# Die Phylogenie der Euphorbiaceae.

Von

**F. Pax.**

Mit 9 Figuren im Text.

Nachdem die weitaus größte Zahl der Tribus und Subtribus ihre Durcharbeitung gefunden hat, erhebt sich die Frage, ob nicht Gesichtspunkte allgemeinerer Natur für die Entwicklung der *Euphorbiaceae* sich ergeben. Es bleibt zu entscheiden, ob ein monophyletischer oder ein polyphyletischer Ursprung vorliegt, und wie die Entwicklung sich vollzog. Es ist von vornherein klar, daß die Anpassung an gleiche äußere Existenzbedingungen größere Ähnlichkeiten herbeiführt. Solche Konvergenzerscheinungen können so weit gehen, daß gewisse Sippen einander in hohem Grade ähneln und zu systematischen Einheiten vereinigt werden können. Freilich sind solche Einheiten nicht phylogenetisch. Es handelt sich in solchen Fällen um polyphyletische Gruppen, die in ihre monophyletischen Elemente aufgelöst werden müßten. Das ist leider vielfach nicht möglich, da die Übersichtlichkeit des Systems dadurch stark beeinträchtigt würde. Die Systematik muß zur Zeit noch mit polyphyletischen Familien rechnen. Man hat sich längst daran gewöhnt, Pilze und Flechten z. B. als besondere Gruppen zu behandeln, ohne dabei zu übersehen, daß sie nicht monophyletisch sind. Was für diese Kryptogamen gilt, wird man mit demselben Recht auch für größere Familien der Phanerogamen anwenden können.

## 1. Die systematische Stellung der Familie.

Seit langer Zeit bemüht man sich, die systematische Stellung der *Euphorbiaceen* zu bestimmen. Bei der außerordentlich großen Vielgestaltigkeit innerhalb der Familie wird diese Aufgabe recht schwierig, und die Anschauungen darüber gehen weit auseinander. Hat doch z. B. Hallier in den letzten Jahren die Verwandtschaft der *Euphorbiaceen* anfänglich bei den *Malvaceen* gesucht; bald darauf nahm er eine Entstehung der Familie neben den *Papayaceen* aus den *Sterculiaceen* an, und später sieht er die nächsten Verwandten bei *Flacourtiaceen* und *Salicaceen*. Die Ansichten über die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Euphorbiaceen*, die

von den verschiedenen Autoren geäußert worden sind, lassen sich am besten in folgender Tabelle angeben:

| | *Salicales* | *Juglandales* | *Urticales* | *Menispermac.* | *Geraniales* | *Sapindales* | *Rhamnales* | *Parietales* | *Malvales* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Jussieu (17) . . . . | | | | | | | + | | |
| Endlicher (6) . . . | | + | | + | + | | + | | + |
| Baillon (1) . . . . | | | + | | | + | + | | + |
| Müller Arg. (22) . | | | + | | | | | | + |
| Eichler (5) . . . . | | | | | + | + | + | | + |
| Bentham (2) . . . . | | | + | | | + | | | + |
| Engler (8) . . . . | | | | | + | | | | |
| Pax (25, S. 13) . . | | | | | + | | | | |
| Usteri (47) . . . . | | | | | | | | *Caricaceae* | |
| Hallier (12, 52) . . | | | | | | | | | + |
| Wettstein (48) . . | | | + | | + | + | | | + |
| Hallier (11) . . . | + | | | | | | | *Flacourtiaceae* | |
| Hoeffgen (13) . . . | | | | | + | + | | | + |

Aus dieser Übersicht geht hervor, daß man den Anschluß der *Euphorbiaceen* einmal bei Familien aus der Gruppe der *Monochlamydeen*, andererseits bei den *Polypetalae* gesucht hat, und daher hat Wettstein (48) mit Recht darauf hingewiesen, daß diese Frage davon abhängt, ob man die *Euphorbiaceen* als primäre oder abgeleitete Typen auffaßt. Er neigt dazu, den Blütenbau der *Euphorbiaceae* als relativ ursprünglich aufzufassen, und stützt diese Ansicht durch die große Konstanz der Eingeschlechtlichkeit der Blüten und das häufige Fehlen heterochlamydeischer Blüten bei Entomophilie. Mit der Mehrzahl der Forscher halte ich die *Euphorbiaceen* für reduzierte Formen, die von heterochlamydeischen Typen sich ableiten. Die Familie ist ohne Zweifel geologisch sehr alt. Das läßt sich zwar nicht durch paläontologische Funde erweisen, aber die geographische Verbreitung der einzelnen Tribus und Gattungen spricht dafür. Die Familie stellt einen Ast des Stammbaumes dar, dessen Glieder bald Reduktionserscheinungen in der Blüte zeigten.

