# Über die Fortentwicklung in der Familie der Malpighiaceae.

Von

## F. Niedenzu.

Schon in den »Natürl. Pflanzenfamilien« versuchte ich die Malpighiaceen-Gattungen, ja auch die Gruppen nach Möglichkeit unter dem Gesichtspunkte einer phylogenetischen Entwicklung derart zu ordnen, daß die phylogenetisch älteren voranstehen, die jüngsten den Schluß bilden. Noch schärfer habe ich nach demselben Grundsatz die Anordnung der Arten in meinen Monographien von Malpighiaceen-Gattungen durchgeführt. Ein Beispiel möge dieses Bestreben erläutern.

Der Hauptwert für die Unterscheidung der Malpighiaceen-Gattungen wird seit Jussien auf die Fruchtbildung, insbesondere bei den so zahlreichen Flügelfrüchtigen auf die Ausbildung des oder der Flügel gelegt. In der Gruppe der Hiraeeae herrscht der Randflügelapparat vor, bei den Ausgangsgattungen Mascagnia (§ Eumascagnia) und Aspidopterys ein einziger zusammenhängender Randflügel, bei Triopterys und Tritomopterys und ebenso bei der altweltlichen Hiptage 3, bei Tetrapterys 4 Seitenflügel. Bei Tetrapterys liegt nun die Herausentwicklung dieser 4 Seitenflügel aus dem ursprünglich einfachen von Mascagnia und die Weiterentwicklung dieses Flugapparates innerhalb der großen Gattung und damit die Fortentwicklung der Gattung selbst recht klar vor Augen.

Die erste Mascagnia-Untergattung Mesogynixa zerfällt in die 3 Sektionen: 4. Eumascagnia mit (wenigstens unterhalb des Nüßchens) zusammenhängendem Randflügel, 2. Pleuropterys mit 2 völlig (d. h. bis hinab zum Nüßchen) voneinander getrennten Randflügeln und kleinem Rückenkamm, 3. Notopterys mit 3 ziemlich gleichgroßen Flügeln (2 seitlichen und einem Rückenflügel). An diese dritte Mascagnia-Sektion Notopterys schließt sich nun die Tetrapterys-Sektion Macrophyllaris so eng an, daß eigentlich (wie ich u. a. in der Abhandlung »De genere Tetrapteryge« auf S. 5, Anmerk. 4 ausgeführt habe) die Entscheidung darüber, ob gewisse Arten zu Mascagnia § Notopterys oder zu Tetrapterys § Macrophyllaris zu rechnen seien, nicht ganz ohne Willkür getroffen wird. Stände nicht der Name Tetrapterys im Wege, so würde ich es für das richtigste halten,

die ganze Sektion Notopterys zur Gattung Tetrapterys § Macrophyllaris zu ziehen. Vielleicht tue ich das schließlich noch, eingedenk dessen, daß man ja auch z. B. Ledum zu den »Sympetalen« rechnet.

Aus dem Randflügelapparat von § Notopterys (2 rundlichen Flügeln) entwickelt sich nun der von Tetrapterys § Macrophyllaris in der Weise, daß jeder der beiden Seitenflügel durch einen etwa in der Mitte des Außenrandes nach und nach tiefer hinabgehenden Einschnitt in 2 zunächst rundliche Teile zerspaltet, die, oft gebuchtet oder zackig ausgeschnitten, mehr und mehr sich in der Richtung vom Nüßchen weg strecken und damit elchgeweihartig gestaltet (Subsect. Leptoclona) erscheinen, schließlich aber (Subsect. Stauropterys) durch Schwinden der Zacken immer mehr ganzrandig und länglich werden. Dieser Werdegang kann manchmal (wenigstens teilweise) ganz deutlich innerhalb einer Art beobachtet werden, so z. B. bei T. microphylla und bei T. racemulosa, von welch letzterer ich l. c. S. 8 schrieb: \*Alae laterales nunc tantum binae suborbiculares 4 cm diametro subintegrae vel leviter sinuatae, nunc := profunde, sicut Alcis cornua, incisae, nunc utraque disrepta in binas subaequales inter se continuas.\*

Einen anderen, selbständigen Anschluß an die Gattung Mascagnia nimmt die 2. Sektion von Tetrapterys, § Microphyllaris, zu welcher die GRISEBACHSChe Schizopterys zählt, aus Arten gebildet, die von Jussieu (soweit sie ihm überhaupt bekannt waren) zu seiner Hiraea-Sektion Mascaqnia gestellt worden waren. Auch z. B. bei den hierher gehörigen Arten Tetrapterys Warmingiana und T. Poeppigiana sind die beiden »alae laterales flabellato-oboyatae profunde bi- vel trilobae« bezw. »lacero-bi- vel trilobae«, schließen sich also eng an die Mascagnia-Sektion Pleuropterys an. Und in ganz gleicher Weise finden sich die zwischen Rückenkamm und Seitenflügeln auftretenden Höcker, Stacheln, Kämme oder Flügelchen in der einen wie in der anderen Gattung bald vor (z. B. bei Mascagnia lasiandra [Juss.] Ndz. und M. metallicolor Ndz.), bald fehlen sie; letzteres freilich bei Mascagnia häufiger, bei Tetrapterys seltener. - Wie in der Tetrapterys-Sektion Macrophyllaris, so sind auch bei der beigeordneten Sektion Microphyllaris die 4 Randflügel anfänglich kurz und breit (± verkehrt-eiförmig) und ± gezähnt oder buchtig; allmählich werden sie auch hier länglich und ganzrandig.

