgter Bestäubung zu einer Vergrößerung der Teile führt. Daß die Förderung und Minderung von Sektoren in der Blüte auch bei den Urticaceen eintritt, dafür zeugt die Zygomorphie von *Parietaria* und *Pilea*, bei denen man deutlich in der Blütenhülle geförderte und geminderte Teile sehen kann. Die Minderung kann schließlich so weit gehen, daß das Perigon völlig schwindet und nackte weibliche Blüten auftreten. Wir können hier nicht weiter auf diese interessanten Verhältnisse eingehen.

Von den Früchten möchten wir erwähnen, daß bei vielen Typen die Anthocarpbildung zu beobachten ist. Der Same ist meist reich an öligem Endosperm und besitzt gerade Keimblätter. Die Moraceen hatten auch zum Teil ein Endosperm, zum Teil kaum eins.

Wir können somit beide Gruppen auch in dieser Hinsicht aneinanderreihen. Der bei den Moraceen gekrümmte Embryo würde darin keine Schwierigkeiten bereiten, da ja die Gestalt des Embryos die Form des Eichens mitbestimmt.

Die Angabe, daß den Urticaceen Milchsaftschläuche fehlen, dürfte nicht völlig richtig sein, da man ähnliche Bildungen wie Saftschläuche auch bei ihnen kennt.

Die Biotypen sind sehr mannigfaltig. Neben einjährigen und mehrjährigen Kräutern, Halbsträuchern, Sträuchern treten selbst vereinzelt Bäume auf. Die Cystolithen sind in allen Gliedern vorhanden, Brennhaare nur in bestimmten Gruppen.

Zusammenfassend können wir sagen, daß wir die Urticaceen als eine Endreihe von in vieler Hinsicht starker Reduktion auffassen, die als Besonderheit die aktive Bestäubung des Pollens zeigt. Zwar trägt manche Eigenschaft die Spuren der Rückbildung, doch erstarrt ist der Formenkreis noch nicht, dazu mangelt ihm die Uniformität. Selbst WETTSTEIN, der für die Isoliertheit der *Urticales* eintritt, erkennt die Ähnlichkeit der Urticaceen mit den *Fagales* an, nur möchte er auch hier wieder die Reihen umgekehrt deuten (128).

Er hält das gelegentliche Auftreten von Zwitterblüten bei den Urticaceen und Euphorbiaceen nicht für Atavismen, sondern sagt, „das, was hier heute gelegentlich vorkommt, kann auch in der Vergangenheit vorgekommen und zum Ausgangspunkt für ein später typisch auftretendes Entwicklungsstadium geworden sein“. Er hält die *Fagales* für den Anfang einer Reihengruppe, die mit den *Urticales* bzw. *Piperales* abschließt.

Wir möchten dem entgegenhalten, daß nach WETTSTEIN selbst nie ein Organ rudimentär in Erscheinung tritt und können im folgenden die *Fagales* viel zwangloser ableiten. Wenn wir an den Beginn dieser Entwicklung die

Fagaceae

stellen, so bewegt uns dazu besonders der Bau der weiblichen Blüte von *Castanea*. Wie alle Vertreter dieser Familie haben sie ein vollkommenes, oberständiges Perigon. Hierin sind sie etwas über die Myricaceen und Urticaceen hinaus entwickelt. Nur in dieser Gattung treffen wir Staminodien regelmäßig an. Selten zeigen die obdiplostemonen Pseudocorollen 5-Zahl, meist hat die Pleiomerie sechs Glieder erzeugt, gelegentlich auch sieben bis acht (129). Die Staminodien fehlen oder sind bis zur 6-Zahl vorhanden. Auch die Karpiden sind ziemlich zahlreich, von zwölf bis drei. Die Scheide-

wände bilden dann entsprechend viele Fächer. Wir sehen so auch bei *Castanea* deutlich Pleio- und Meiomerie auftreten.

Die Pseudoplacenten haben zwei hängende Ovula mit zwei Integumenten. Bei der Reife gelangt nur ein Eichen zur Entwicklung.

Die weiblichen Partialblütenstände zeigen in ihren Dichasien vier bis sieben, meist drei Blüten; seltener ist nur die Primanblüte vorhanden. Am Grunde sind sie außer von einigen hinfalligen oder beständigen Deck- oder Vorblättern von der Kupula umgeben. Über deren verschiedene Entstehungsansichten können wir uns hier nicht verbreiten. Der Becher umhüllt die Früchte, die nur einen großen Samen mit gefurchten Keimblättern haben. Wir möchten diese angedeutete Rumination mit auf die Neigung zur Pseudoplacentation zurückführen.

Wir finden so im Blütenbau bei *Castanea* eine ganze Reihe von Eigenschaften, die dieser Gattung eine tiefere Stellung zuweisen. Auch die Produktion von Honig kann man dazu rechnen. Dagegen zeigt die sonstige Organisation Umstände, die auf eine weitere Ableitung deuten würden. Wie bei den *Juglandales* möchten wir hierzu außer der Verarmung der weiblichen Blütenstände und der Sonderbildung der Kupula auch die Größe der Samen und die Reduktion zu einem Integumente rechnen. Der Formenkreis der Betulaceen, der im Blütenbau und in dem einen Integument nicht ursprünglich erscheint, ist dagegen in der Organisation der reichen Blütenstände, in den unterständigen Hüllen leicht als mehr primitiv zu erkennen.

An *Castanea* schließen durch *Pasania* die *Quercus*-Arten an. Die Kupula und die Fruchtknoten-Fächerung bildet sich erst nach der Befruchtung aus, ein Zeichen für deren Natur als Pseudoplacenten, was seinerseits den Rückschluß auf eine ähnliche Gestaltung bei *Castanea* zuläßt.

Quercus hat zuweilen noch die reichen Karpellzahlen, in der Regel sind sie auf drei gesunken. Die Bracteen haben nur eine Blüte, Staminodien fehlen.

Unserer Ansicht nach schließen an *Castanea* die Gattungen *Fagus* und *Nothofagus* an. Hier gibt es, wenn auch selten, noch Staminodien. Die Bracteen besitzen drei, zwei oder eine Blüte. Auch in der männlichen Blüte ist *Castanea* etwas komplizierter, da sie siebenblütige Bracteen hat, während *Quercus* und *Fagus* stärker reduziert erscheinen.

Ein Perigon ist in den männlichen Blüten bei allen Fagaceen vorhanden, ebenso Pistillrudimente, die meist nur Vertretern der Gattung *Quercus* fehlen. *Pasania* und *Castanea* lassen das Pistillrudiment noch als behaarten Höcker erkennen. Zu einer fädlichen Bildung ist es bei manchen *Quercus*-Arten und bei *Fagus* geworden, dagegen ist es bei *Nothofagus* gut ausgebildet und trimer.

Wir möchten hervorheben, daß wir bei *Castanea* und *Pasania* ziemlich regelmäßig in androgynen Blütenständen Zwitterblüten vorfinden, bei *Fagus* nur ausnahmsweise. Die Geschlechtertrennung ist am weitesten bei der diözischen *Nothofagus* durchgeführt.

Die Perigonzahlen schwanken bei *Castanea* etwas, neben 5-Zahl ist 6-Zahl die Regel, durch Pleiomerie können auch 7- bis 8-zählige Perigone entstehen. Ebenso schwankt die Zahl der Stamina zwischen 8 bis 12; ihre Anordnung ist nicht regelmäßig. Jedenfalls können wir diese Zahlen unter Auftreten von Pleiomerie und Ausfall einiger Glieder auf die Urcentrospermenblüte zurückführen. Sehr weitgehende Dédoublements- und Pleiomerie-Einwirkungen zeigt *Nothofagus*, wo die Zahl der Stamina bis zu 40 ansteigen kann.

Die Gattung *Quercus* hat vielfach Gleichzahl in Blütenhülle und Stamina und eine strenge Obdiplostemonie derselben, so daß die Natur der Pseudocorolla deutlich erkennbar ist; daneben gibt es auch doppelte Zahl der Stamina, während das Perigon 6 bis 7 Glieder hat. — Wie oben hervorgehoben, sind die

Betulaceen

in mancher Hinsicht ursprünglicher als die Fagaceen. Das kann wohl für das Fehlen der Kupula und die oft noch reichen weiblichen Blütenstände gelten. Die eine der Entwicklungsreihen (*Betuleae*) haben die reichen Stände durchweg. Die unteren Glieder der anderen Reihe, wie *Carpinus* und *Ostrya* sind ähnlich gestaltet. Dagegen tritt bei der Spitzenentwicklung *Corylus* eine Verarmung und ein Becher um die Frucht auf.

Das Vorkommen nur eines Integumentes, das Festwachsen der Antheren auf den Deckblättern und die allein vorhandene Zweizahl im Gynoceum sind Zeichen einer Reduktion bzw. Fortbildung der Gestaltung.

Während bei den Betuleen das Perigon der männlichen Blüten noch vorhanden ist, fehlt es bei den Coryleen. Die Blütenhülle ist bei den meisten *Alnus*-Arten vierzählig, bei einigen und auch bei

Betula nur zweizählig. Wir sehen eine ausgesprochene Meiomerie eintreten, die ihren Höhepunkt bei den Casuarinaceen erreicht. Im Zusammenhang damit sinkt auch die Zahl der Staubgefäße. Nur bei *Carpinus* sind zehn Stück vorhanden. *Betula* und zum Teil *Alnus* haben nur zwei. Ein Pistillrudiment gibt es nicht.

Umgekehrt weisen in bezug auf das Perigon der weiblichen Blüten die Coryleen ein solches noch rudimentär auf, die Betuleen lassen es völlig vermissen. Staminodien sind bei allen Gattungen nicht vorhanden.

Die Ausbildung des Fruchtknotens erfolgt erst *nach der Bestäubung*. In ihm stehen die zwei Samenanlagen bezeichnenderweise unregelmäßig, oft sogar an derselben Naht. Sie sind hängend und wenden die Raphen einander zu.

Fagaceen und Betulaceen gemeinsam ist die Chalazogamie und das vielzellige Archesporium. Wir möchten nur kurz erwähnen, daß wir diese Bildung als durch Ausfall von korrelativen Hemmungen zustande gekommen ansehen. — Dasselbe gilt für die

Casuarinaceen.

Das Eichen dieser Familie zeigt deutlich die schiefe Anheftung. Es ist im Grunde genommen nur ein, an eine Art Placenta angewachsenes, umgewendet aufgehängtes Ovulum. Die Gestalt läßt sich sehr leicht von dem Ovulum der Betulaceen usw. ableiten. Auch die Entstehung mehrerer „Embryosäcke“ und das „Keimen“ aller Makrosporen halten wir für eine Beseitigung einer Hemmung. Von allen „Embryosäcken“ kommt nur einer normal zur Entwicklung, wie wir es bei den Angiospermen gewohnt sind. Die Doppelbefruchtung und alles andere ist normal. Da nur einer der Embryosäcke wirklich ein solcher ist, kann man die anderen 20 und mehr nur als Haustorialbildungen betrachten. Wir können auf die Verhältnisse nicht weiter eingehen, sie sind in den Arbeiten von MISCHE (130), ZIEGENSPECK (131) und insbesondere von GOEBEL in seiner Organographie dermaßen eingehend behandelt, daß wir nur immer wieder dasselbe wiederholen könnten. Wir möchten nur betonen, daß alle diese Dinge, ebenso wie die Aporogamie und der gesamte vegetative Aufbau der Casuarinaceen eine weite Anpassung und Sonderentwicklung bezeugen.

Die weiblichen Blüten stehen in büschelartigen Ständen, eine Blütenhülle fehlt völlig. Sie sind aus zwei Karpiden gebildet und haben 2 Narben. Ob es sich um 2 Fächer des Fruchtknotens, von denen eines verkümmert ist, handelt, oder ob es nur eine Art

Pseudoplacenta ist, die nur nach der einen Seite Samenanlagen trägt, möchten wir dahingestellt sein lassen. Die Fortleitung der Pollenschläuche durch eine Verbindung der Zentralplacenta mit dem Griffelkanal haben wir sehr häufig in diesen Kreisen zeigen können. Hierdurch wird eine Neigung zur Chalazogamie verständlich, da ein Herauswachsen aus dem Gewebe der Placenta unterbleibt. Sie trägt 2 bis 4 Samenanlagen, von denen nur eine kräftig entwickelt zu sein pflegt; die anderen sind schon in der Anlage unterdrückt.