Die Gattung *Cubincola* (46) aus Ostcuba ist bezüglich ihrer Zugehörigkeit zu den *Euphorbiaceen* etwas zweifelhaft. Wenn sie hierher gehört, wäre sie die einzige Gattung mit zweigeschlechtlichen Blüten. Aber die räumliche Trennung der Geschlechter ist in der Familie nicht vollständig durchgeführt. Sehr häufig treten in den ♂ Blüten rudimentäre Ovarien auf, ebenso wie in den ♀ Blüten Staminodien nicht selten sind. Jeder, der längere Zeit mit den *Euphorbiaceen* sich beschäftigt, wird gelegentlich als atavistische Erscheinung zweigeschlechtliche Blüten finden. Auch das Auftreten heterochlamydeischer Blüten spricht für Rückschlagsbildung. Zwar besitzt die Mehrzahl der natürlichen Gruppen innerhalb der Familie apopetale

Blüten, und bei den *Hippomaneae* fehlt bisweilen sogar der Kelch. Aber bei manchen *Phyllantheae* und bei der Mehrzahl der *Crotoneae* werden Blumenblätter entwickelt, und die *Bridelieae*, *Chrozophoreae* und *Cluytieae* tragen immer heterochlamydeische Blüten.

Die Reduktion der Blütenhülle ist mit einem Übergang von Entomophilie zu Windblütigkeit verbunden. Auch dieser Schritt ist nicht immer vollständig zurückgelegt worden. Die Arten von *Jatropha* und *Manihot* z. B. tragen ansehnliche Honigblumen. Bei ersterer bilden die Blumenblätter, bei letzterem die petaloiden Kelche den Schauapparat. Die meisten *Euphorbiaceen* besitzen kleine Blüten. In ihnen finden sich außerordentlich häufig Diskusbildungen, die wahrscheinlich Honig abscheiden. Sie sind aber nicht an besondere Bestäuber angepaßt. Verhältnismäßig klein ist die Zahl der rein anemophilen Gattungen wie *Ricinus, Mercurialis*, *Acalypha.*

Der sehr komplizierte Bau der Partialblütenstände von *Pera* (36, S. 2), *Dalechampia* (36, S. 3) und der *Euphorbieae* (25, S. 6) hängt ohne Zweifel mit den Bedürfnissen der Bestäubung dieser Pflanzen zusammen. Der morphologische Bau dieser Bildungen legt den Gedanken nahe, daß hier phylogenetisch sehr junge Komplikationen vorliegen, die erst spät aus reduzierten Typen hervorgegangen sind. Die Blüten aller drei Sippen an und für sich sind sehr einfach gebaut und stark reduziert. Nur die Blütenstände zeigen den schwierig zu erkennenden morphologischen Bau.

Wenn die *Euphorbiaceen* reduzierte Typen umfassen, so wird man von vorn herein Beziehungen zu ursprünglichen Formen im System kaum erwarten können. Man wollte, wie aus obiger Tabelle hervorgeht, einen Anschluß der *Euphorbiaceen* bei den *Salicales* (11) und *Juglandales* (6) finden. Es ist aber mehr eine äußere Ähnlichkeit der dichten Blütenstände, die zu einer derartigen Ansicht verleiten könnte, denn die diagrammatischen Verhältnisse der Blüte, der Bau der Frucht und des Samens sind durchaus verschieden. Man wird kaum ein Merkmal von größerer Bedeutung finden, das die *Euphorbiaceen* mit den genannten primitiven Blüten gemeinsam hätten.