Die 4 Randflügel von Tetrapterys sind zunächst sowohl bei Macrophyllaris als auch bei Microphyllaris alle 4 gleichgroß. In der ersteren werden bei der Subsektion Pentapterys die oberen allmählich kleiner; dasselbe gilt für die Gattung Mionandra, die sich augenscheinlich aus Pentapterys entwickelt hat. Bei der Tetrapterys-Untergattung Caulolepis aber, die wohl als Fortentwicklung von Microphyllaris anzusehen ist, überragen allmählich die beiden oberen Flügel die unteren mehr und mehr, bis sie schließlich fast 3 mal so groß als die letzteren werden.

Gleichzeitig schwinden bei der fortgeschrittensten Subsektion *Leiocarya* die Zwischengebilde zwischen dem Rückenkamm und den Randflügeln vollständig.

Während so die Fruchtform von *Tetrapterys* einer systematisch vortrefflich verwendbaren Vielgestaltigkeit unterworfen ist, unterliegt bei ihr — ganz im Gegensatz zu so vielen anderen Malpighiaceen-Gattungen — das Andröceum nur sehr geringen Veränderungen; es bleibt eigentlich durchgehends strahlig, nur nimmt es bei *T. crebriflora* einen schwachen, bei der nächstfolgenden *T. mucronata* einen etwas deutlicheren Anlauf zur Zygomorphie unter Förderung der Vorderseite.

Dagegen geht Hand in Hand mit der Fortentwicklung in der Fruchtbildung eine Abänderung der Narben (wenigstens innerhalb der 2. Untergattung Caulolepis) vor sich, ebenso ein Übergang von echten (einfachen oder zusammengesetzten) Trauben in Dolden (wenigstens in den Teilblütenständen) und von blattstielständigen »interpetiolaren« Nebenblättchen zu stengelständigen, die dann sehr bald »intrapetiolar« werden und ± miteinander zu einer einzigen »ungeteilten Intrapetiolarstipel« verwachsen.

Derartige Formverschiedenheiten fasse ich nun als Fortentwicklung auf und will nachfolgend die wichtigsten kurz (mit Rücksicht auf den verfügbaren Raum) behandeln. Die angezogenen Beispiele entstammen größtenteils dem tropischen Amerika, wo ja die Familie ihre Hauptvertretung hat.

#### A. Blütenachse.

Es ist den Systematikern geläufig, in einem Formenkreise die Formen mit erhabener Blütenachse als die ursprünglicheren, die mit flacher oder gar ausgehöhlter als die jüngeren anzusehen. Diese Auffassung erscheint auch bei den Malpighiaceae als zutreffend. Dementsprechend habe ich schon in den Natürl. Pflanzenfam.« die Familie in 1. Pyramidotorae, 2. Planitorae eingeteilt. Der erstere Name ist dadurch begründet, daß in jener Unterfamilie zumeist 3 untereinander freie Fruchtblätter vorkommen, so daß dementsprechend die Blütenachse, soweit an ihr die 3 Fruchtblätter sitzen, eben eine 3 seitige Pyramide bildet. Ausnahmsweise habe ich bei den untersuchten vielen Hunderten von Blüten aus den verschiedensten Arten auch wohl - allerdings außerordentlich selten - in der einen oder anderen Blüte 4 (meines Wissens nur ein einziges Mal sogar 5) Fruchtblätter gefunden, was man wohl als Atavismus auffassen darf. Typisch 2 Fruchtblätter finden sich bei Diaspis; demgemäß ist hier die Blütenachse 2 schneidig. In den »abnormen« Blüten von Janusia, Camarea, Aspicarpa und Tritomopterys diandra kommen typisch auch nur 2 Fruchtblätter vor, von denen das eine häufig auch noch verkümmert; hier ist aber die Blütenachse schon beinahe flach.

Bei den fortgeschrittensten Gattungen der *Malpighieae* (der fortgeschrittensten *Planitorae*-Gruppe) höhlt sich die Blütenachse schon einigermaßen

aus, während gleichzeitig die Kelchblätter am Grunde miteinander zu verwachsen beginnen.

Das sogenannte »Carpophor« von Lophanthera ist nicht als Achsengebilde, sondern als der unterste Teil des Gynäceums anzusprechen.

# B. Gynäceum, Frucht.

- 1. Wie schon unter A. erwähnt, zeigt das typische Gynäceum der Malpighiaceae 3 Fruchtblätter; lediglich bei der sonst primitiven Gattung Diaspis kommen typisch nur 2 Fruchtblätter vor. Hingegen dürfte in den übrigen Fällen das Fehlen des vorderen Fruchtblattes auf neuerlichen Abort zurückzuführen sein; so in den abnormen Blüten von Tritomopterys, Janusia, Camarea und Aspicarpa, bei Spachea § Euspachea, bei manchen Bunchosia-Arten, bei Dicella und Diacidia. Es zählen nämlich alle diese zu den fortgeschrittensten Formen. Und ein Abort des unpaaren (vorderen) Fruchtblattes bereitet sich auch sonst vielfach vor (z. B. bei manchen Mascagnia-, Hiraea- und Stigmatophyllum-Arten) oder ist schon ziemlich weit gediehen in der Verkümmerung des Fruchtknotens und Griffels (z. B. auch bei der altweltlichen Gattung Acridocarpus).
- 2. Die Griffel und Narben sind in den Urtypen (z. B. bei Aspidopterys, bei den ersten 6 Mascagnia-Arten, bei sehr vielen Tetrapterys-, Heteropterys-, Banisteria-, ziemlich bei allen Byrsonima-Arten usw.) unter sich gleich, sonach das Gynäceum 3 strahlig. Bei den fortgeschritteneren Arten dieser Gattungen, ferner so ziemlich bei allen Hiraea-, Stigmatophyllum- und Malpighia-Arten und bei vielen anderen Gattungen ist es insofern 2 seitig-symmetrisch, als der vordere (unpaare) Griffel in der Regel kleiner, dünner usw. wird, als die beiden unter sich (wenigstens spiegelbildlich) kongruenten hinteren. Dagegen gehört in den eingriffeligen Blüten von Gaudichaudia, Tritomopterys, Schwannia, Janusia, Camarea und Aspicarpa und gleicherweise auch bei der paläotropischen Hiptage der einzige kräftig entwickelte Griffel gerade dem vorderen, unpaaren Fruchtblatt an; und man kann die stufenweise fortschreitende Verkümmerung der übrigen Griffel bei Gaudichaudia und Tritomopterys geradezu verfolgen. - Bei den Grundtypen sind die Griffel gerade; bei den fortgeschritteneren nehmen sie (namentlich die beiden größeren, hinteren) gern mehr und mehr die Form eines g, bezw. von Steinbockshörnern an; so bei Mascagnia, Hiraea, Banisteria, Malpighia usw. — Bei den allermeisten Gattungen sind die Griffel endständig, rücken aber manchmal mehr und mehr an der Bauchseite der Fruchtknoten hinab. — Bei fast allen Gattungen sind die Griffel frei; nur bei vielen Bunchosia-Arten verwachsen sie miteinander ± hoch hinauf (selbst bis zur Narbe) und bei Echinopterys bis unter die getrennt bleibenden, die Narben tragenden Enden. - Der Narbenfleck befindet sich bei den ursprünglichen Typen entweder genau auf dem Scheitel des Griffelendes und hat dann Kreisform, oder er liegt an der Innenecke