Ebenso reduziert wie die weiblichen sind auch die männlichen Blüten. Sie haben wie erstere zwei Vorblätter, daneben ist noch ein zweiblättriges Perianth vorhanden. Die Stamina zeigen durch ihre häufige Spaltung eine Verwachsung aus zweien an.

Die verarmten Partialblütenstände stehen in einer gemeinsamen Hülle. Die einzelnen Hüllen sind schachtelhalmartig aneinandergereiht und bilden endständige Ähren.

Bei der Fruchtreife verholzen die Vorblätter der weiblichen Blütenstände und bilden eine Art Kupula um die geflügelte Schließfrucht.

Für unsere Ansicht, daß es sich bei den Casuarinaceen um eine in der Blüte stark reduzierte Familie aus dem Kreise der *Amentales* handelt, können wir niemand anderen besser als EICHLER anführen (132):

„Die Verwandtschaft der Casuarinaceen scheint mir nach diesen Verhältnissen am nächsten mit den Myricaceen zu sein, wo sie auch bei ENDLICHER ihren Platz haben. Denkt man sich von den 4 Stb. des Myricaceen-Grundplans nur eins der medianen ausgebildet, in der weiblichen Blüte dazu das Perigon unterdrückt, in der männlichen aber nur mit dem hinteren oder den beiden medianen Gliedern entwickelt — wir sahen, daß dies alles auch bei den Myricaceen vorkommen kann —, so erhalten wir im wesentlichen die Struktur, wie sie bei den Casuarinaceen vorliegt. Nur die Ovularbildung ist eine andere und stimmt mehr mit der der *Cupuliferae* überein. Die Vergrößerung der Vorblätter zur Reifezeit hat dagegen wieder sowohl bei den Myricaceen als Juglandeen deutliche Analoga und erinnert überdies auch an das Verhalten bei den *Cupuliferae*.“

Der equisetoiden Wuchs ist eine Erscheinung, die wir in der Reihe der Centrospermen öfter antrafen.

Wir wären somit an das Ende des Centrospermenastes gekommen. Wer die Verhältnisse genau verfolgt und verglichen hat, muß zugeben, daß die Ableitung der Familien in dieser Art möglich und durchaus befriedigend ist.

Zusammenfassung des morphologischen Teils

Wenn wir die Gedankengänge unserer vorstehenden morphologischen Ableitung kurz zusammenfassen, so können wir sagen: Am Grunde des Centrospermenastes stehen unserer Ansicht nach die in der Blüte noch reicheren Familien. Die Entwicklung hat bei ihnen entweder noch keine Corolla ausgegliedert oder sie ist ihnen verlorengegangen. Das Vorhandensein nur des Perigons möchten wir als ursprünglich betrachten. Während bei den anderen Entwicklungen aus der Vielzahl der Stamina direkt die Corolla entsteht, hatte hier bereits von Anfang an eine Verarmung der Stamina eingesetzt. Das Urdiagramm der Centrospermen wäre P 5, A 5 + 5, Gx. Es wird die „Corolla“ ebenso wie eine reichere Zahl der Stamina durch seriales Dédoublement erzeugt, was zur Obdiplostemonie führt. Daneben gibt es auch noch Fälle von lateralem Dédoublement bei Staubgefäßen.

Diese Pseudocorollen können choripetal oder sympetal sein. Ferner tritt häufig eine Sektorenvermehrung oder -Verminderung ein, die es dann in mehreren Kreisen (also Perigon, Pseudocorolla und Stamina) zu einem Vermehren der Glieder kommen läßt. Nachträgliche Verschiebungen können eine Vermehrung der Kreise veranlassen. Nach oben zu finden wir eine Verarmung und Verkleinerung der Blüte. Es setzt die Windbestäubung unter Vermehrung der männlichen Blüten ein. In manchen Kreisen kann sekundär wieder eine Cyathienbildung erfolgen, die zu den sonderbaren „Blüten“ wie bei den Rafflesiaceen führt. Diese Parasitengruppen zeigen überhaupt eine ganze Reihe von Merkwürdigkeiten im Aufbau besonders der weiblichen Organe.

Am Grunde des Astes stehen die apocarpn Kreise. Mit dem Verwachsen der Karpelle kommt es sehr bald zur Bildung einer Zentralplacenta. Durch deren Vergrößerung werden die Samenanlagen umwallt oder sekundär pseudoparietale Placenten ausgebildet. Das Ovulum hängt in den Ausgangsfamilien anatrop. Es wendet sich entweder durch umgekehrtes Aufhängen an langem Stiele um oder es krümmt sich durch Verharren auf jugendlicher

Ausgestaltung und wird amphitrop, kampylotrop oder atrop. Anthocarpe und Perisperme sind häufig.

Die Einzelheiten sind in der Stammtafel (Fig. 16) zusammengefaßt.

Haploidgeneration.

Wir wollen nur noch kurz die Art der Endospermbildung in der ganzen Reihen­gruppe zusammenstellen. Von der üblichen schematischen Ausdeutung (SCHÜRHOFF) sei aber abgesehen; wir wollen diese Eigenschaft unter denselben Gesichtspunkten betrachten wie jede andere der gesamten Organisation.

Im ganzen Kreise der Centrospermen im Sinne ENGLERS, also bei *Phytolaccaceae*, *Nyctaginaceae*, *Aizoaceae*, *Portulacaceae*, *Basellaceae*, *Caryophyllaceae*, *Amarantaceae* und *Chenopodiaceae* sehen wir eine nucleäre Entwicklung des Endosperms. Wir möchten diese Familien durchaus nicht als völlig ursprünglich in dieser Hinsicht ansehen, sondern es handelt sich um Seitenreihen. Auch die schwankende Zahl der Makrosporen von 1 bis 4 und das vielzellige Archespor mancher Caryophyllaceen deuten eine weitere Ableitung an. Geradezu kennzeichnend ist das Auftreten der frühzeitigen Teilung der Sexualkerne bei den Caryophyllaceen, die unserer Ansicht nach eine von den weiter entfernten Familien darstellen. Bei ihnen findet man auch eine große Basalzelle am Suspensor.

Die am Stamme etwas weiter oben stehenden *Polygonales* haben ein nucleäres Endosperm und ein ursprünglicheres Archespor mit einer Zelle.

Die *Plumbaginales* haben ein nucleäres Endosperm, eine Megaspore und ein einzelliges Archespor. In der Reduktion der Makrosporenzahlen und des Embryosackbaues erkennen wir deutlich Zeichen weiterer Ableitung. Die *Primulales* besitzen gleichfalls ein nucleär sich entwickelndes Endosperm.

Die *Lentibulariaceen* fallen bezüglich der Endospermbildung aus dem Rahmen dieser Kreise; sie haben ein zelluläres Endosperm und Mikropylar- und Chalazalhaustorien. Hervorgehoben muß aber das Ausbleiben eines Nährgewebes am Samen werden. Wir sehen, daß gerade die nucleäre Entwicklung unserer Ansicht nach aus physiologischen Gründen an einen reichen Nährstoffgehalt der Embryosäcke und ein, wenigstens zeitweilig, größeres Wachsen des Endosperms geknüpft ist. Die „sympetale Entwicklung“ der Eichen ist somit sehr verständlich. Ob sie nun durch Reduktion und Umbildung einer nucleären oder zellulären Anlage entstanden

ist, läßt sich nach unserer Meinung schwer entscheiden. Wir möchten der letzten Ansicht zuneigen und in allen vorhergehenden Gruppen die nucleäre Entwicklung als etwas Sekundäres, die Endzweige der Familien Auszeichnendes, betrachten. Wir wissen, daß von diesen großen Familien eigentlich nur eine recht kleine Anzahl von Vertretern untersucht ist. Es wäre denkbar, daß zelluläres Endosperm sich bei manchen Phytolaccaceen finden könnte.

Für das Vorhandensein von Stammformen mit zellulärer Endospermentwicklung sprechen auch die *Hippuridaceae*. Die Apogamie hatten wir bereits oben als ein Zeichen für die Entfernung vom Stamm angesehen; ein gleiches gilt für die Dreikernigkeit der Pollenkörner.

Die Halorrhagaceen haben entweder vierkernige Embryosäcke und vier Makrosporen oder einen 16kernigen Embryosack. Obwohl das Endosperm zellulär ist, zeigen sie doch in der Haploidgeneration eine andere Art der Entwicklung als die Hippuridaceen. Wir möchten in diesem Zusammenhange darauf hinweisen, wie sehr die Myrtaceen, denen die *Halorrhagaceae* (ohne *Hippuridaceae*) zugehören, an diese Entwicklung anklingen. Die Lythraceen haben 4 Makrosporen und zeigen eine frühzeitige Degeneration der Antipoden.

Bei den Oenotheraceen haben wir bereits die 4 Makrosporen, von denen die oberste zum vierkernigen Embryosacke keimt.

Die Penaeaceen besitzen 16kernige Embryosäcke und dazu noch ein nucleäres Endosperm. Wenn wir diese Eigenschaften auch nicht überschätzen wollen, seien sie doch erwähnt, da sie in unserem Falle auch zu einem Stützpunkt unserer Anschauung, daß *Hippuris* mit den *Halorrhagaceae* nichts zu tun hat, verwendet werden können.

Wir möchten hier noch TISCHLER (133) zitieren. Im Anschluß an die Schilderung und Aufzählung der vierkernigen Embryosäcke in den zum Teil sicher weit auseinanderstehenden Familien der Palmen, Euphorbiaceen, Plumbaginaceen, Orchidaceen, Podostemaceen usw. behandelt er die Euphorbiaceen eingehender: „Der ‚sekundäre‘ Charakter — vom phylogenetischen Standpunkt aus betrachtet — für diese Abweichungen vom Normaltypus wird uns besonders deutlich, wenn wir die Familie der Euphorbiaceen ansehen. Denn bei ihr haben wir neben 8- und 4kernigen einmal wieder einen Übergangstypus, wie bei den

Orchideen, dann aber daneben selbst eine Vermehrung der Kerne durch einen weiteren Teilungsschritt auf 16 (Fig. 133) (vgl. auch MODILEWSKI 1909 a, 1910, 1911 und DESSIA TOFF 1911).“

„Sechzehnkernige Embryosäcke kennen wir außerdem noch für die Piperacee *Peperomia* (CAMPELL 1899 a u. b, 1901, JOHNSON 1900 b, 1902 b, 1907, 1910, 1914 a, W. H. BROWN 1908, 1909 a, FISCHER 1914, HÄUSER 1916); für die Halorrhagacee *Gunera* (SCHNEGG 1902, ERNST 1908 a u. b, MODILEWSKI 1908 b, SAMUELS 1912), für die Penaeaceen (MISS STEPHENS 1909), für *Pandanus* (CAMPELL 1911 a) und für die Composite *Pyrethrum partheni-folium*, var. *aureum* (PALM 1914, 1915). Die Stellung der Kerne kann dabei in den verschiedenen Fällen eine wechselnde sein, ist für die spezielle Art aber typisch. Vgl. außer den genannten Ab-handlungen auch die von JACOBSSON-STIASNY (1916) und ISHIKAWA (1919). Ja, wir kennen sogar Beispiele, bei denen eine und die-selbe Spezies nebeneinander 8- und 16kernige Embryosäcke auf-weist, so die Euphorbiacee *Poinsettia pulcherrima* (DONATI 1912, 1913) oder die Plantaginacee *Plantago major* (EKSTRAND 1918). In anderen Fällen ist die Vermehrung der Nuclei offenbar nur ‚pathologisch‘, so in dem von CHODAT (1903) für *Parnassia palustris* beschriebenen Beispiel. Der eine Polkern ‚en route pour se fusionner avec l'autre s'est divisé comme le noyau originel de l'appareil femelle en produisant comme lui deux synergides, un oeuf et un nouveau noyau polaire‘. Als ähnliche Abnormität ist wohl auch der von FAMILLER (1896) für *Viburnum Lantana* be-schriebene Fall zu werten, oder der von HORNE (1909 für *Davidia involucrata* oder von TÄCKHOLM (1915) für die *Fuchsia*-Rasse ‚Marinka‘. Hier dürften reine Ernährungsstörungen eine schein-bar neue Embryosackart zustande kommen lassen, die freilich kaum ihren ‚Zweck‘ wird erfüllen können. Ich habe wenigstens noch nicht gehört, daß eine dieser Eizellen befruchtungsfähig war.“

Im Hinblick auf die Deutung der 16kernigen Embryosäcke als ‚Kaeno-Makrosporen‘ bei *Peperomia* usw., wie ZIEGENSPECK sie im Einklange mit GOEBEL u. a. m. in seiner Arbeit über die ‚Haploidgeneration‘ ausgeführt hat, sei besonders auf die TÄCKHOLMSCHEN Beobachtungen hingewiesen. Wir geben hier die Beschreibung unter der Abbildung wörtlich wieder (134): ‚*Fuchsia procumbens*. Embryosäcke durch Hinzufügung von anderen ‚Makrosporen‘ vergrößert. a unter dem ursprünglichen Embryo-sack zwei zweikernige Zellen, die durch Auflösung der Scheide-

wände mit ersteren vereinigt werden, b die beiden unteren Makrosporen übertreffen den eigentlichen Embryosack sogar an Größe. Auch hier lösen sich die Membranen auf. Vergr. 470.“

Es trifft hier also das, was bei manchen Peperomien normal erfolgt, pathologisch auf: Ein Embryosack, der durch Verschmelzen mit den Keimprodukten der ursprünglich getrennten anderen Makrosporen mehrkernig wird. Wie man in diesen Verhältnissen etwas Ursprüngliches sehen kann, ist uns unbegreiflich. Die Zeichen von Ableitung treten hier doch wirklich augenfällig hervor.