Öfter ist an die *Urticales* gedacht worden, und die hervorragenden Kenner der *Euphorbiaceen*, Baillon (1; 50, S. 157) und Müller Arg. (22), haben eine Verwandtschaft mit den *Urticales* angenommen, eine Ansicht, die auch in der neusten Zeit noch von Wettstein (48) verfochten wird. Meiner Meinung nach bestehen zwischen *Euphorbiaceen* und *Urticales* keine nahen verwandtschaftlichen Beziehungen, obwohl im Habitus eine oft außerordentlich weitgehende Ähnlichkeit vorliegt. Man denke nur an die Blütenstände mancher *Moraceen* und *Ulmaceen* und an den Habitus von *Acalypha,* deren meiste Arten *Urticaceen* täuschend ähnlich sind. Aber die bei den *Urticales* so weit verbreiteten Zystolithen fehlen den *Euphorbiaceen*, und in Blütenbau und Fruchtbildung zeigen sich keine gemeinsamen Züge.

Die Verwandtschaft mit den *Menispermaceen* ist öfter behauptet worden (4). Die ♂ Blüten dieser Familie sehen denen mancher *Phyllanthus*-Arten sehr ähnlich. Miers, der Monograph der *Menispermaceen* hielt anfangs *Odontocarya*-Früchte und ♂ Blüten einer *Jatropha* für zusammengehörig, und ich selbst habe auf ♂ Blüten die angebliche *Euphorbiaceen*-Gattung *Bricchettia* (26) begründet, die zu der *Menispermaceen*-Gattung *Cocculus* gehört. Diels hat noch weitere Ähnlichkeiten zwischen beiden Familien hervorgehoben, hält beide für verwandt und faßt die *Menispermaceen* auf als *Ranales*, die zu den *Euphorbiaceen* hinüberführen. Trotz dieser großen Übereinstimmung erscheint mir eine wirkliche Blutsverwandtschaft für ausgeschlossen. Es liegen also nur Konvergenzerscheinungen vor, denn auch die serodiagnostischen Untersuchungen (20) haben nur einen Anschluß der *Menispermaceen* an die *Ranales* ergeben.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bezüglich der Verwandtschaft mit den *Parietales*. Usteri (41) hat auf Grund des Stärkekörner führenden Milchsaftes die *Caricaceen* neben die *Euphorbiaceen* gestellt, aber die perigyne Insertion der Blüte und die zahlreichen Samenanlagen an parietalen Plazenten sprechen dagegen. Mehr Beachtung verdient der Versuch von Hallier (11), der die *Euphorbiaceen* innerhalb der *Flacourtiaceen* an die *Pangieae* und *Idesieae* anschließt. Auch hier ist indes der Fruchtknoten einfächerig mit typisch mehreren Samenanlagen. Ich möchte daher ebenfalls nur äußere Ähnlichkeiten zwischen beiden Familien annehmen. Sie gehen freilich sehr weit. *Centroplacus glaucinus* Pierre wurde von mir (27), da ich ♀ Blüten nicht kannte, nach ♂ Blüten als *Microdesmis paniculata* beschrieben. Pierre (40), der auch ♀ Blüten gesehen hat, hält die Pflanze unzweifelhaft für eine *Flacourtiacee*, während Gilg (9) in ihr ein Genus incertae affinitatis erblickt, Hutchinson (14, S. 629) eine *Euphorbiacee*. Die ♂ Blüten erinnern einigermaßen an *Microdesmis*, aber die Gattung gehört nicht hierher, weil die Fruchtknotenfächer 2 Samenanlagen enthalten. Gegen eine Zugehörigkeit zu den *Euphorbiaceen* spricht das Auftreten eines Arillus und eines auffallend kleinen Embryos. Wegen der 2 Samenanlagen im Fruchtknotenfach müßte man *Centroplacus* bei den *Phyllantheae* unterbringen. Innerhalb dieses Verwandtschaftskreises besitzt sie keinen näheren Anschluß.

Von den Familienreihen, die man für verwandt mit den *Euphorbiaceen* gehalten hat, bleiben noch die *Geraniales*, *Sapindales*, *Rhamnales* und *Malvales*. Mit diesen Reihen verbinden die *Euphorbiaceen* verwandtschaftliche Beziehungen.