des abgestutzten Griffelendes und ist dann bald kreisförmig, bald elliptisch getreckt in der Medianebene oder quer zu ihr. Die Fortentwicklung erfolgt nun gewöhnlich so: Das Griffelende verbreitert sich; so am deutlichsten bei Stigmatophyllum, aber auch schon bei Mascagnia, Tetrapterys, Hiraea, Heteropterys, Thryallis, Spachea, Malpighia, Dicella u. a.; dabei liegt der Narbenfleck meist an der Innenecke; bei der Mascagnia-Untergattung Plagiogynixa und der Tetrapterys-Subsektion Brachygynixa bildet er einen Querstrich, der sich bei der Subsektion Distictis in 2 seitliche Punkte trennt und bei der Sektion Lophogynixa zu einem schräg verlaufenden, helmraupenartigen Gebilde wird. — Auch diese Umformungen bezw. Verwachsungen der Griffel und Narben schreiten innerhalb der Gattungen in der Weise fort, wie das aus der Anordnung der Arten in meinen verschiedenen Monographien im einzelnen ersichtlich ist.

3. Die Frucht ist in der Unterfamilie der *Pyramidotorae* eine Sammelfrucht aus meist 3 gewöhnlich mit irgend einem Flugapparat versehenen Nüßchen. Die weiter fortgeschrittenen *Planitorae* haben einheitliche Früchte und zwar die *Galphimieae* trockene Spalt- und Springfrüchte, die *Malpighieae* (die am weitesten fortgeschrittenen *Malpighiaceae*) aber Steinfrüchte mit zunächst (*Malpighia* und *Bunchosia*) getrennten, einfächerigen Steinen und endlich (*Byrsonima*, *Alcoceratothrix*) einem mehrfächerigen Stein— oder (*Diacidia*) eine 3- bis 2-fächerige und schließlich (*Dicella*, *Glandonia* und *Burdachia*) eine durch Abort 4 fächerig-4 samige Nuß.

Eine gemeinsame Ausgangsform für die Früchte der 3 Gruppen der Pyramidotorae (Hiraeeae, Banisterieae und Tricomarieae) ist nicht vorhanden (weder lebend, noch auch - soweit mir bekannt - vorweltlich). Es bleibt aber bemerkenswert, daß gerade die ursprünglichen Typen der Ausgangsgattungen der Banisterieae (Heteropterys und Banisteria), nämlich in Heteropterys die 4. Grex Pterygopleura und in Banisteria die 1. Sektion Monoctenia außer dem Rückenflügel auch noch jederseits einen Nebenkamm besitzen, der bei allen anderen Heteropterys-Arten und bei der 2. Banisteria-Sektion Leiococca in Wegfall kommt. Hingegen sind die seitlichen Höcker, Stacheln, Kämme und Flügelchen bei der 2. Untergattung Eubanisteria, bei Peixotoa und Stigmatophyllum und ebenso die reihenweise auftretenden seitlichen Kämme oder Flügel bei der 3. Banisteria-Untergattung Pleiopterys als nachträgliche Zusatz-Bildungen anzusehen. - Eigenartig ist die Auflösung der Kammflügel von Camarea und Aspicarpa in Stachel- oder Höckerreihen. Vielleicht hat sich derselbe Vorgang schon frühzeitig bei den Vorfahren der Tricomarieae abgespielt. Mit Camarea und Aspicarpa selbst haben aber die Tricomarieae keinen näheren Zusammenhang.

Auf die Weiterentwicklung des Randflügelapparates von *Tetrapterys* bin ich schon oben ausführlich eingegangen. Eine weitgehende Fortentwicklung des Flugapparates erfolgt aber namentlich schon bei *Mascagnia*.

Während bei der altweltlichen Ausgangsgattung Aspidopterus lediglich der stets ringsum zusammenhängende Randschild ausgebildet ist, welcher (etwa wie in der Ulmenfrucht) das Nüßchen ungefähr in der Mitte trägt, fehlt der Rückenkamm unter den ursprünglicheren Arten der neuweltlichen Ausgangsgattung Mascagnia nur den beiden Arten M. vacciniifolia Ndz. (aus Zentralamerika) und M. parvifolia (Juss.) Ndz. (aus Mexiko), die aber durch die beginnende Zygomorphie des Andröceums sich doch nicht mehr als die ursprünglichsten Arten von Mascagnia (Unterg. Mesogymixa, Sect. Eumascagnia, Subsect. Psilonetalis, Ser. Zygandra) erweisen; bei allen anderen Mascagnia-Arten, insbesondere auch schon bei der vorausgehenden Psilonetalis, Ser. Actinandra, kommt ein solcher Rückenkamm vor, der überdies gewöhnlich auch ± auf die Bauchseite übergreift. Er hält sich dann bei Mascagnia, Hiraea, Triopterys, Tetrapterys, Mionandra, Dinemandra, Diplopterus, Gaudichaudia und Tritomopterus und verschwindet erst wieder bei relativ weit fortgeschrittenen Typen (Hiraea transiens Ndz., H. affinis Mig., Tetrapterys magnifolia Ruiz). Andererseits findet sich dieser Rückenkamm auch bei den fortgeschrittensten Asnidonteruginae. bald ungeteilt (Hintage), bald in eine Reihe zungen- oder stachelförmiger Teile aufgelöst (Tristellateia).