Die reduzierten Samenanlagen der *Santalales* sind uns nicht in allen Familien hinsichtlich der Endospermentwicklung in der literarischen Behandlung zugänglich gewesen. Die *Myzodendraceae* haben ein zelluläres Endosperm und Haustorien. Die heraus tretenden Embryosäcke der *Santalaceae* sind ein weit abgeleiteter Typus, desgleichen die Verhältnisse bei den *Loranthaceae*, worauf hier nicht weiter eingegangen werden soll.

Die Juglandaceen sind außer in ihrer Chalazogamie durchaus normal. Sie haben ein einzelliges Archespor. Das Endosperm fehlt im Samen.

Die *Leitneriaceae* zeigen ein einzelliges Archespor, normale Embryosackentwicklung und ein nucleäres Endosperm. Das Nährgewebe ist nur dünn. Auch in dieser Hinsicht lassen sich die *Salicales* mit ihnen verknüpfen. Bei ihnen ist das Endosperm nucleär. Es gibt noch einzellige Archespore, daneben kommen aber mehrzellige zur Entwicklung. Die Chalazogamie ist teilweise ebenfalls vorhanden.

Die Vielzelligkeit des Archespors wird bei den *Balanophoraceae* herrschend: aber nur eine Makrospore kommt zur Entwicklung. Hinsichtlich des Endosperms finden wir nucleäre und zelluläre Ausbildung zugleich. Die *Rafflesiaceae* erzeugen letzteres nach dem nucleären Typus. Das Archespor ist einzellig. Auch hierin wäre die Entwicklung wieder wie beim Ovulum etwas ursprünglicher als bei den Balanophoraceen.

Die Piperaceen lassen die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack werden. Dieser kann noch normal achtkernig sein, daneben finden sich die abgeleiteten 16kernigen Typen. Die Endospermbildung ist zum Teil nucleär.

Die *Myricaceae* sind in ihrem einzelligen Archespor, der normalen Embryosackentwicklung und der fehlenden Chalazogamie

deutlich ursprünglich, nur die nucleäre Endospermentwicklung läßt sie etwas abgeleitet erscheinen.

Die Endosperme der *Urticales* sind alle nucleär gebildet. Unter den Ulmaceen finden sich Typen, die die Embryosackmutterzelle unmittelbar zum Embryosack werden lassen und dreikernige Pollen haben.

Die Embryosackentwicklung der Moraceen, Cannabinaceen und Artocarpaceen ist, soweit bekannt, normal.

Bei den Urticaceen zeigt sich häufig Apogamie und eine Umbildung der Embryosackmutterzellen zum Embryosack. Die Makrosporen sind in 4-Zahl vorhanden.

Die ganzen *Fagales*, also Betulaceen und Fagaceen haben ebenfalls eine nucleäre Endospermibildung. Das Archespor ist vielzellig. Die Chalazogamie hat sich hier völlig durchgesetzt. Der Pollen ist zweikernig.

Bei den Casuarinaceen ist die Hemmung am weitesten beseitigt. Alle gebildeten Makrosporen sind entwicklungsfähig. Ihre rudimentären Embryosäcke (20 und mehr an Zahl) werden zu eigenartigen Haustorien, etwa nach Art einer determinierten „Nährhaploidgeneration“. Der Pollenschlauch wird an der Spitze gelöst und so kann er leicht zum eigentlichen Embryosack gelangen. Nur eine einzige Makrospore gibt einen normalen Embryosack. Die Ausbildung der Chalazogamie hat hier ihren Höhepunkt erreicht.

Wenn man den ganzen Formenkreis allein betrachtet, könnte man sehr gut das nucleäre Endosperm als das ursprünglichere ansehen und alle Fälle von zellulärem von ihm ableiten. Es würde das ein sehr gutes Bild geben, aber wir möchten das, obwohl es in unser System gut hineinpassen würde, nicht tun, sondern entweder annehmen, daß sich bei den unteren Gruppen der nucleäre Typ allein in den mehr oder minder langen Auszweigungen entwickelt hat und nur hin und wieder der andere auftaucht, d. h., die Entwicklung den ursprünglichen zellulären Typus andersartig umgewandelt hat, oder aber, es gab in den Grundfamilien ursprünglich beide Formen, die nucleäre dann allerdings häufiger.

Die zellulären Formen hätten sich so, die nucleären anders entwickelt. Nur eine umfangreiche Bearbeitung der Phytolaccaceen und anderer Grundkreise könnte hier vielleicht Klarheit schaffen.

Die „Haploidgeneration“ läßt sich so sehr gut mit den Gedankengängen unserer morphologischen Betrachtungen verknüpfen. Andererseits wird dadurch auch die Gedankenrichtung der Aus-

wertung der Haploidgeneration gestützt, wie sie von GOEBEL (Organographie) und von ZIEGENSPECK (135) gehandhabt wurde. Es ist in diesem Sinne sehr wohl möglich, die Haploidgeneration und die Systeme in Einklang zu bringen, ohne dem wissenschaftlichen Agnosticismus oder einer Polyphylye, die vielfach dasselbe ist, huldigen zu müssen.

Serodiagnostischer Teil

Der Centrospermenast der Dikotylen ist bezüglich seiner Serum-Reaktionen bereits relativ gut bekannt. Vor allem ist die Arbeit von MALLIGSON (in Mez, Archiv I, 1922) hervorzuheben, welche bereits eine ausgedehnte Bearbeitung der Centrospermen-Serologie enthält. Diese Ergebnisse konnten in allen ihren Einzelteilen von mir bestätigt werden. Nicht eine einzige Reaktion hat sich als unrichtig herausgestellt und die von MALLIGSON gegebene Anordnung der Familien hat nur insofern Änderungen erfahren, als durch inzwischen hinzugekommenes reiches, damals noch nicht zur Verfügung gewesenes Material Ergänzungen sich ermöglicht haben.

Eine zweite, sich mit unseren Formenkreisen beschäftigende Arbeit serologischer Art ist die von HELWIG (Bibl. bot., Heft 94, 1927). Was über dieses Werk zu sagen ist, wurde von MEZ (Echo, I [1927], S. 185—187) dargelegt. Wer nicht Methode und Theorie der Serodiagnostik beherrscht, dazu noch voreingenommen an die Reaktionen herantritt, wird zu solchen oder ähnlichen Ergebnissen kommen, wie sie HELWIG in die Welt hat gehen lassen.

In den früher veröffentlichten serodiagnostischen Arbeiten haben wir uns stets auch auf die morphologischen Daten berufen. Nur geschah dies in der abgekürzten Weise, daß wir die Autoren und Stellen zitierten, die für unsere serologischen Ergebnisse die morphologischen Parallelen boten. Dies hat leider so gut wie keinen Erfolg gehabt, weil das Nachschlagen der angeführten Literatur nicht jedermanns Sache ist. Wir sind deshalb neuerdings dazu übergegangen, die Morphologie mehr in extenso darzustellen; dadurch hoffen wir vor aller Öffentlichkeit den Einwand zu entkräften, daß die serologischen Ergebnisse der Morphologie widersprechen. Nicht an einer einzigen Stelle ist dies der Fall. Im Gegenteil, die serologischen Ergebnisse wirken als Richtlinien, welche heuristisch auf Merkmale hinweisen, die bisher gering geachtet oder gar übersehen sind (siehe auch ULBRICH in Bot. Centralbl. X [1927], S. 164), die aber öfters größere taxonomische Bedeutung besitzen als die bisher verwendeten Charaktere.

Im vorausgegangenen Teil dieser Arbeit wird zum allererstenmal eine morphologische Verknüpfung der „Hysterophyten“ EICHLERS mit dem übrigen Pflanzenreich gegeben. Das war nur möglich dadurch, daß eindeutige Serum-Reaktionen die Verwandtschaften anzeigten und zu der Überlegung zwangen, wie nun die morphologische Betrachtung damit in Übereinstimmung gebracht werden könne. Daß wir den wie Fabelgeschöpfe aussehenden Balanophoraceen, Rafflesiaceen, Hydnoraceen einen phylogenetischen Anschluß geben konnten, den bisher jedermann vergeblich gesucht hat, ist doch immerhin ein Ergebnis der Serodiagnostik.

Meine Arbeit ist ein Teil der Königsberger serologischen Sammelforschung. Über die Methode und die Auswertung der Ergebnisse braucht nichts mehr gesagt zu werden. Präzipitation und Conglutination wurden, wenn irgend möglich, parallel angewendet; die im folgenden *vor* den Pflanzennamen stehenden Ziffern bedeuten die Anzahl von Gläschen, die bei der Präzipitation Niederschläge ergeben. Die Ziffern *hinter* den Namen beziehen sich auf die Conglutination und bedeuten die Summe der Gläser, welche eine Ausflockung enthielten.

In meine eigenen Ergebnisse habe ich diejenigen von MALLIGSON (in Mez, Archiv I, 1922) mit hineingearbeitet, so daß ein vollkommenes Bild der bisherigen Serum-Forschungen über den Centrospermenast vorliegt. Auf die Veröffentlichung der Einzelprotokolle verzichte ich; dieselben sind aus den Angaben über die Reaktionen rekonstruierbar. — In den folgenden Reaktionslisten ist jeweils der Name des das Antigen liefernden Zentrums *unterstrichen*.

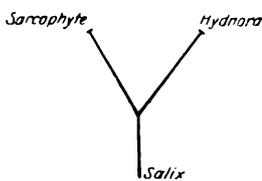


Fig. 1.

Die serologische Entwicklung beginnen wir mit dem *Hydnora*-Zentrum.

6 <u>Hydnora</u>	555
6 <u>Salix</u>	555
6 <u>Sarcophyte</u>	555

Dieses Ergebnis läßt sich in folgender Weise zum bildlichen Ausdruck bringen (Fig. 1).

Die Berechtigung der Fig. 1 ist vom *Salix*-Zentrum aus zu kontrollieren:

5 <u>Salix</u>	554	Brugmansia	554
2 <u>Balanophora</u>	554	5 <u>Batis</u>	—
<u>Sarcophyte</u>	554	0 <u>Tamarix</u>	000
<u>Hydnora</u>	554	0 <u>Frankenia</u>	000

Fig. 2 zeigt eine vorläufige Ergänzung. Die negative Verwandtschaft von *Tamarix* zu *Salix* ist durch ein *Tamarix*-Zentrum reciprok belegt.

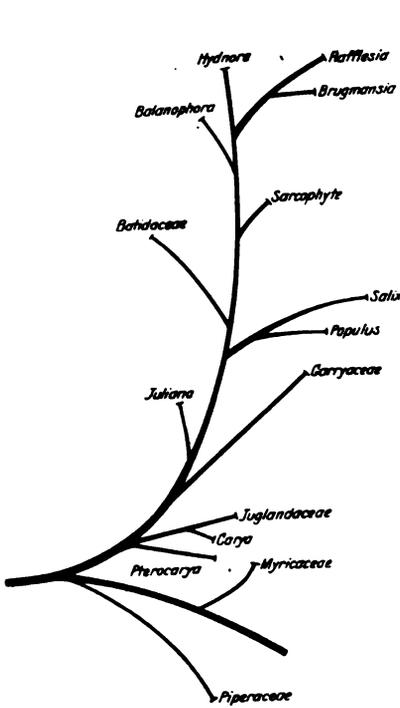


Fig. 2.