Die *Geraniales* besitzen dasselbe Blütendiagramm, wie manche weniger reduzierte Euphorbiaceen. Häufig ist Obdiplostemonie im Andrözeum, Sympetalie tritt bei *Geraniales* wie bei *Euphorbiaceen* auf, die Orientierung der Samenanlagen ist die gleiche. Beide Verwandtschaftskreise besitzen Nebenblätter.

Die *Sapindales* sind von den *Geraniales* schwer zu trennen, und die Bemühungen von Hallier, Wettstein u. A., die zugehörigen Familien in anderer Weise zu gruppieren, dürften berechtigt sein. Im allgemeinen wiederholt sich bei den *Sapindales* das diagrammatische Verhalten der *Geraniales*, aber die Samenanlagen sind umgekehrt orientiert, d. h. anatrop hängend mit dorsaler Raphe.

An die *Rhamnales* erinnert die Perigynie der Blüte der *Bridelieae* unter den *Euphorbiaceen* sowie die Samenbildung von *Cleistanthus*, aber die Anordnung im haplostemonen Andrözeum ist epipetal.

Die *Malvales*. An sie erinnert die valvate Deckung des Kelches bei sehr vielen *Euphorbiaceen*, ein Außenkelch, von Hochblättern gebildet, das nicht seltene Androphor, die bisweilen gespaltenen Staubblätter, ferner die Nebenblätter, die Büschel- und Schildhaare. Unter den *Malvales* klingen namentlich die *Sterculiaceen* an die *Euphorbiaceen* an.

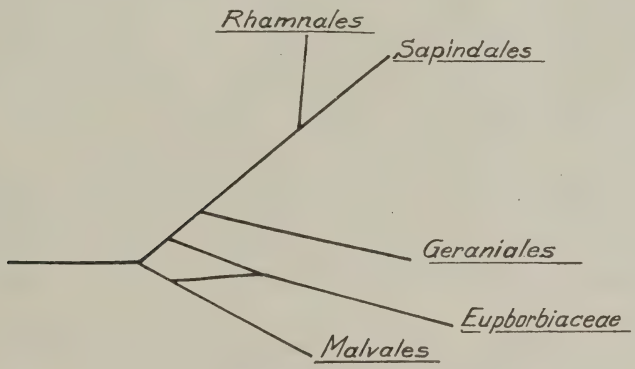


Fig. 1. Ableitung der *Euphorbiaceae*.

Die vier mit den *Euphorbiaceen* verwandten Familienreihen stehen auch unter sich in näheren Beziehungen zueinander und entspringen aus gemeinsamer Wurzel. *Geraniales* und *Sapindales* bilden zusammen einen Ast des Stammbaumes, an dessen Basis sich die *Malvales* loslösen. Die *Rhamnales* leiten sich offenbar von diplostemonen *Sapindalen* ab. Abortiert der innere Kreis, so ergibt sich der Typus der *Celastraceen*. Fehlt der äußere, so erhält man das epipetale Andrözeum der *Rhamnaceen*.

Faßt man die vorstehenden Erörterungen zusammen, so ergeben sich bezüglich der Verwandtschaft der *Euphorbiaceen* folgende Sätze.

1. Die *Euphorbiaceen* leiten sich ab von *Geraniales* und *Malvales*.
2. Weniger entwickelt sind die Beziehungen zu den *Sapindales*, und
3. noch schwächer zu den *Rhamnales*.

Es ist von größtem Interesse, daß diese auf rein morphologischer Grundlage gewonnenen Ergebnisse ihre Bestätigung gefunden haben in den serodiagnostischen Untersuchungen Hoeffgens (13).

Hiernach wird ein polyphyletischer Ursprung der Familie nicht von der Hand zu weisen sein, wenigstens in dem Sinne, daß die *Euphorbiaceen* sich sehr früh von den Urtypen der *Geraniales* und *Malvales* lösten und zu einer gewissen Selbständigkeit entwickelten. Auch von diesem Gesichtspunkte aus wird ein hohes Alter der Familie sehr wahrscheinlich. Die obige Auffassung steht der Ansicht von Hallier sehr nahe, derzufolge die *Linaceae* ein »genetisches Explosionszentrum« bilden, aus dem neben anderen Verwandtschaftskreisen auch die *Euphorbiaceae* und *Columniferae* hervorgingen (51, an versch. Stellen).