Eine fernere, später auftretende, bei den noch weiter fortgeschrittenen Typen aber auch zuerst wieder verschwindende Zusatzbildung sind die zwischen Rückenkamm und Seitenflügel (ja auch auf der Bauchseite des Randflügels auftretenden) Kämme, Stacheln und dergleichen Auswüchse; so bei manchen Arten von Mascagnia § Pleuropterys (M. lasiandra [Juss.] Ndz., M. metallicolor Ndz.), § Notopterys (M. ambigua [Juss.] Gris.) und Untergattung Plagiogynixa (M. macroptera [DC.] Ndz.), bei vielen Tetrapterys-Arten aus verschiedenen Sektionen (jedoch schon wieder verschwunden bei der fortgeschrittensten Sektion Leiocarya), ferner bei Diplopterys und Dinemandra, nicht aber bei den doch sonst fortgeschrittensten Gattungen Gaudichaudia und Tritomopterys, die sich anscheinend aus der Eumascagnia-Subsektion Psilopetalis herausentwickelt haben. Auch bei der aus Tetrapterys fortentwickelten Gattung Mionandra sowie bei allen altweltlichen Hiraeeae (d. i. den Aspidopteryginae) fehlt eine solche Zusatzbildung.

In meiner 1912 als »Arbeiten aus d. bot. Inst. d. Lyc. Hos. IV« erschienenen Abhandlung »Malp. americ. I.« S. 12 habe ich die kurz vorher (»De gen. Mascagnia« S. 18 und »De gen. Tetrapteryge« S. 31) aufgestellte »Gattung« Malpighiodes als Subsektion der Tetrapterys-Sektion Microphyllaris zugeteilt. Freilich nehmen sich die Früchte der beiden Arten (T. Benthamiana Gris. und T. ligustrifolia Ndz. mit ihren kurzen, dicken Emergenzen, die, wie überhaupt die gesamte Fruchtwandung, fleischig oder doch krustenartig sind, neben den richtigen Flügelfrüchten mit lederigen oder häutigen Flügeln der sonstigen Tetrapterys-Arten recht sonderbar

diversity Heritage Library, http://www.bipdiversitylibrary.org/;

aus. Indes ist die Blütenachse deutlich 3seitig-pyramidal, auch die ganze Form der Teilfrüchte derjenigen der kurzflügeligen und an Zwischen-Emergenzen reichen Samarae z. B. von Tetrapterys chalcophylla Juss. (vergl. »De gen. Tetrapteryge« S. 31, Anmerk. 13) so ähnlich, daß es doch wohl besser ist, obige beiden Arten nicht davon zu trennen. Malpighiodes stellt einen erst im Gattungwerden begriffenen Formenkreis vor, gewissermaßen eine noch unfertige Gattung. Große Ähnlichkeit mit ihren Teilfrüchten haben die Teile der Früchte von Malpighia mexicana Juss.; auch bei dieser findet sich im Fruchtsleisch ein »putamen 3 cristatum cristis tenuibus usque 5 mm latis cristulisque altis transversis seriatim muricatum« (»De gen. Malpighia« S. 4). Damit soll nicht behauptet werden, daß Malpighia von den jetzt lebenden Tetrapterys-Arten abstamme; wohl aber mag uns durch Malpighiodes der Vorgang vor Augen gestellt werden, durch welchen Malpighia (und zwar zunächst die Sektion Ptilothrix) dereinst aus Tetrapterys-ähnlichen Stammeltern sich entwickelt haben mag.

Wie die altweltlichen Hiraeeae, so zeigen auch unter den Banisterieae die paläotropischen Sphedamnocarpinae eine viel weniger gegliederte Fruchtwandung: ihr Nüßchen wächst lediglich in den Rückenflügel aus, bleibt aber an den Seiten glatt. Unter den neotropischen Banisteriinae entwickeln aber, wie oben erwähnt, gerade die ältesten Formen außer dem großen Rückenflügel einen — freilich bald schwindenden — Seitenkamm, der also doch auch wohl nur als eine kurzlebige Durchgangsbildung (vgl. oben S. 166) zu gelten hat, bei fortgeschritteneren Typen (Stigmatophyllum, Peixotoa) auch vorkommt und bei den fortgeschrittensten (Camarea und Aspicarpa) besonders deutlich auftritt. Der Rückenflügel selbst neigt in den fortgeschrittensten Typen (Heteropterys-Sekt. Pachypterys und daran anschließend Lophopterys, ferner Stigmatophyllum, Janusia und mehr noch Camarea und Aspicarpa) wieder zum Verschwinden, bis er schließlich nur noch durch einen schmalen Kamm angedeutet wird. — Wie bei Tetrapterys, so tritt auch bei den fortgeschrittensten Banisterieae eine Änderung in der Konsistenz der Fruchtwandung ein; der sonst häutig-lederige Flügel wird dicklederig, kurz und breit bei Stigmatophyllum § Eurypterys und Heteropterys § Pachypterys.