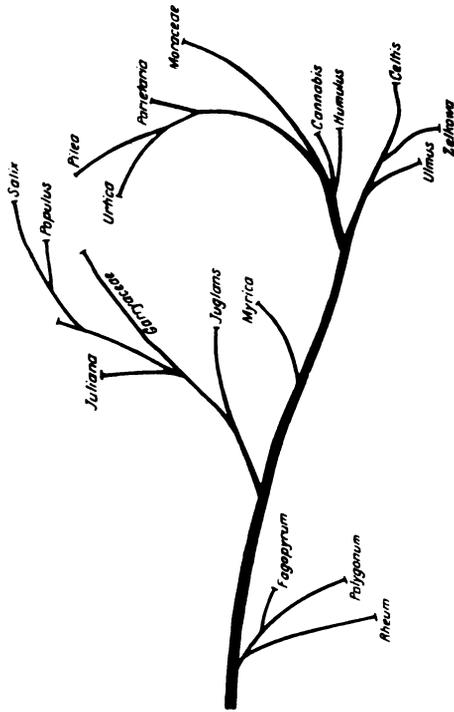


Fig. 3.

Die Richtigkeit von Bild 2 ist weiter durch das *Sarcophyte*-Zentrum zu erweisen:

<u>Sarcophyte</u>	554
Salix	544
Hydnora	544

Weitere Bestätigung liefert uns:

<u>Brugmansia</u>	555	Sarcophyte	555
Salix	554	Hydnora	555
Balanophora	555	Juglans	543

Indem wir *Juglans* am Grunde ansetzen, wird unser Bild auf Fig. 3 erweitert.

Die Angliederung von *Juglans* wird durch weitere Zentren belegt:

6 <u>Hydnora</u>	555	5 <u>Salix</u>	554
6 Salix	555	5 Juglans	554
5 Juglans	554	4 Myrica	554
5 Myrica	554		

<u>Brugmansia</u>	555	<u>Sarcophyte</u>	554
Salix	554	Juglans	554
Juglans	543	Salix	544
Myrica	543	Myrica	421

Diese Zentren zeigen uns gleichsinnig die Angliederung von *Juglans* und erlauben uns, *Myrica*, unter Vorbehalt einer Änderung, anzufügen (Fig. 4).

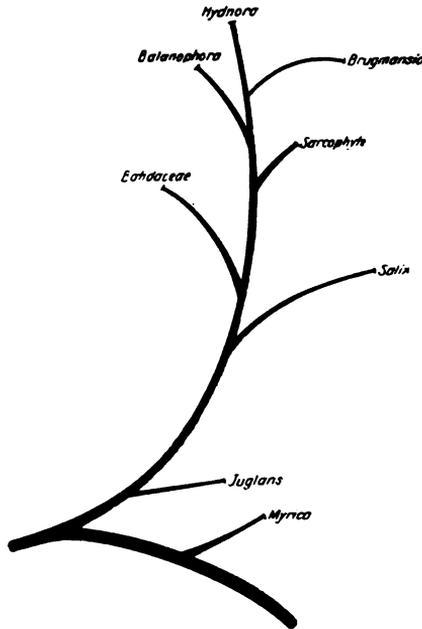


Fig. 4.

8	7	<u>Juglans</u>	6666	4	5	Myrica	6664
8		Juliania		3	3	Piper	4433
5		Garrya		7	3	Salix	2000
	7	Carya	6666			Populus	3000
—	—	Pterocarya	6654	7		Balanophora	3000

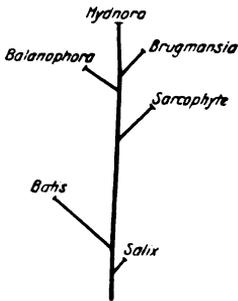


Fig. 5.

Wir bekommen mit diesem *Juglans*-Zentrum teils eine Bestätigung, teils einen Ausbau zu Fig. 5.

Die Anwendung des *Peperomia*-Zentrums ergibt uns Fig. 6 unter Bereicherung durch die noch unentschieden gestellten *Cannabis* und *Polygonum*.

4	<u>Peperomia</u>	554	2	Cannabis
4	Myrica		3	Polygonum 553
4	Juglans	554		

Zur Sicherung der Stellung führen wir noch die folgenden Zentren an:

6 <u>Hydnora</u>	555	<u>Brugmansia</u>	555	<u>Sarcophyte</u>	554	5 <u>Salix</u>	554
6 <u>Salix</u>	555	<u>Salix</u>	554	<u>Salix</u>	544	5 <u>Juglans</u>	554
5 <u>Juglans</u>	554	<u>Juglans</u>	543	<u>Juglans</u>	531	4 <u>Myrica</u>	554
5 <u>Myrica</u>	554	<u>Myrica</u>	543	<u>Myrica</u>	421	3 <u>Polygonum</u>	544
4 <u>Peperomia</u>	543	<u>Polygonum</u>	432	<u>Polygonum</u>	531	<u>Cannabis</u>	544
5 <u>Polygonum</u>	553			<u>Cannabis</u>	310		
4 <u>Cannabis</u>	533						

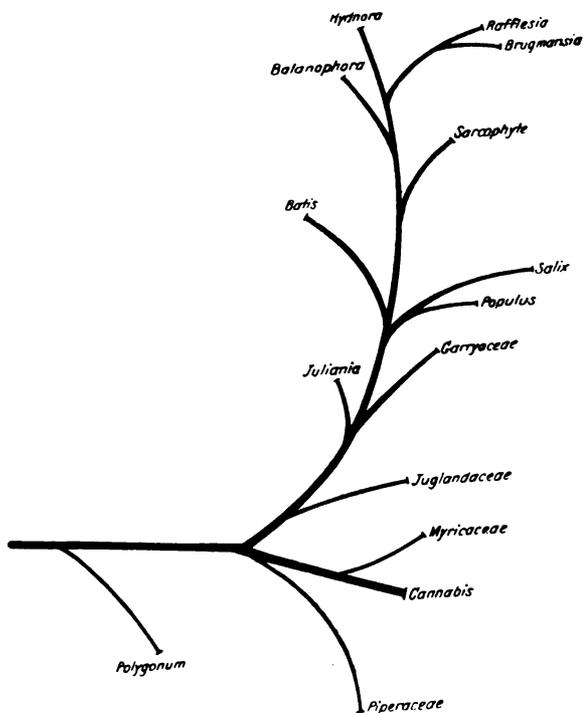


Fig. 6.

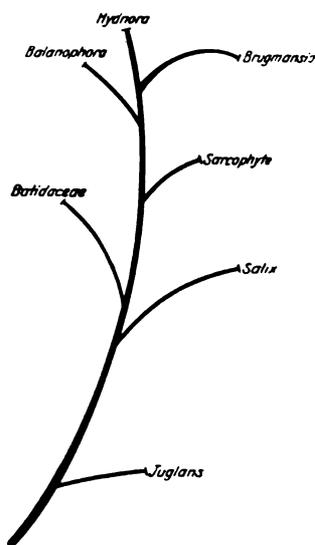


Fig. 7.

8	7	<u>Juglans</u>	6666
3	3	<u>Piper</u>	4433
4	5	<u>Myrica</u>	6664
—	5	<u>Cannabis</u>	6666
2	5	<u>Moraceae</u>	6665
		<u>Humulus</u>	6666
		<u>Maclura</u>	6663
		<u>Ficus</u>	6654

		<u>Polygonum</u>	6620
		<u>Fagopyrum</u>	6631
4		<u>Rheum</u>	6590
1	—	<u>Ulmus</u>	6632
—	5	<u>Urtica</u>	6630
—	—	<u>Parietaria</u>	6532
4		<u>Celtis</u>	6652
—	—	<u>Zelkova</u>	6632

Besonders das letztere *Juglans*-Zentrum erlaubt eine gewisse Gliederung der *Cannabaceae* und *Polygonaceae* vorzunehmen. Da-

neben setzen wir als größere Kreise die Moraceen, Ulmaceen und Urticaceen ein (Fig. 7).

Die innere Ausgestaltung der Urticaceen wird durch folgende Seren genauer umrissen (Fig. 8):

7 <u>Cannabis</u>	6666	Pilea	430	Rheum	433
6 <u>Humulus</u>	6666	Parietaria	631	Castanea	3200
5 <u>Morus</u>	6665	Myrica	3210	Quercus	3300
5 <u>Maclura</u>	6643	Piper	4100	Corylus	3310
<u>Ficus</u>	643	Garrya	6653	Betula	6320
<u>Ulmus</u>	642	4 <u>Juglans</u>	6665	Alnus	5430
<u>Zelkova</u>	632	<u>Populus</u>	3200	Carpinus	5320
3 <u>Celtis</u>	642	<u>Salix</u>	3100	Casuarina	—
<u>Urtica</u>	632	<u>Polygonum</u>	432		

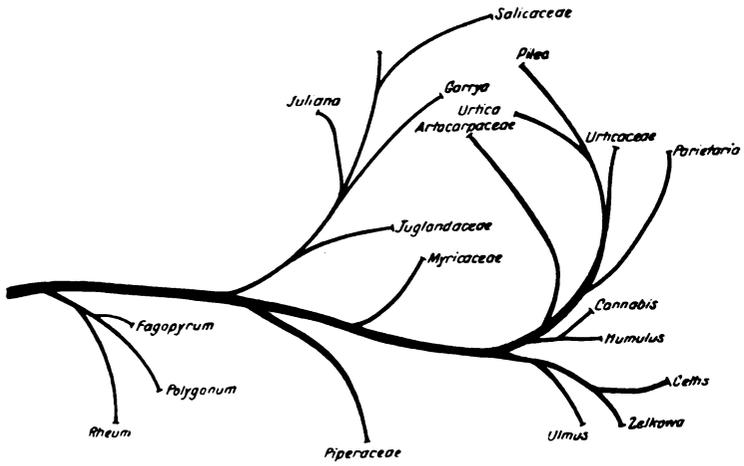


Fig. 8.

Wir fügen zunächst die Fagaceen und Betulaceen an in Fig. 9 und geben zur Beurteilung das *Corylus*- und *Fagus*-Zentrum wieder.

6 <u>Fagus</u>	4	7 <u>Corylus</u>	6666
6 <u>Betula</u>		Carpinus	6663
4 <u>Casuarina</u>		Betula	6664
3 <u>Cannabis</u>		5 <u>Alnus</u>	6663
5 <u>Morus</u>		— <u>Castanea</u>	6663
2 <u>Ulmus</u>		4 <u>Fagus</u>	—
2 <u>Urtica</u>		4 <u>Quercus</u>	6430
4 <u>Myrica</u>	0	0 <u>Casuarina</u>	4200
5 <u>Piper</u>	2	3 <u>Cannabis</u>	6663
5 <u>Juglans</u>	3	4 <u>Morus</u>	6653
5 <u>Garrya</u>	1	— <u>Ulmus</u>	—
6 <u>Salix</u>	0	0 <u>Urtica</u>	0000
6 <u>Batis</u>	0	— <u>Myrica</u>	—

4 Polygonum	0	Salix	—
0 Hamamelis	0	Polygonum	0000
0 Crassula	0	Hamamelis	0000
0 — Piper	—	0 Ephedra	0000
4 5 Juglans	6653	0 Gnetum	0000

Wir sehen durch diese beiden Zentren Fig. 9 bestätigt und können *Casuarina* als neuen Formenkreis hinzufügen:

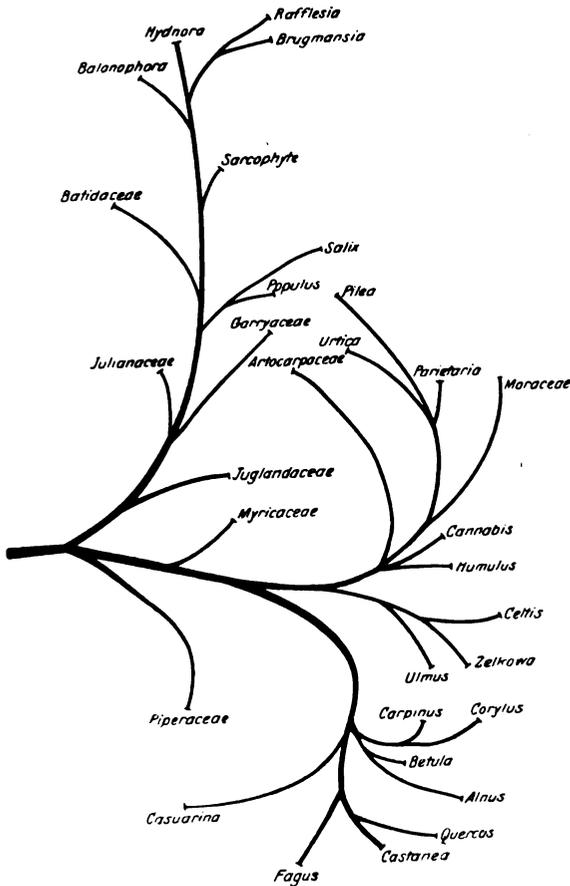


Fig. 9.