Die *Euphorbiaceen* umfassen eine Anzahl Gattungen, die Endlicher (6) als Ordo summe naturalis bezeichnet; aber die Familie läßt sich nur durch eine Kombination von Merkmalen umgrenzen. Sucht man nach Charakteren, die allen Gliedern der Familie zukommen, so bleiben nur übrig die eingeschlechtlichen Blüten, die geringe Zahl (1—2) von Samenanlagen, deren Orientierung (anatrop hängend mit ventraler Raphe) und das Aleuron und Fett enthaltende Endosperm des Samens. Alle anderen Merkmale sind nicht durchgehend, treffen wohl für mehrere Gattungen zu, fehlen dafür andern, so die Karunkula, die flachen Kotyledonen, ungegliederte Milchröhren, bikollaterale Gefäßbündel usw.

So erscheinen die *Euphorbiaceen* als besondere Gruppe, der schon im Jahre 1680 Morison (21) den Namen *Tricoccae* gab. Er wurde von Linné 1751 (19) in die Systematik eingeführt. Einige Verwandtschaftskreise, die früher allgemein zu den *Tricoccae* gerechnet wurden, mußten ausgeschieden werden, so

*Aextoxicon* (30) als Typus der Familie der *Aextoxicaceen*, bei den *Icacinaceen* unter den *Sapindales* unterzubringen.

*Daphniphyllum* (43), Vertreter der *Daphniphyllaceen*, die Hallier zu den *Hamamelidaceen* rechnet, die aber doch besser bei den *Geraniales* zu assen sind.

Noch ferner stehen die *Buxaceen*, vielfach, auch noch von Wettstein (48, S. 531), in die Nähe der *Euphorbiaceen* gebracht, von Hallier (49) mit den *Hamamelidaceen* vereinigt, waren schon von Baillon mit Recht als Verwandte der *Celastraceen* aufgefaßt worden (25, S. 131). Neuerdings betrachtet auch Hallier die *Buxaceae* als verwandt mit den *Hippocrateaceae* (51, S. 109).

In keiner nahen Verwandtschaft stehen die *Dichapetalaceen* (7), die den *Geraniales* angehören, ferner die *Empetraceen* (25, S. 125), die ich zu den *Sapindales* rechne, obwohl van Tieghem und Hallier (52, S. 17) die ältere Auffassung von ihrer Zugehörigkeit zu den *Ericales* wieder verfechten.

Ganz unsicher ist die Stellung der *Callitrichaceen* (25, S. 122). Baillon und Eichler z. B. erblickten in ihnen Verwandte der *Euphorbiaceen*,

R. Brown, Hegelmaier und Wettstein Abkömmlinge der *Halorrhagidaceen*. Clarke und ich stellen sie mit Vorbehalt zu den *Sympetalen*; auch Hallier (52, S. 57) bringt sie zu den *Scrofulariaceen* in Beziehung.

## 2. Die Gliederung der Familie.

Die *Euphorbiaceen* gliedern sich in zwei Abteilungen, die *Platylobeae* und die *Stenolobeae* (25, S. 13). Die ersteren haben breite Kotyledonen, bei den letzteren sind die Keimblätter nicht breiter als die Radikula. Die beiden Abteilungen haben nicht den Wert besonderer systematischer Gruppen, sondern die *Stenolobeae* sind eigenartig ausgebildete Formen der *Platylobeae*. Sie zerfallen auch nach der neuesten Bearbeitung von Grüning (10, S. 10) in zwei Unterfamilien, die *Porantheroideen* mit zwei Samenanlagen im Fruchtknotenfach und die *Ricinocarpoideen* mit einer Samenanlage im Fach. Es vollzieht sich also innerhalb der *Stenolobeae* dieselbe Gliederung wie bei den *Platylobeen* in *Phyllanthoideae* und *Crotonoideae*, d. h. die *Porantheroideae* sind stenolobe *Phyllanthoideae*, die *Ricinocarpoideae* stenolob gewordene *Crotonoideae*. Die *Stenolobeae* sind metamorphosierte, auf Australien beschränkte, unter dem dortigen Trockenklima aus *Platylobeen* entstandene Formen von erikoidem Habitus, wobei die nadelförmige oder doch schmale Ausbildung der Blätter auch die Kotyledonen ergriff. Bei dieser Auffassung der *Stenolobeae* kann man die bisherigen Gattungen nicht wie Müller Arg., Bentham, Pax und Grüning als besondere systematische Einheit ansehen, sondern muß sie mit Baillon (50) auflösen und an die geeignete Stelle zwischen die Gattungen der *Platylobeae* einreihen. Will man die *Stenolobeae* trotzdem als eigene Gruppe aufrecht erhalten, so können nur praktische Gesichtspunkte dafür maßgebend sein.