Eigentümlich sind die schizogenen Hohlräume in der Fruchtwandung bei Caucanthus, Diplopterys und Stigmatophyllum § Eurypterys.

4. Bei der paläotropischen Ausgangsgattung Aspidopterys ist der Keimling ganz gerade mit ganz gleichen, flachen, länglichen Keimblättern. Bei den allermeisten M. sind aber die Keimblätter notorrhiz umgeschlagen und dabei das äußere, umfassende  $\pm$  größer, kräftiger als das innere; ja das letztere bleibt manchmal (z. B. bei der weit fortgeschrittenen Gattung Hiraea) fast bis zum Verschwinden zurück. Seltener umfaßt das größere Keimblatt das kleinere auch mit den Seitenrändern; in wenigen, weit fortgeschrittenen Gattungen (Dinemandra, Pterandra, Acmanthera, Byrso-

nima) sind die linear-länglichen Keimblätter notorrhiz uhrfederartig zusammengerollt.

#### C. Andröceum.

Die Ausbildung des typisch obdiplostemonen Andröceums gibt eine vortreffliche Grundlage für die Unterscheidung und Gruppierung der Arten so mancher großen Gattung. Bei den Ausgangstypen (sowohl der ganzen Familie, wie der Gruppen, ja auch einzelner größerer Gattungen, z. B. Mascagnia, Heteropterys, selbst auch Banisteria) ist das Andröceum streng aktinomorph, 5 strahlig. Dabei sind häufiger die äußeren (epipetalen) Staubblätter kleiner als die inneren (alternipetalen = episepalen); etwas weniger häufig stimmen beide Kreise an Größe miteinander überein, wie z. B. bei Tetrapterys, Galphimia, Byrsonima, Heteropterys zum größten Teil, auch bei fast allen paläotropischen Gattungen. Verhältnismäßig oft entwickelt sich (wie in Kelch, Krone und Gynäceum, so auch im Andröceum) Schräg-Zygomorphie nach dem 3. (d. i. seitlich vorn gelegenen) Kelchblatt. Dem bequemeren und kürzeren Ausdruck zuliebe habe ich in meinen Arbeiten die Stelle dieses 3. Kelchblattes kurzweg als Vorderseite, die des auf der Gegenseite stehenden innersten (5.) Kronblattes als Hinterseite bezeichnet — entsprechend der nicht seltenen schwachen Drehung der Blüte. Bei der vorerwähnten Zygomorphie des Andröceums ist nun bald die Gegend vor den beiden (hinteren) Seitengriffeln, bald die vor dem vorderen Griffel, bald beide ± gefördert, hingegen die Hinterseite (d. i. zwischen den beiden hinteren Griffeln) geschwächt. Besonders häufig sind die beiden seitlichhinteren epipetalen Staubblätter gefördert, oft genug sehr viel kräftiger als selbst die episepalen (z. B. bei der Mascagnia-Series Zygandra, M. multiglandulosa, Malpighia § Digigantostema, Heteropterys § Macroprosopis). Viel seltener sind die beiden vor den hinteren seitlichen Kelchblättern bezw. vor den hinteren Griffeln stehenden Staubblätter die besonders geförderten, wie bei Mascagnia hippocrateoides und M. jamaicensis und bei den fortgeschritteneren Hiraea-Arten.

Die eigenartigen Verhältnisse im Andröceum von Banisteria und Stigmatophyllum sind in meinen Monographien ausführlich dargelegt, — sowohl an sich, als auch in ihrer Fortentwicklung ersichtlich; sie laufen in der Hauptsache auf eine Förderung der Vorderseite und der Stellen vor den Griffeln, auf eine Schwächung der Hinterseite und auf Krümmungen nach Maßgabe der Symmetrieebene hinaus. Die die Förderung ausdrückende Anschwellung des Konnektivs und eine gleichzeitige Verkümmerung der Fächer führt zu den 5 bekannten episepalen Staminodien von Peixotoa, wie das in \*Malpigh. amer. II.« deutlich zu ersehen ist. Die Fortentwicklung von Peixotoa führt in fast völligem Abort dieser episepalen Staminodien zu Cordobia. Gerade so führt der Abort der Kelchstaubblätter von Tetrapterys zu Mionandra, der allmähliche Schwund von Staubblättern zu Dinemagonum, wo die beiden hinteren episepalen An-

theren verkümmern. Während so bei Dinemagonum, Stigmatophyllum, Peixotoa und Cordobia die episepalen Staubblätter der Verkümmerung verfallen, bleiben diese bei Schwannia und ± auch bei Janusia, Camarea und Aspicarpa gerade erhalten, und es verkümmern hier die epipetalen; nur das vor dem 5. (innersten) Kronblatt stehende Staubblatt, das doch sonst meist am kümmerlichsten bedacht ist, erhält sich noch bei Schwannia und Camarea. Dabei waltet eine ausgeprägte Zygomorphie nach der bekannten Symmetrieebene, und zwar bei der Schwannia-Untergattung Wannschia bald mit Förderung der Vorder-, bald der Rückseite und dabei immer auch der Griffelstellen, bei Janusia, Camarea und Aspicarpa mit deutlicher Förderung der Hinterseite.

Ähnliche Vorgänge spielen sich (vgl. »Malp. amer. I.«, S. 4 u. 22 —34) auch bei den zur Untergruppe der Mascagniinae gehörigen meiostemonen Gattungen Mionandra, Dinemandra, Gaudichaudia und Tritomopterys ab.

Während fast alle anderen paläotropischen M. ein strahliges Andröceum mit ziemlich gleichen Staubblättern der beiden Kreise enthalten, zeigt sich Hiptage (wie im Gynäceum mit dem einzigen Griffel, so auch im Andröceum) sehr stark zygomorph mit sehr kräftiger Förderung der Vorderseite (ähnlich wie bei Caesalpinia).