6 <u>Casuarina</u>	5442	3 Amarantus	0000
6 Fagus	5131	3 Beta	0000
5 Betula	5432	0 Platanus	0000
6 Corylus	5431	0 Hamamelis	0000
5 Cannabis	4320	0 Corylopsis	0000

4	Ulmus	3110	0	Ephedra	0000
4	Parietaria	3210	0	Gnetum	0000
4	Myrica	4431	0	Cunninghamia	0000
4	Piper	3220	0	Abies	0000
4	Juglans	3321	0	Selaginella	0000
—	Salix	3210	0	Podocarpus	0000
3	Sarcophyte	2200	0	Sequoia	0000
3	Hydnora	2200	0	Equisetum	0000
3	Polygonum	3210			

Dieses *Casuarina*-Zentrum beweist die Unrichtigkeit der vermuteten Beziehungen zwischen *Casuarina* und den *Gnetales*, Hamamelideen usw. Wir setzen hier auch die übrigen diesbezüglichen Zentren hinzu.

6	<u>Gnetum</u>	5554	alle negativ:		
6	Ephedra	5554	Ulmus		
5	Podocarpus	5543	Betula		
3	Taxus	4322	Parietaria		
4	Abies	4321	Salix		
0	Polygonum	0000	Hydnora		
0	Juglans	0000	Sarcophyte		
0	Myrica	0000	Banksia		
0	Peperomia	0000	Viscum		
0	Corylus	0000	Mirabilis		
<u>Magnolia</u>	543	<u>Aristolochia</u>	554	<u>Hamamelis</u>	554
<u>Drimys</u>	542	<u>Magnolia</u>	552	<u>Pittosporum</u>	554
<u>Cercidiph.</u>	543	<u>Calycanthus</u>	552	<u>Sarracenia</u>	444
<u>Calycanthus</u>	543	<u>Saururus</u>	552	<u>Nepenthes</u>	543
<u>Anona</u>	542	<u>Anona</u>	553	<u>Crassula</u>	553
<u>Myristica</u>	531	<u>Myristica</u>	553	<u>Rubus</u>	553
<u>Peumus</u>	542	<u>Peumus</u>	553	<u>Platanus</u>	553
<u>Menisp.</u>	542	<u>Amarantus</u>	320	<u>Casuarina</u>	0
<u>Aristolochia</u>	530	<u>Polygonum</u>	310		
<u>Nuphar</u>	531	<u>Juglans</u>	310	<u>Platanus</u>	554
<u>Laurus</u>	531	<u>Peperomia</u>	200	<u>Rubus</u>	574
<u>Cassytha</u>	420	<u>Salix</u>	310	<u>Hamamelis</u>	543
<u>Saururus</u>	520	<u>Sarcophyte</u>	210	<u>Pittosporum</u>	543
<u>Amarantus</u>	210	<u>Balanophora</u>	210	<u>Crassula</u>	553
<u>Polygonum</u>	200	<u>Brugmansia</u>	200	<u>Juglans</u>	111
<u>Juglans</u>	200	<u>Hydnora</u>	100	<u>Casuarina</u>	00
<u>Peperomia</u>	100			3 <u>Philadelphus</u>	
<u>Salix</u>	200			3 <u>Gunnera</u>	
<u>Sarcophyte</u>	100			0 <u>Hippuris</u>	
<u>Balanophora</u>	100				
<u>Brugmansia</u>	100				
<u>Hydnora</u>	100				

4 <u>Peperomia</u>	554	a) 7 <u>Juglans</u>	6666	b) <u>Juglans</u>	8
4 <u>Myrica</u>	—	7 <u>Carya</u>	6666	<u>Juliania</u>	8
4 <u>Juglans</u>	554	— <u>Pterocarya</u>	6654	<u>Garrya</u>	5
0 <u>Saururus</u>	110	5 <u>Myrica</u>	6664	<u>Myrica</u>	4
<u>Liriodendron</u>	210	3 <u>Piper</u>	4433	<u>Piper</u>	3
<u>Cercidiphyll.</u>	110	0 <u>Rosac.</u>	3	<u>Rosac.</u>	0
		0 <u>Magnolia</u>	0	<u>Aristol.</u>	0
		0 <u>Saururus</u>	0	<u>Magnolia</u>	0
				<u>Cactac.</u>	0
				<u>Elaeocarp.</u>	0
				<u>Anacardiac.</u>	0
				0 <u>Peireskia</u>	00
6 <u>Casuarina</u>	5442	<u>Nuphar</u>	} 0	<u>Ephedra</u>	} 0
6 <u>Fagus</u>	5431	<u>Ceratoph.</u>			
6 <u>Corylus</u>	5431	<u>Liriodendron</u>			
5 <u>Betula</u>	5432	<u>Drimys</u>			
<u>Platanus</u>	} 0	<u>Aristolochia</u>			
<u>Hamamelis</u>		<u>Saururus</u>			
<u>Corylopsis</u>		1 <u>Dillenia</u>	—		
0 <u>Menisperm.</u>	1	1 <u>Mercurialis</u>	—	<u>Sequoia</u>	
				<u>Equisetum</u>	
7 <u>Corylus</u>	6666 4	<u>Fagus</u>	6	<u>Brugmansia</u>	555
— <u>Castanea</u>	6663	<u>Betula</u>	6	<u>Sarcophyte</u>	555
4 <u>Quercus</u>	643	<u>Casuarina</u>	4	<u>Balanophora</u>	555
— <u>Carpinus</u>	6663	<u>Hamamelis</u>	0	<u>Hydnora</u>	555
— <u>Betula</u>	6664	<u>Crassula</u>	0	<u>Salix</u>	554
5 <u>Alnus</u>	6663	<u>Cactac.</u>	0	<u>Magnolia</u>	000
0 <u>Casuarina</u>	4200 0	<u>Buxac.</u>	0	<u>Aristolochia</u>	000
<u>Fagus</u>	4	<u>Anacard.</u>	0	<u>Lathraea</u>	000
<u>Hamamelis</u>	0	<u>Euphorb.</u>	0		
0 <u>Magnolia</u>	0				
0 <u>Ephedra</u>					
<u>Gnetum</u>	0				
5 <u>Salix</u>	554	7 <u>Cannabis</u>	6666	6 <u>Hydnora</u>	555
2 <u>Balanophora</u>	554	6 <u>Humulus</u>	6666	6 <u>Sarcoph.</u>	555
<u>Sarcoph.</u>	554	— <u>Zelkowa</u>	632	6 <u>Salix</u>	555
<u>Hydnora</u>	554	5 <u>Morus</u>	6665	1 <u>Nuphar</u>	310
<u>Brugmansia</u>	554	5 <u>Maclura</u>	6643	1 <u>Ceratoph.</u>	210
5 <u>Batis</u>		— <u>Ficus</u>	643	0 <u>Sagittaria</u>	210
<u>Platanus</u>	200	— <u>Ulmus</u>	642	0 <u>Calycanth.</u>	310
<u>Hamamelis</u>	200	3 <u>Celtis</u>	642	0 <u>Laurus</u>	200
<u>Halorrh.</u>	000	0 <u>Urtica</u>	632	0 <u>Aristolochia</u>	000
<u>Gunnera</u>	000	— <u>Pilea</u>	43	1 <u>Saururus</u>	210
<u>Magnolia</u>	100	— <u>Parietaria</u>	631	0 <u>Magnolia</u>	210
0 <u>Tamarix</u>	000	0 <u>Ephedra</u>	0000	0 <u>Cercidiph.</u>	100
<u>Frankenia</u>	000			0 <u>Gnetum</u>	000
<u>Mercurialis</u>	300				
0 <u>Cactac.</u>					

Wir haben somit die abgeleitete Natur der *Amentales* im alten weiten Sinne, einschl. *Fagales*, *Salicales*, *Batidales*, *Juglandales*, *Verticillatae*, *Myricales*, *Piperales* und *Urticales* gezeigt. Überdies ist hieraus ersichtlich, daß die *Santalales* nicht zu den Kreisen der

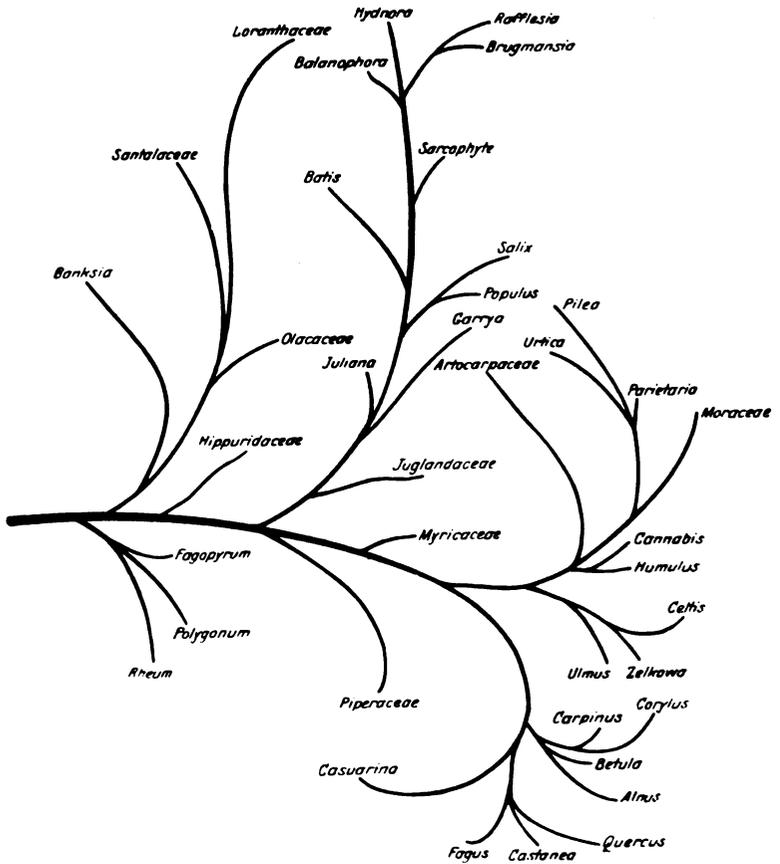


Fig. 10.

Hamamelidaceen oder Gnetalen gehören. Andererseits stehen die *Hamamelidales* weder den *Gnetales* noch den *Amentales* nahe.

Das folgende Zentrum diene zur Anreihung neuer Gruppen und zum Überblick über die *Amentales*.

3 4	<u>Polygonum</u>	542	2 Cannabis	331
	Hippuris	553	2 Maclura	
	Strombosia	553	0 Urtica	
3	Juglans	543	2 Ulmus	
0	Myrica	432	2 Salix	
0	Piper	332	0 Casuarina	

Die Hippurideen stehen somit in der Reihe der Centrospermen. Wir setzen sie in Fig. 10 noch in vorläufiger Stellung ein und vergrößern zunächst das *Hippuris*-Zentrum. Gleichzeitig seien die „anderen“ Halorrhagaceen mitberücksichtigt.