Bei Auflösung der *Stenolobeae* müßten eingeschaltet werden:

| | | |
|---|---|---|
| *Poranthera* | als besondere Subtribus neben den *Antidesminae*, | *Porantheroideae* = *Phyllanthoideae* |
| *Micrantheum* | als besondere Subtribus neben *Glochidion* | |
| *Pseudanthus* | bei den *Petalostigmatinae*, | |
| *Stachystemon* | bei den *Petalostigmatinae*, | |
| *Ricinocarpus* | bei den *Codiaeinae*, | *Ricinocarpoideae* = *Crotonoideae* |
| *Bertya* | als besondere Tribus bei den *Pereae*, | |
| *Beyeria* | bei den *Codiaeinae*, | |
| *Monotaxis* | als besondere Subtribus neben den *Chrozophoreae*, | |
| *Amperea* | bei den *Mercurialinae*. | |

Man sieht aus vorstehender Übersicht, daß die *Stenolobeae* innerhalb der Familie ohne Zweifel polyphyletischen Ursprungs sind. Sie finden ihren Anschluß an sehr verschiedenen Stellen bei den *Platylobeae*, bei *Phyllanthoideen* wie bei *Crotonoideen*. Nicht alle Gattungen aber schließen

sich eng an gewisse *Platylobeae* an. So stehen *Poranthera*, *Micrantheum*, *Bertya* und *Monotaxis* recht isoliert; auf sie müßten besondere Subtribus begründet werden. Demnach können aber auch die *Stenolobeae* phylogenetisch nicht ganz so jung sein, wie man vielleicht manchmal annimmt. Verhältnismäßig schon frühzeitig müssen auf Australien beschränkte Typen von verschiedener systematischer Stellung in der oben angegebenen Richtung sich verändert haben.

Die beiden Unterfamilien der *Platylobeae*, die *Phyllanthoideae* und *Crotonoideae* (25, S. 13) unterscheiden sich durch die Zahl der Samenanlagen im Fruchtknotenfach, 2 kollaterale bei ersteren, eine einzige bei den *Crotonoideae*. Dieses Merkmal zeigt keine Ausnahmen, und daher haben auch alle Systematiker großen Wert darauf gelegt. Sowohl *Phyllanthoideae* als auch *Crotonoideae* zeigen aber verwandtschaftliche Beziehungen zu den *Geraniales* und *Malvales*.

Es sind verwandt mit

| *Geraniales* | *Malvales* | |
|---|---|---|
| *Phyllantheae* | *Bridelieae* | *Phyllanthoideae* |
| *Cluytieae* | *Crotoneae* | *Crotonoideae* |
| *Gelonieae* | *Acalypheae* | *Crotonoideae* |
| *Manihoteae* | *Chrozophoreae* | *Crotonoideae* |
| *Hippomaneae* | *Dalechampieae* | *Crotonoideae* |
| *Euphorbieae* | *Pereae* | *Crotonoideae* |