### D. Krone.

Die Knospendeckung der Kronblätter der M. ist wohl allgemein als cochlear in der Weise zu bezeichnen, daß gewöhnlich das zwischen dem 4. und 3. Kelchblatt gelegene Kronblatt als äußerstes und jedenfalls das auf der Hinterseite liegende 5. Kronblatt als das innerste auftritt.

Durch dieses 5. (innerste, hintere, unpaare) Kronblatt geht allemal die Symmetrieebene der Krone, sie fällt also mit der des Andröceums und Gynäceums (sowie des Kelches) zusammen. Es darf nämlich nur in den primitivsten Gattungen, ganz besonders bei Aspidopterys, die Krone noch als strahlig bezeichnet werden; allermeist ist sie zweiseitig-symmetrisch. Diese Symmetrie drückt sich allerdings anfänglich nur erst durch die Haltung der Kronblätter aus, indem (während bei Aspidopterys alle 5 gleichmäßig schräg-aufrecht stehen), hier das 5. ± aufrecht bleibt, die übrigen 4 aber sich zurückkrümmen und zwar sehr oft g-förmig, d. i. der Nagel rückwärts und die Platte wieder aufwärts gebogen. Später aber und meistens unterscheidet sich dieses 5. auch durch seine ganze Ausbildung von den anderen: der Nagel ist dicker, breiter, fleischiger (manchmal unter der Platte gliederig-eingekerbt), die Platte kleiner, kürzer, oft fleischiger, am Rande mehr drüsig-gezähnt, meist dunkler-gefärbt und in der Knospenlage knitterig. - In der Regel nehmen die Kronblätter vom äußersten (als größtem) bis zum innersten (5. als kleinstem) an Größe ab; ein

Beispiel für das (sehr seltene) umgekehrte Verhalten gibt die *Malpighia*-Subsekt. *Opisanthis*.

In den primitivsten Formen (z. B. Aspidopterys) sind die Kronblätter ungenagelt, länglich, schwach ausgehöhlt, ganzrandig. In der Weiterentwicklung treten dann Randwimperhaare, Zähne, Kerbzähne, endlich Fransen auf, - ferner ein zunächst kurzer, gerader, dann nach und nach verlängerter und (meist allerdings abgesehen von dem gerade bleibenden oder sogar emporgekrümmten 5.) zurückgekrümmter Nagel; dabei verbreitert sich die Platte und höhlt sich tiefer aus zur Form einer Schöpfkelle oder sogar eines Helmes. Die Randfransen treten zuerst und hauptsächlich in der Nachbarschaft des Nagels, zuweilen sogar an diesem selbst auf und enden nicht selten (besonders am 5. Kronblatt) mit einer Drüse. Besonders lang und zahlreich sind diese Fransen unter den altweltlichen M. bei der fortgeschrittensten Gattung Hiptage, viel mehr aber unter den neuweltlichen bei Banisteria, Stigmatophyllum, Peixotoa und namentlich Schwannia, welcher darum Jussieu den (später allerdings wieder eingezogenen) Namen Fimbriaria gab. Merkwürdigerweise nimmt diese Randzerfaserung der Kronblattplatte bei den über Schwannia hinaus entwickelten Zwergsträuchern Janusia, Camarea und Aspicarpa wieder ab, ja geht bei Janusia gracilis Gray wieder ganz verloren. Wir begegnen hier also einer ähnlichen Rückbildung, wie bei den Griffeln von Stigmatophyllum § Brachypterys bezw. bei dem Rückenflügel von Stigmatophyllum puberum (Rich.) Juss. und § Brachypterys, Heteropterys § Pachypterys und daran anschließend von Lophopterys sowie von den eben erwähnten Zwergsträuchern.

#### E. Kelch.

Der (in der Knospendeckung quincunciale) Kelch ist bei den ursprünglicheren M. gleichfalls östrahlig, bei den späteren zweiseitig-symmetrisch, — besonders wenn die Achse der Blüte unter einem Winkel gegen den Stiel steht. Diese Zygomorphie zeigt sich aber viel weniger in der verschiedenen Größe oder Form der Kelchblätter, als vielmehr in der Zahl, Größe und Verteilung der Kelchdrüsen, die eben den ursprünglicheren Typen fehlen.

Diese Kelchdrüsen gehören ja (zusammen mit den »Malpighiaceenhaaren«) zu den charakteristischsten und bekanntesten Merkmalen der Familie. Die Annahme aber, daß sie auch innerhalb der Familie ein besonders gutes systematisches Merkmal abgäben, erfüllt sich nur in bescheidenem Maße. Allerdings sind manche besondere Formen von Kelchdrüsen auch für bestimmte Gattungen charakteristisch. Indes ist es schon bedenklich, daß manchmal nicht bloß innerhalb derselben Gattung, sondern auch bei derselben Art oder einem noch geringwertigeren systematischen Formenkreise bald Drüsen in verschieden-starker Ausbildung vorkommen, bald fehlen, z. B. bei Heteropterys trigoniifolia Juss., H. confertiflora Juss., H. rufula Juss.,

H. cochleosperma Juss., H. megaptera Juss., H. aceroides Gris., H. pauciflora Juss., H. crenulata Gris., H. Leschenaultiana Juss. usw. usw., ferner Byrsonima sericea DC., B. lancifolia Juss., B. chrysophylla (Spr.) H.B.K. usw.