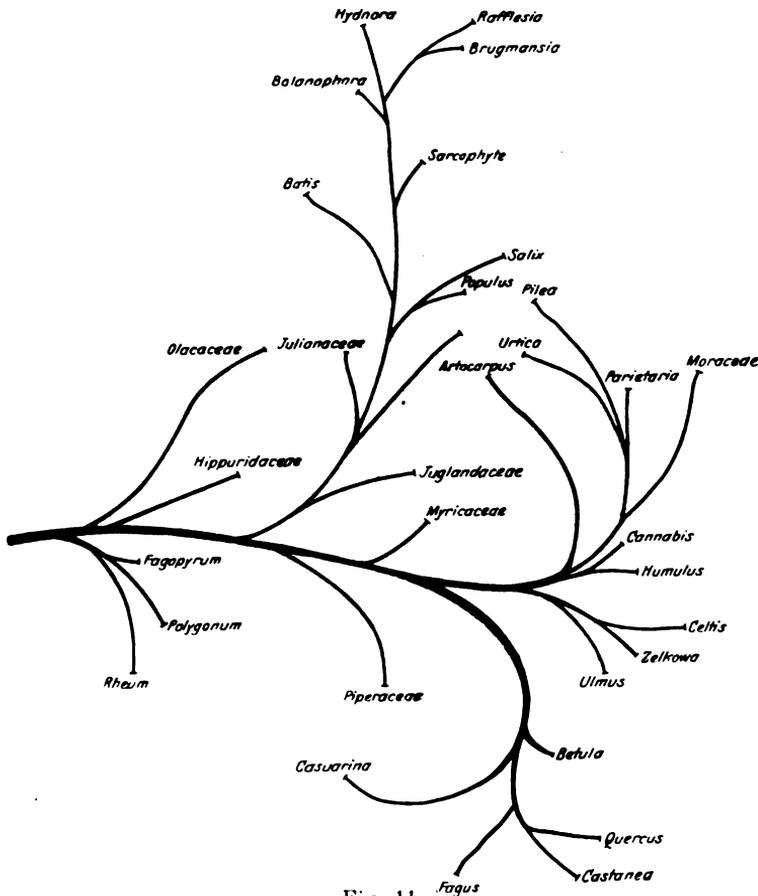


Fig. 11.

4 <u>Hippuris</u>	543	2 Banksia	
0 Myriophyllum	000	4 Polygonum	541
0 Gunnera	000	3 Juglans	
0 Halorrhagis	000	2 Salix	
3 Strombosia	543	1 Hydnora	
2 Viscum		2 Sarcophyte	

Es liegt also keinerlei Verwandtschaft mit den Halorrhagaceen vor, sondern *Hippuris* gehört in den Kreis der Centrospermen. Versuchsweise wollen wir die Loranthaceen und Proteaceen ansetzen (Fig. 11).

Das *Strombosia*-Zentrum erlaubt eine Kontrolle. Die fragliche Stellung von *Sarcostigma* ergibt sich als zu den Olacaceen gehörig. Die Annäherung der Loranthaceen an die Olacaceen und die Stellung der Proteaceen an einem Aste aus dem Grunde wird bestätigt.

4 <u>Strombosia</u>	554	— Banksia	542	— Salix	543
— Sarcostigma	554	— Polygonum	554	— Sarcophyte	531
4 Hippuris	554	— Juglans	552	— Hydnora	549
— Viscum	553				

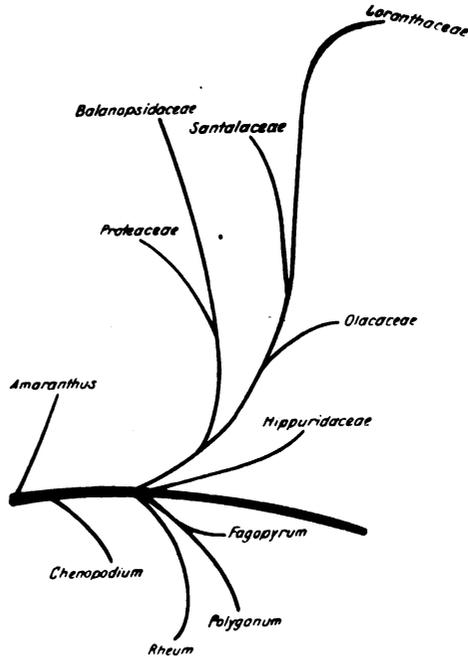


Fig. 12.

Einen guten Rückschluß erlaubt das *Viscum*-Zentrum.

9 <u>Viscum</u>	554 6653	6 Myrica	6444	4 Zelkova	5440
Strombosia	554	Piper	6544	— Ficus	5430
Hippuris	553	Salix	552	— Urtica	5540
2 Banksia	552 4430	Sarcophyte	441	— Betula	5541
6 Polygonum	553 5443	Hydnora	332	3 Castanea	5532
6 Juglans	550 4443				

Die Proteaceen-Seren bieten nochmals einen Überblick über die ganzen Gruppen und führen zu Fig. 12.

<u>Banksia</u>	553	3 <u>Proteaceen</u>	0 Salix
Hippuris	553	3 Santalaceen	0 Balanophora
Strombosia	541	0 Loranthaceen	0 Batidaceen

Viscum	420	3 Balanopsideen	1 Betula
Polygonum	533	3 Polygonum	0 Casuarina
Chenopodium	543	3 Amaranthus	0 Fagaceen
Amarantus	542	3 Chenopodium	0 Cannabis
Juglans	422	3 Juglans	0 Moraceen
Myrica	321	1 Julianiaceen	0 Urticaceen
Salix	222	0 Garryaceen	0 Ulmus
Sarcophyte	321	0 Myrica	
Hydnora	311		

Man ersieht aus diesen Zentren die Annäherung der *Santalales*, der *Proteales*, von *Hippuris* und *Polygonaceae*. Dagegen sind die Balanophoraceen mit ihnen nicht unmittelbar verwandt, was sich auch in den folgenden Zentren des *Salicales*-Astes ausdrückt.

5 <u>Salix</u>	554	<u>Sarcophyte</u>	554	6 <u>Hydnora</u>	555
2 Balanophora	554	Salix	544	6 Salix	555
Sarcophyte	554	Juglans	531	5 Juglans	554
Hydnora	554	Polygonum	531	5 Polygonum	553
Brugmansia	554	Hippuris	531	5 Chenopodium	553
5 Juglans	554	Banksia	310	5 Amaranthus	553
3 Polygonum	554	Strombosia	430	5 Hippuris	541
2 Chenopodium	554	Viscum	310	3 Banksia	420
— Amaranthus	554	<u>Brugmansia</u>	555	4 Strombosia	532
— Hippuris	543	Salix	554	3 Viscum	520
Banksia	521	Juglans	543		
Proteaceen		Polygonum	432		
Strombosia	533	Chenopodium	543		
Santalaceae	532	Hippuris	533		
Viscum	442				
Myriophyllum	000				
6 <u>Casuarina</u>	5442	7 <u>Corylus</u>	6666	6 <u>Fagus</u>	
4 Juglans	3321	5 Juglans	6653	5 Juglans	
— Salix	3210	0 Salix	000	6 Salix	
3 Hydnora	3220	0 Polygonum	000	4 Polygonum	
3 Sarcophyte	3320	— Chenopodium	630	3 Chenopodium	
3 Polygonum	3210	0 Proteaceen	000	2 Amaranthus	
3 Beta	0000	0 Lorantheen	000	3 Proteaceen	
3 Amaranthus	0000	0 Santalaceen	000	3 Santalaceen	
3 Banksia	3210				
3 Strombosia	330				
2 Viscum	200				

Das nächste *Polygonum*-Zentrum vermittelt uns den Übergang zu einem anderen Zweige und gibt die Bestätigung für den vorhergehenden.

4 <u>Polygonum</u>	542	3	Basella	3
— Chenopodium	—	3	2 Mesembrianthemum	— 3
3 Silene	—	0	— Hippuris	553
4 Amaranthus	—	—	— Strombosia	553
Portulaca	—	3		

Wir reihen *Silene* und somit die *Caryophyllaceae*, sowie *Portulacaceae* und *Basellaceae* als einen Ast an den Grund der *Chenopodiaceae* und *Amarantaceae* (Fig. 13).

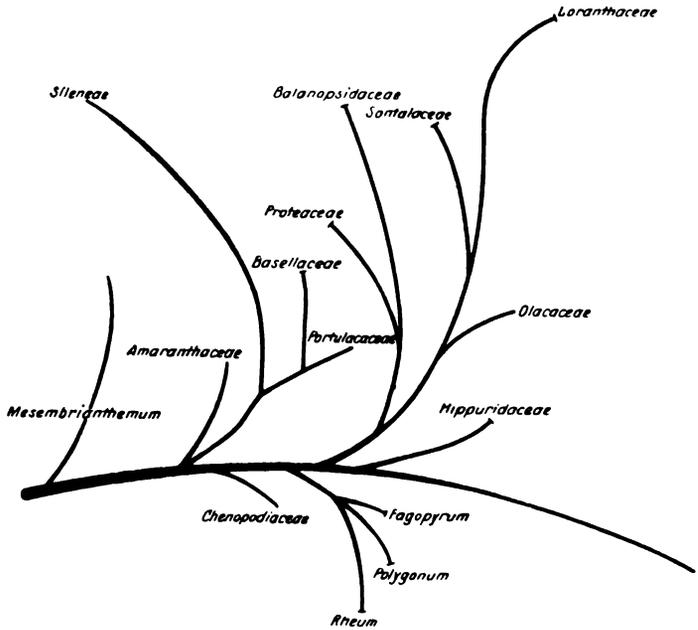


Fig. 13.

3 <u>Silene</u>	555	0 Proteaceen	
3 Portulaca	555	0 Juglans	
3 Basella		0 Myrica	
2 Chenopodium		Mesembrianthemum	552
3 Amaranthus	555	3 Phytolacca	552
1 Polygonum	554		

Weiterhin benutzen wir das *Amarantus*-Zentrum:

<u>Amarantus</u>	555	Banksia	542
Silene	555	Juglans	554
Chenopodium	555	Myrica	551
Polygonum	555	Mesembrianthemum	554
Hippuris	554	Phytolacca	553

Die zentrale Stellung von *Amarantus* ist dadurch gesicherter. Durch *Phytolacca* ergänzen wir den Stamm. Von *Portulaca* aus können wir die Caryophyllinen überblicken.

<u>Portulaca</u>	555	Juglans	554
Silene	555	Mesembrianthemum	553
Amarantus	555	Phytolacca	554
Polygonum	555	Podophyllum	543
Hippuris	554		

Wir können somit *Phytolacca* als dem Grunde der Centrospermen nächstehend annehmen. Zur Ergänzung seien die

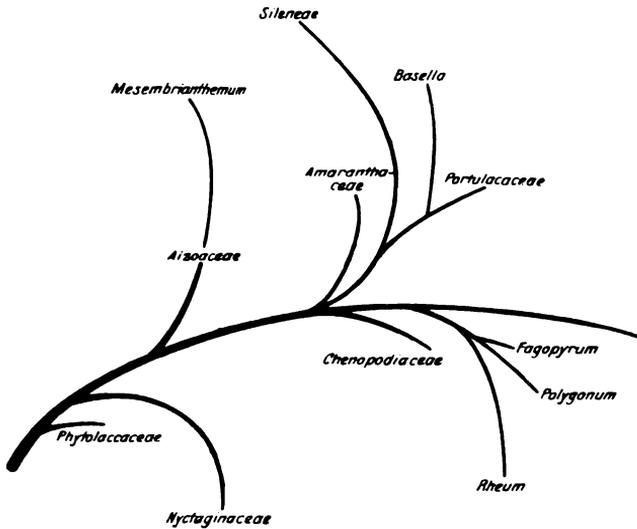


Fig. 14.

folgenden Zentren angeführt, was in Fig. 14 seinen Ausdruck findet.

6 <u>Phytolacca</u>	555	— Epimedium	553	4 Hydrastis	553
6 <u>Mirabilis</u>	555	3 Dillenia	444	2 Rubus	421
5 <u>Mesembrianthemum</u>	—	2 Cespedesia	443	0 Myriophyllum	000
4 <u>Amarantus</u>	553	3 Reseda	543	0 Platanus	220
3 <u>Silene</u>	555	2 Flacourtia	433	0 Lupinus	000
4 <u>Chenopodium</u>	553	2 Drosera	322	0 Oenothera	000
3 <u>Polygonum</u>	543	0 Olea	321	0 Gunnera	000
3 <u>Hippuris</u>	—	4 Akebia	554	0 Hamamelis	220
3 <u>Strombosia</u>	553	1 Mercurialis	333	2 Nuphar	321
2 <u>Viscum</u>	432	2 Elaeocarpus	333	— Drimys	321
3 <u>Juglans</u>	442	— Campanula	000	— Liriodendron	431
2 <u>Myrica</u>	431	— Compositae	000	2 Sagittaria	331
5 <u>Podophyllum</u>	554	3 Ranunculus	531		

Wir wollen darauf verzichten, die Anreihung an den Stamm der Dikotyledonen in den Einzelheiten vorzunehmen. Die Resultate

gleichen so völlig denen von REUTER, PREUSS usw., daß uns eine nochmalige Entwicklung unnötig erscheint.

Die Frage nach dem Cactaceen-Anschluß ist von uns schon des öfteren bearbeitet worden. Ein erneutes *Mesembrianthemum*-Zentrum beleuchtet sie nochmals.