Allermeist trägt ein Kelchblatt zwei Drüsen nebeneinander, in gewissen Fällen aber nur 1, niemals mehr als 2. Eine absolute (d. h. in den vielen Hunderten der von mir untersuchten Blüten ausnahmslos befundene) Gesetzmäßigkeit liegt darin, daß die Versorgung mit Kelchdrüsen sowohl ihrer Zahl als auch ihrer Größe nach vom vorn (oder unten) stehenden 3. Kelchblatt aus nach hinten (oben) zu allmählich zunimmt. So trägt der Kelch von Hiptage überhaupt nur 1 vor das 5. Kronblatt treffende (also an der Grenze zwischen den beiden hinteren Kelchblättern stehende) große Drüse. Wenn, wie z. B. bei sehr vielen Malpighia-Arten, bei Dinemagonum und Dinemandra, nur 6 Kelchdrüsen entwickelt sind, tragen deren die beiden hintersten Kelchblätter je 2 und die beiden anstoßenden je 1 am hinteren (oberen) Rande. Hier sowohl wie beim Vorkommen von (7—) 8 Kelchdrüsen bleibt das vorn (unten) stehende Kelchblatt drüsenlos, bei im ganzen 9 Drüsen trägt es nur 4 und zwar die kleinste; ja selbst wenn 40 Drüsen auftreten, sind die beiden des 3. Kelchblattes noch sehr oft kleiner als die anderen; einzig und allein, soweit mir erinnerlich, bei Banisteria dispar (Gris.) Ndz. hat es den Anschein, als ob die dem 3. Kelchblatt anhaftenden Drüsen am kräftigsten seien und am weitesten auf den Blütenstiel sich hinabziehen

Meist bleiben die Kelchdrüsen untereinander getrennt oder doch deutlich unterscheidbar. Bei Bunchosia verschmelzen des öfteren die beiden anstoßenden von 2 verschiedenen Kelchblättern, bei  $Diplopterys \pm$  weitgehend die beiden desselben Kelchblattes. Bei Lophopterys trägt jedes der 5 Kelchblätter über seiner Mittellinie eine einzige kreisförmige, die man wohl für eine vollkommene Verwachsung der beiden (sonst getrennten) Drüsen halten darf. — Auffällig ist das neuerliche Verschwinden der Kelchdrüsen bei der fortgeschrittensten Banisteria-Subsekt. Anadenia.

Nicht unerwähnt bleiben darf die nachträgliche Vergrößerung der Kelchblätter von *Thryallis* als eigenartige Fortentwicklungserscheinung.

#### F. Blütenstand.

Die Blütenstände der M., und zwar sowohl die Teil- wie die Gesamtblütenstände gehören dem traubigen Typus an und sind ursprünglich echte, endständige Trauben an der Spitze beblätterter Zweige. Bei manchen Gattungen (z. B. bei Mascagnia, Tetrapterys, Banisteria, einigermaßen auch bei Stigmatophyllum und Malpighia) liegt der allmählich fortschreitende Übergang der Teilblütenstände aus gewöhnlichen Trauben in schirmartige Trauben und dieser in echte Dolden sowie eine Verminderung der Blütenzahl dieser Dolden zumeist auf 4 (bei Malpighia bis auf 2, ja sogar 4) klar vor Augen. Hingegen bei der 2. Heteropterys-

Untergattung Euheteropterys (und daran anschließend Lophopterys) vollzieht sich der Fortschritt im entgegengesetzten Sinne, indem die Trauben an Blütenzahl zunehmen und dabei die Blütenstiele an Länge abnehmen, so daß die langen Trauben fast das Aussehen von Ähren gewinnen.

In den zusammengesetzten Blütenständen bleibt auch bei schirmartigen oder doldigen Teilblütenständen der Hauptblütenstand zumeist echt gestreckt-rispenartig; bei Tetrapterys, Diplopterys, Banisteria und Peixotoa neigt derselbe zu mehr schirmartiger Ausbildung, noch mehr bei Stigmatophyllum, und bei manchen Hiraea-Arten wird er schließlich zu einer zusammengetzten Dolde mit 3 Hauptstrahlen.

Der Blütenstiel ist typisch in einen unteren »pedunculus« und oberen »pedicellus« gegliedert. Vielfach (z. B. bei Tetrapterys, Heteropterys und Banisteria) läßt sich verfolgen, wie sich innerhalb einer Gattung — gleichzeitig mit der Fortentwicklung aller sonstigen Blüten- und Fruchtmerkmale — der »pedunculus« allmählich fortschreitend verkürzt und der »pedicellus« entsprechend verlängert. Selten nehmen die beiden Teile die umgekehrte Entwicklung, daß nämlich der »pedunculus« sich verlängert und der »pedicellus« sich verkürzt, so bei Mascagnia § Pleuropterys, Diplopterys Araujei (Schwacke) Ndz., Gaudichaudia, Tritomopterys, Janusia, Camarea und Aspicarpa.

Die beiden Vorblätter stehen bei ursprünglichen Typen von Mascagnia und Tetrapterys tief unterhalb der Gliederung und wohl auch voneinander entfernt, in den allermeisten Fällen aber einander gegenüber an der Spitze des »pedunculus«, also an der Gliederung. — Zuweilen (z. B. bei Mascagnia § Eumascagnia und § Notopterys, Spachea, Bunchosia) entwickeln sie fortschreitend 4 Drüse an ihrer Unterseite (hier auch wohl 2) oder Spitze. — Bei Diplopterys Araujei (Schwacke) Ndz. verwachsen die beiden unmittelbar unter der Blüte stehenden, kahnförmigen Vorblätter zu einer die Blüte verhüllenden, hülsenartigen und hülsenartig sich öffnenden Tasche. — Eine ganz ähnliche Hülle umschließt die 4strahligen Dolden von Peixotoa; nur wird sie hier gebildet von den sehr großen, jederzeit zu je 2 verwachsen bleibenden Nebenblättern der beiden unmittelbar unter der Dolde stehenden Laubblätter, deren Spreiten selbst auf schmale Zungen etwa von der Länge der Nebenblätter reduziert sind.