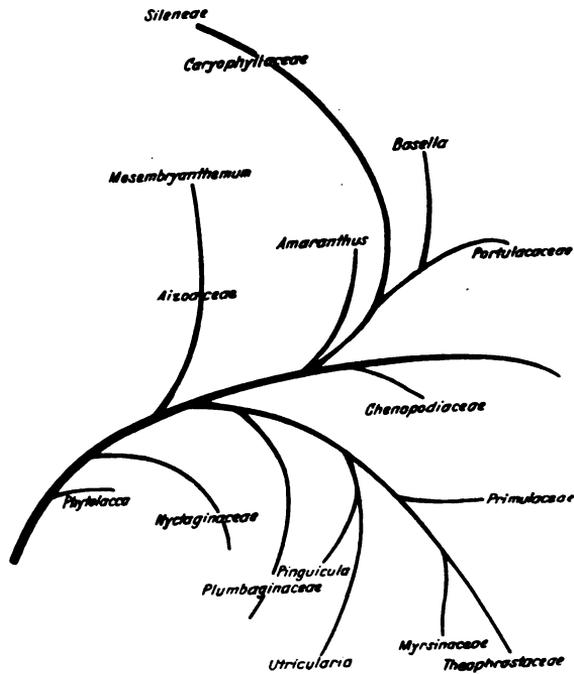


Fig. 15.

7 <u>Mesembrianthemum</u>	554	— Chenopodium	553	— Cercidiphyllum	000
7 <u>Phytolacca</u>	554	— Polygonum	553	— Calycanthus	110
— <u>Mirabilis</u>	533	— Primula	552	— Ceratophyllum	311
6 <u>Podophyllum</u>	533	— Pinguicula	332	— Nuphar	211
— <u>Ranunculus</u>	321	— Utricularia	331	— Dillenia	432
— <u>Amarantus</u>	554	— Statice	542	— Flacourtia	320
— <u>Silene</u>	543	— Myrsine	330	— Peireskia	000
— <u>Portulaca</u>	553	— Magnolia	000	— Datisca	000

Das vorliegende Zentrum ist wertvoll, weil es die tiefere Stellung von *Amarantus* zeigt. Die Portulacaceen scheinen etwas tiefer zu stehen als die Caryophyllaceen.

Wir erweitern nun unser Bild durch die *Primulales*; um den Ansatz möglichst zu präzisieren, benutzen wir ein *Primula*-Zentrum.

3 <u>Primula</u>	555	3 <u>Statice</u>	554	0 <u>Tamarix</u>	000
— <u>Amarantus</u>	552	3 <u>Pinguicula</u>	554	0 <u>Salix</u>	000
2 <u>Mesembrianthemum</u>	554	— <u>Utricularia</u>	552	0 <u>Banksia</u>	000
0 <u>Silene</u>	554	3 <u>Myrsine</u>	554	0 <u>Myrica</u>	000
0 <u>Portulaca</u>	553	— <u>Phytolacca</u>	554	0 <u>Fagus</u>	000
0 <u>Basella</u>		1 <u>Mirabilis</u>		0 <u>Hamamelis</u>	000
0 <u>Polygonum</u>		— <u>Podophyllum</u>	543	0 <u>Magnolia</u>	000

Hiernach läßt man am besten den *Primula*-Ast zwischen den Caryophyllaceen und Aizoaceen abzweigen (Fig. 15). Einem dieser Äste selbst gehört er offenbar nicht an.

Die noch etwas unsichere Anordnung der *Primulales* kann durch die folgenden Zentren noch genauer umrissen werden:

6 <u>Statice</u>	543	3 <u>Mirabilis</u>	510	4 <u>Silene</u>	431
6 <u>Primula</u>	542	3 <u>Epimedium</u>	310	5 <u>Portulaca</u>	—
6 <u>Pinguicula</u>	532	4 <u>Hydrastis</u>	551	4 <u>Hippuris</u>	542
5 <u>Utricularia</u>	521	5 <u>Amarantus</u>	531	3 <u>Strombosia</u>	410
5 <u>Myrsine</u>	320	4 <u>Chenopodium</u>	531	3 <u>Juglans</u>	420
5 <u>Phytolacca</u>	543	5 <u>Polygonum</u>	520	2 <u>Peperomia</u>	210
5 <u>Podophyllum</u>	431	4 <u>Mesembrianthemum</u>	532		

Der verhältnismäßig tiefe Abgang der *Primulales* ist damit gut belegt. Des weiteren haben wir hier eine Reaktion, welche die Ableitung der *Nyctaginaceae* aus den *Phytolaccaceae* als gesonderte Entwicklung in der Richtung dieser Familie sicherstellt.

Innerhalb der *Primulales* scheinen sich mindestens zwei divergierende Reihen vorzufinden, wenn es nicht sogar drei sind.

Von ihnen scheinen die *Lentibulariaceae* den *Primulaceae* etwas genäherter als die *Plumbaginaceae*. Der unterste Ast sind die letzteren. Die beiden nachstehenden Zentren machen dies noch deutlicher.

<u>Utricularia</u>	554	<u>Myrsine</u>	554
<u>Pinguicula</u>	554	<u>Theophrasta</u>	554
<u>Primula</u>	552	<u>Primula</u>	554
<u>Myrsine</u>	541	<u>Pinguicula</u>	531
<u>Theophrasta</u>	551	<u>Utricularia</u>	521
<u>Statice</u>	542	<u>Statice</u>	541
<u>Phytolacca</u>	553	<u>Phytolacca</u>	553
<u>Podophyllum</u>	540	<u>Podophyllum</u>	542
<u>Amarantus</u>	543	<u>Mesembrianthemum</u>	542
<u>Mesembrianthemum</u>	554	<u>Amarantus</u>	552
<u>Silene</u>	543	<u>Silene</u>	551
<u>Portulaca</u>	553	<u>Portulaca</u>	552

Die seitliche Stellung von *Mirabilis* zeigt das folgende Zentrum:

3 <u>Mirabilis</u>	3 <u>Amarantus</u>	3 <u>Portulaca</u>
3 <u>Phytolacca</u>	2 <u>Chenopodium</u>	3 <u>Basella</u>
3 <u>Podophyllum</u>	2 <u>Polygonum</u>	1 <u>Primula</u>
3 <u>Mesembrianthemum</u>	2 <u>Silene</u>	1 <u>Statice</u>

Negativ waren die *Mirabilis*-Reaktionen mit:

Juglans	Moraceen	Magnolia
Juliania	Urticaceen	Aristolochia
Myrica	Salix	Akebia
Piper	Batidaceen	Reseda
Fagus	Loranthus	Euphorbia
Betula	Proteaceen	Cactaceae
Casuarina	Balanopsiden	
Ulmus	Primula	

Die Ergebnisse können wir nun noch in ein serologisches Stammbaumbild (Fig. 16) zusammenfassen. Mit der oben gegebenen morphologischen Ableitung stimmt diese Figur völlig überein.

Zusammenfassung

Auf Grund von morphologischen, embryologischen und serologischen Ergebnissen kommen wir zu der gleichen in Fig. 16 dargestellten Phylogenie des Centrospermenastes:

Die ursprünglichste Familie stellen die *Phytolaccaceae* dar, was aber nicht so aufzufassen ist, als ob gerade diese heutigen Vertreter die Stammformen seien. Die Blütenteile hatten wohl bereits eine weitgehende Reduktion erfahren. Wir betrachten als Urdiagramm P 5, A 5 + 5, G x. Dabei ist der äußere Antherenkreis dem Perigonkreise alternierend. Innerhalb dieses Kreises bereits setzen die mannigfachen Dédoulements serialer, lateraler und sectorialer Natur ein. Durch ein seriales Dédoulement entsteht sehr häufig eine den Antheren opponierte Pseudocorolla. Nach unten erfolgt Anschluß an die Urberidaceen.

Der nächste Kreis sind die *Nyctaginaceae*, die man eigentlich als eine Spezialisierung der *Phytolaccaceae* auffassen kann. Besonders hervorzuheben sind die auch sonst häufigen Anthocarpe. Alle unteren Kreise zeigen die Anordnung der Gefäßbündel in mehreren Kreisen.

Die *Aizoaceae* sind eine Abzweigung, welche höchstgradige Dédoulements aufweist. Besonders charakteristisch ist die auch weiter oben erfolgende Bildung einer pseudoparietalen Plazentation.

In diesen Kreisen erfolgt der Übergang der freien Karpiden in den Fruchtknoten mit Zentralplazenta, die ja so kennzeichnend ist. Die Verarmung der Plazenten kann bis zur Einsamkeit gehen. Die Verminderung der Sektoren und der Ausfall von Kreisen beginnt sich nunmehr geltend zu machen.

Die ursprünglich anatropen Samenanlagen werden entweder umgekehrt an langem Funiculus aufgehängt oder sie verharren auf der Jugendform ihrer Bildung und werden campylootrop bis zuletzt atrop.

Eine zur Sympetalie gelangende Entwicklung sind die *Primulales* einschließlich der *Lentibulariaceae* und die *Plumbaginales*.

Von einem vielfach noch das Urcentrospermediagramm besitzenden Kreise leiten sich die *Chenopodiaceae*, *Amarantaceae* und die *Caryophyllaceae* sowie die *Portulacaceae* als ein in der Blüte sich anreichernder Kreis ab.

Dagegen neigen die merkwürdige Pleio- und Meiomerie zeigenden *Polygonaceae* zur Verarmung. Hand in Hand geht damit der Übergang zum Blütenstand mit sehr kleinen Einzelblüten. Das Eichen ist hier meist extrem atrop und steht allein im Fruchtknoten. Diesem Grunde entspringen als eine merkwürdige Abzweigung die *Hippuridaceae*, die mit den *Halorrhagaceae* nichts zu tun haben.

Aus gemeinsamer Basis, etwa in der Nähe der *Grubbiaceae*, gehen zwei sonderbare Entwicklungen ab: Die *Proteales* mit den *Balanopsidaceae* als weit rückgebildetes Ende und die Salzparasiten-Reihe der *Olacaceae*, *Loranthaceae*, *Santalaceae*. Bei diesen ist die Vereinfachung der weiblichen Organe und Blüten so typisch, daß man sie mit phylogenetisch fernstehenden Entwicklungen ähnlichen Charakters zusammengeworfen hat.

Die Reduktion der Blüte geht bei der folgenden großen Familiengruppe der *Amentales* so weit, daß Windbestäubung allein sich zunächst geltend macht. Es entsteht das Bild des sekundären Windblüters. Die Fruchtknoten haben entweder die atropen Eichen oder es macht sich die Neigung zur Pseudoparietalie geltend, welche die richtige Aneinanderkettung so ungemein erschwert.

Die *Urticales* zeigen vielfach die Neigung zu selbstschleudernden Stamina oder bereits zur Aufgabe der Windbestäubung unter Bildung so merkwürdiger „Cyathien“, wie die *Artocarpaceae*.

Während die Formenreihen der *Piperales*, *Myricales*, *Fagales* und *Urticales* keine nennenswerten Schwierigkeiten mehr bereiten, ist die Entwicklung der *Salicales* verwickelter.

Auf dem Aste der *Salicales* vollzieht sich schrittweise die Aufgabe der Windblütigkeit unter Bildung von eigenartigen Cyathien. Da die Spitzenentwicklung gleichzeitig zu extremstem Parasitismus übergeht (*Balanophoraceae*, *Rafflesiaceae*), ist die Verkettung lange nicht erkannt worden. Die Vereinigung der Partialblüten zu

Cyathien und zuletzt sogar das Verschmelzen dieser führt zu einem Gebilde, das lange Zeit der Deutung hartnäckig Widerstand geleistet hat. Wir verdanken vor allem der Serologie die Klärung der Ableitung dieser Parasiten. Zugleich vollziehen sich in diesem Kreise die weitestgehenden Verschmelzungen und Verkümmierungen in den Blüten, vornehmlich im weiblichen Geschlechte. Es kann das so weit gehen, daß ein Fruchtknoten die Gestalt und Form eines Eichens erhält. Wir möchten besonders hervorheben, daß die Zwischenglieder vorhanden sind.

Literatur

1. WETTSTEIN, Handb. d. syst. Bot., Leipzig u. Wien, 1924, S. 541 ff. —
2. MALLIGSON, Serodiagn. Unters. über d. Verw. innerh. d. Centrospermenastes in Mez, Archiv I (1922). — 3. MEZ, Drei Vorträge (Freising, Datterer, 1925), Stammbaum-Tafel; MEZ und ZIEGENSPECK in Mez, Archiv XIII (1926), S. 486. — 4. ZIEGENSPECK, Kritisches und Strittiges in Mez, Archiv XVI (1926); ZIEGENSPECK, Haploid-Generation, in Mez, Archiv XVII (1927). — 5. MELCHIOR, in Ber. D. bot. Ges. XLV, S. 176. — 6. PAX, in Engler-Prantl, Nt. Pflanzenfam. III, 1, S. 67, 68. — 7. WALTHER, in ENGLER, Pflanzenreich, Pytolaccaceae, S. 7. — 8. WALTHER, l. c. — 9. WALTHER, l. c., S. 9. — 10. WALTHER, l. c., S. 13. — 11. WALTHER, l. c., S. 25. — 12. WALTHER, l. c., S. 18. — 13. WALTHER, l. c., S. 25. — 14. WETTSTEIN, l. c., S. 256 ff. — 15. HEIMERL, in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam. III, 1, S. 21. — 16. BAILLON, Hist. des plantes, Paris, 1892, IV, S. 39. — 17. BAILLON, l. c., S. 39. — 18. POULSEN, in Engler-Prantl, III, 1, S. 123. — 19. KONRAD MÜLLER, Beitr. z. Syst. d. Aizoaceen, Diss. Halle 1908. — 20. REUTER, Die Phylogenie der Parietales, in Mez, Archiv XVI (1926). — 21. ZIEGENSPECK, vgl. Nr. 4. — 22. LÜDERS, Syst. Unters. über d. Caryophyllaceen mit einf. Diagramm, Diss. Halle 1907. — 23. PAX, in Engler-Prantl, III, 1, S. 61 ff. — 24. FRANZ, Beitr. z. Kenntn. d. Portul. u. Basellac., Diss. Halle 1908. — 25. FRANZ, l. c., S. 18. — 26. FRANZ, l. c., S. 20. — 27. FRANZ, l. c., S. 30. — 28. NEGER, Biologie d. Pflz., Stuttgart 1913, S. 137 ff. — 29. WETTSTEIN, l. c., S. 757. — 30. PAX, in Engl. Jahrb. VIII, S. 57. — 31. PAX, in Engler-Prantl, IV, 1 (1897), S. 119. — 32. WETTSTEIN, l. c., S. 759. — 33. PAX, in Engler-Prantl, IV, 1, S. 100. — 34. GOEBEL, Organogr., Jena 1923, S. 1581. — 35. MEZ, in Engler, Pflanzenr. IV, 236, S. 12. — 36. MEZ, l. c., S. 12. — 37. MEZ, l. c., S. 8. — 38. MEZ, l. c., S. 3. — 39. MEZ, l. c., S. 7. — 40. BAILLON, l. c., XI, S. 350. — 41. WETTSTEIN, l. c., S. 792. — 42. WETTSTEIN, l. c., S. 759. — 43. SCHINZ, in Engler-Prantl, III, 1, S. 96. — 44. BAILLON, l. c., IX, S. 130 ff. — 45. VOLKENS, in Engler-Prantl, III, 1, S. 46. — 46. VOLKENS, l. c., S. 46, 47. — 47. GOEBEL, Organogr., l. c., S. 1581. — 48. GROSS, Beitr. z. Kenntn. d. Polygonac., Diss. Königsberg 1912. — 49. GROSS, l. c., S. 240, Abb. 2, N. 6. — 50. GROSS, l. c., Abb. 2, Nr. 4. — 51. GROSS, l. c., Nr. 7. — 52. DAMMER, in Engler-Prantl, III, 1, S. 6. — 53. BAILLON, XI, l. c. — 54. DAMMER, l. c., S. 1. — 55. DAMMER, l. c., S. 1, 2. — 56. SCHINDLER, D. Abtrenn. d. Hippuridaceen v. d. Halorrhagaceen, Diss. Erlangen 1904. — 57. JUEL, zit. nach WETTSTEIN, l. c., S. 703, Anm. 143. —

58. BAILLON, l. c., VI, S. 482. — 59. ENGLER, in Engler-Prantl, III, 1, S. 232. — 60. ENGLER, l. c., S. 169. — 61. ENGLER, l. c., S. 232. — 63. ENGLER, in Engler-Prantl, III, 1, S. 231. — 64. ENGLER-PRANTL, Nachtr. II, zu III, 1a, S. 19. — 65. ENGLER-GILG, Syllabus (1924), S. 187. — 66. ENGLER-PRANTL, Nachtr. II, zu III, 1a, l. c. — 67. HIERONYMUS, in Engler-Prantl, III, 1, S. 229. — 68. ENGLER, in Engler-Prantl, III, 1, S. 133, Fig. 94 D. — 69. ENGLER, l. c., S. 119. — 70. HIERONYMUS, in Engler-Prantl, l. c., S. 204. — 71. HIERONYMUS, l. c., S. 202. — 72. WETTSTEIN, l. c., S. 565. — 73. ENGLER-GILG, Syllabus, S. 187. — 74. ENGLER, in Engler-Prantl, III, 1, S. 157. — 75. BAILLON, XI, S. 404. — 76. EICHLER, Blütendiagramme II, S. 42. — 77. ENGLER, l. c., S. 23, Fig. 20 B. — 78. EICHLER, l. c., S. 4. — 79. ENGLER, l. c., S. 10. — 80. EICHLER, l. c., S. 5. — 81. ENGLER, l. c., S. 5. — 82. WETTSTEIN, l. c., S. 48. — 83. BAILLON, l. c., VI, S. 241, Anmerk. 1. — 84. EICHLER, l. c., S. 42. — 85. BAILLON, l. c., VI, S. 239. — 86. WETTSTEIN, l. c., S. 548. — 87. WETTSTEIN, l. c., S. 551. — 88. HARMS, in Engler-Prantl, III, 4, S. 256. — 89. HARMS, l. c., S. 256. — 90. HARMS, l. c. — 91. PAX, in Engler-Prantl, III, 1, S. 32. — 92. PAX, l. c., S. 33. — 93. EICHLER, l. c., S. 48. — 94. WETTSTEIN, l. c., S. 551. — 95. EICHLER, l. c., S. 47. — 96. PAX, l. c., S. 33. — 97. DAMMER, in Engler-Prantl, III, 1, S. 120. — 98. WETTSTEIN, l. c., S. 553. — 99. ENGLER-GILG, Syllabus, S. 176. — 100. WETTSTEIN, l. c., S. 572. — 101. FUCHS und ZIEGENSPECK, Entwicklungsgesch. der Achsen der einheim. Orchid. I, in Mez, Archiv XIV. — 102. ENGLER, in Engler-Prantl, III, 1, S. 251, Fig. 159. — 103. ENGLER, l. c., Fig. 161. — 104. ENGLER, l. c., Fig. 163. — 105. GOEBEL, l. c., S. 1314 ff. — 106. CARTELLIERI, Das Absorptionssystem d. Rafflesiaceae Brugmansia, in Mez, Archiv XIV. — 107. GOEBEL, l. c., S. 1759. — 108. GOEBEL, l. c., S. 1759. — 109. GOEBEL, l. c., S. 1760. — 110. GOEBEL, l. c., S. 1758. — 111. SOLMS, in Engler-Prantl, III, 1, S. 275. — 112. ENGLER, in Engler-Prantl, III, 1, S. 248. — 113. ENGLER, l. c., S. 250. — 114. ENGLER, l. c., S. 259. — 115. SOLMS, l. c., S. 278. — 116. ENGLER-GILG, l. c., S. 185. — 117. EICHLER, l. c., S. 40 ff. — 118. BAILLON, VI, S. 243. — 119. BAILLON, l. c., S. 242. — 120. BAILLON, l. c., S. 245. — 121. EICHLER, l. c., S. 65. — 122. BAILLON, VI, Fig. 135. — 123. BAILLON, l. c., S. 160. — 124. ENGLER-GILG, l. c., S. 182. — 125. ENGLER in Engler-Prantl, III, 1, S. 98. — 126. EICHLER, l. c., S. 50, 52. — 127. EICHLER, l. c., S. 51. — 128. WETTSTEIN, l. c., S. 553 und 535. — 129. EICHLER, l. c., S. 2. — 130. MISCHKE, Serodiagn. Unters. über strittige Verwandtschaftsverh., in Mez, Archiv XI. — 131. ZIEGENSPECK, vgl. Nr. 4. — 132. EICHLER, l. c., S. 44. — 133. TISCHLER, Allgem. Pflanzenkaryologie, in Linsbauer, Handb. II, S. 220. — 134. TISCHLER, l. c., S. 223, Fig. 135. — 135. ZIEGENSPECK, Haploid-Generation, in Mez, Archiv XVII.

Abstract

On a basis of morphological, embryological and serological results we arrive at the same phylogeny of the Centrosperm-branch, as represented in Fig. 16.

The most original family next to the *Ranales* are the *Phytolaccaceae*, but this does not imply that to-days representatives themselves are the fundamental forms. The parts of the flower had

probably already before been subject to an elaborate reduction. We consider as the original diagram P 5, A 5 + 5, G x. Here the exterior staminal circle is alternating to the perigon circle. Within this circle begin already the various *dédoulements* of serial, lateral or sectorial nature. Frequently by a serial *dédoulement* there arises, opposed to the exterior staminal circle, a pseudocorolla.

Downwards the *Phytolaccaceae* phylogenetically join the original *Berberidaceae*.

The next circle are the *Nyctaginaceae* which may be considered as a specialisation of the *Phytolaccaceae*. Especially mentioned may be here the also otherwise frequently occurring *Anthocarpes*. All low standing families of the centrosperms show the arrangement of the vascular bundles in several circles.

The *Aizoaceae* are a branching which shows elaborate *dédoulements*. Especially important is here the formation of a pseudo-parietal placentation which frequently also occurs on the higher families of the centrosperm branch.

Within these circles ensues the transition of the free carpides into the syncarpe ovary with central placenta which has given its name to the branch. The impoverishment of the placenta may lead to one seed only. After this follows diminution of the sectors and lack of circles. The originally anatrop ovula are now either reversely suspended on a long funiculus, or they remain in the juvenile form of their formation and become kampylotrop and at last atrop. The conrescence of one or several funiculi with the inner wall we term pseudoparietal placentation.

The *Primulales* including the *Lentibulariaceae* and the *Plumbaginales* represent a development to Sympetaly. From a middle-high, frequently still the original centrosperm-diagramm possessing form-circle are derived the *Chenopodiaceae*, *Amarantaceae*, as well as the families of *Caryophyllaceae* and *Portulacaceae* which enrich themselves in the flower.

The *Polygonaceae* in return which show a peculiar pleio- and meiomery are already inclining to an impoverishment of the blossoms. At the same time happens a transition to an inflorescence with very small single blossoms. Here the ovulum is mostly extreme atrop and stands solitary in the ovary. — For this reason the *Hippuridaceae* arise as a remarkable branching, they are not related to the *Halorrhagaceae*.

From a common basis, somewhat near the *Grubbiaceae*, towards the end of the middle-high centrosperms, there depart two conspicuous lines of development: firstly the *Proteales* with the *Balanopsidaceae*, on the other side the *Olacaceae*, *Loranthaceae* and *Santalaceae*, more and more reduced by their salt-parasitism.

The reduction of the blossom in the upwards following large family-group of *Amentales* is as far going that first of all a pollination by wind only occurs. There arise secondary anemophilous plants. Between the middle-high centrosperms and the *Amentales* the *Juglandaceae* are placed. The ovaries show either the atrop ovula or the pseudoparietaly. As the latter had not been discerned till now, the correct derivation of the relationships has been very difficult.

While the line of forms of the *Piperales*, *Myricales*, *Fagales* and *Urticales* in phylogenetical classification does not meet with any difficulties worth mentioning, the further development of the *Salicales* is much more complicated.

On this branch, beginning with the *Salicales*, occurs step by step the loss of the anemophilousness, amidst formation of very peculiar Cyathyes. As the top development (*Balanophoraceae*, *Hydnoraceae*, *Rafflesiaceae*) has simultaneously turned to the most extreme parasitism, it has been impossible so far, to discern the enchainment of these form-circles. The union of the blossoms to Cyathyes, and finally even the fusion of partial-inflorescences, grown as Cyathyes, with each other, leads to structures which have so far been resistant to morphological interpretation. It is only to serology that we owe the elucidation of the phylogenetical derivation of these extreme parasites.

In these circles occur the most elaborate fusions and dwarfings in the blossoms, especially in the feminine sex. The ovary may even attain the shape and properties of an ovulum. These formations can be understood only by paying attention to the existing conjunctive links.