#### G. Blätter.

Die Spreite der M.-Blätter ist allermeist einfach und absolut ganzrandig und durchläuft dabei fast alle Formen vom runden bis zum fast nadelförmig-linearen (Camarea ericoides St. Hil.) Blatt. Sehr selten ist der Rand etwas gekerbt mit Drüsen in den Einkerbungen (z. B. Heteropterys crenulata Gris.) oder geschweift mit Stieldrüsen (Stigmatophyllum-Arten) oder steifen Nadelhaaren (Malpighia-Subsekt. Odontochaete) als Abschluß der Zähne. Nur in der Gattung Stigmatophyllum tritt (und zwar in jeder

der 4 ersten Sektionen für sich) die Tendenz zur Ausgliederung der Spreite auf. Jede dieser 4 Sektionen beginnt mit eiförmigen, am Grunde abgerundeten, durchaus ganzrandigen Blättern; in der Fortentwicklung einer jeden Sektion werden dann die Blätter drüsig-geschweift, am Grunde herznierenförmig, ferner epheuartig eckig oder gelappt, schließlich weinblattähnlich gespalten, geteilt und schnittig.

In den Ausgangsformen und überhaupt sehr oft ist der Blattstiel mittellang und mittelstark. Mehrfach werden nun im weiteren Fortschritt die Blätter kurz- und dickgestielt und schließlich sitzend. Am deutlichsten erkennbar ist diese Fortentwicklung des Blattstieles in der Byrsonima-Series Eriodes, deren Schlußarten B. crassa Ndz. und B. basiloba Juss. halbstengelumfassende Blätter besitzen. Andererseits werden aber bei Stigmatophyllum die Blattstiele vielfach immer länger und dünner und gekrümmt, bis sie schließlich z. B. bei S. iatrophifolium Juss. schon stark denjenigen von Tropaealum gleichen und, wenn sie auch jetzt noch nicht dazu dienen, so doch bestimmt zu sein scheinen, später einmal zur Unterstützung des Kletterns zu dienen.

Die Nebenblätter stehen bei den Pyramidotorae allermeist als unscheinbare Spitzchen an den beiden Seiten des Grundes des Blattstieles und neigen meist zur Verkümmerung, zuweilen zu unscheinbaren Drüsen werdend. Eine besondere Entwicklung nehmen sie einmal bei Hiraea, wo sie als pfriemelige, bis ½ cm lange Spitzen am Blattstiel emporrücken und schließlich (z. B. bei H. fagifolia [DC.] Juss., H. demerarensis [Juss.] Ndz., H. faginea [Sw.] Ndz. und H. chrysophylla Juss.) unmittelbar unter der Spreite stehen, — andererseits bei Tetrapterys, worüber ich schon eingangs sprach, und bei Banisteria, Peixotoa und Cordobia. Bei Banisteria sind die Nebenblätter immer klein und stehen meist rechts und links am Grunde des Blattstieles; nur bei mehreren Arten der Series Psilothece (z. B. B. oxuclada Juss., B. metallicolor Juss., B. salicifolia DC., B. argentea Spr.) verwachsen sie zu einem interpetiolaren Ringe; in den Gattungen Peixotoa, die auch in ihren anderen Merkmalen bei den erwähnten Banisteria-Arten ihren Anschluß findet, sowie bei der aus Peixotoa entwickelten Cordobia werden diese Interpetiolarstipeln sehr große, kräftige Gebilde, deren Rolle im Blütenstande von Peixotoa schon oben berührt wurde. -- Auch die gewöhnlich einzeln median in der Achsel der Blätter stehenden Intrapetiolarstipeln sind erst durch Verwachsung entstanden; so findet man noch in der großen Gattung Byrsonima z. B. bei den 3 Arten der Subseries Eurylepis (B. gaultherioides Gris., B. rigida Juss. und B. triopterifolia Juss.) je 2 getrennte Intrapetiolarstipeln; desgleichen auch bei Tetrapterus, wie eingangs (S. 164) erwähnt.

Viel bemerkt und in ihrer biologischen Bedeutung bekannt sind die Blattdrüsen. Hier sei zunächst darauf hingewiesen, daß dieselben in den Ausgangstypen der Familie nicht vorhanden, also erst in der Entwicklung der Familie erworben sind. Es scheint, daß dieselben zunächst in größerer Zahl auf der Unterseite der Blattspreite auftreten, dann des öfteren auf den Blattrand rücken bezw. nach dem Grunde der Blattspreite und dann (meist in der Zweizahl) sich am Blattstiel hinabziehen. Interessenten empfehle ich diesbezüglich das Studium von Heteropterys und Stigmatophyllum.

## Schluß.

Vermutlich läßt sich eine Fortentwicklung in ähnlicher Weise auch in anderen Pflanzenfamilien verfolgen. Je mehr das geschehen wird, desto richtiger wird man die Einzelheiten erfassen und bewerten. Jedenfalls erhöht eine solche Betrachtungsweise den (sonst etwas mageren) Reiz systematischer Untersuchungen und ergibt manchen Anhaltspunkt für die Erkenntnis der näheren oder entfernteren Verwandtschaft verschiedener Pflanzenformen. Man muß sich dabei nur immer streng und vorurteilslos selbst kontrollieren und darf sich nicht der irrigen Annahme hingeben, daß die Fortentwicklung in einem Formenkreise immer in derselben Richtung erfolge. Ich habe oben Beispiele dafür beigebracht, daß diese Entwicklung manchmal bei derselben Gattung nach zwei genau entgegengesetzten Richtungen hinneigt. Andererseits erwies sich aber Tetrapterys als ein Beispiel einer diphyletischen Gattung, indem in zwei getrennten Formenkreisen (ausgehend von Mascagnia) unabhängig voneinander dieselbe Entwicklungstendenz obwaltete und zu ähnlichen Resultaten führte.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanische Jahrbücher für Systematik,

Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: 50

Autor(en)/Author(s): Niedenzu Franz Josef

Artikel/Article: Über die Forentwicklung in der Familie der

Malpighiaceae. 1162-1175