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der oben angeführten Tribus der *Euphorbiaceen* zu den *Geraniales* und *Malvales* kommt in erster Linie zum Ausdruck durch die imbricate, bzw. valvate Deckung des ♂ Kelches. Müller Arg. (22) hat auf diesen systematischen Charakter ganz besonderes Gewicht gelegt, weil er durchaus konstant ist, auch nicht schwer zu beobachten, selbst noch in der offenen Blüte. Baillon (50) und Bentham (2) haben erst in zweiter Linie auf die Deckungsverhältnisse des Kelches Rücksicht genommen. Während ich mich anfänglich (25) an die letztgenannten Autoren angeschlossen hatte, bin ich später (36, Addit. VI) doch wieder zu der Müllerschen Ansicht zurückgekehrt. Jedenfalls hat sich hiernach der imbricate ♂ Kelch von den *Geraniales* her, der valvate von den *Malvales* vererbt und unverändert forterhalten, so daß man direkt sprechen kann von einem *Geraniales*-Ast und *Malvales*-Ast innerhalb des Stammbaumes der *Euphorbiaceen*.

Der eine zu den *Geraniales* in Beziehung stehende Ast des Stammbaumes spaltet sich in zwei Strahlen (Fig. 2), von denen der eine in den biovulaten *Phyllantheen* endet, der andere in den uniovulaten *Cluytieae*. Beide sind heterochlamydeisch, aber innerhalb der *Phyllantheae* macht sich in weitem Umfange eine Reduktion der Blumenkrone geltend, so daß die

meisten *Phyllantheae* gegenwärtig apopetal sind. Die *Cluytieae* an sich sind heterochlamydeisch, aber die von ihnen sich ableitenden *Gelonieen* sind durchweg apopetal. Von ihnen sind die *Manihoteae* durch Blattbildung und petaloiden Kelch wenig verschieden.

Sehr energisch hat die Reduktion der Blütenhülle eingesetzt bei den *Hippomaneen.* Sie sind von den *Gelonieen* abzuleiten, und die Gattungen *Hamilcoa*, *Omphalea* u. a. bilden einen Übergang von den *Gelonieen* zu den *Hippomaneen.* In den extremsten Fällen fehlt bei den *Hippomaneen* die Blütenhülle ganz, und doch ist diese Gruppe auf eine Fremdbestäubung angewiesen, ohne eine höhere Stufe entomophiler Ausbildung zu zeigen. Bei den *Euphorbieae*, die von den *Hippomaneae* ausgehen, was schon die ungegliederten Milchröhren zeigen, kommt es zur Entwicklung besonderer

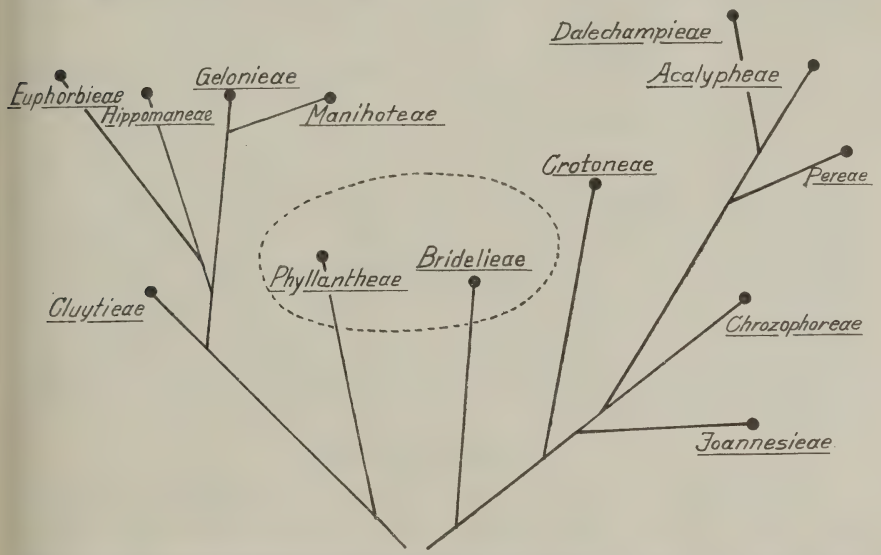


Fig. 2. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Tribus. Die punktierte Linie umfaßt die beiden Tribus der *Phyllanthoideae.*

Schauapparate. In diesem Sinne sind zu deuten die Cyathienbildung, die so mannigfaltigen Anhängsel an den Cyathiendrüsen und die bunt gefärbten Hochblätter unter den Partialblütenständen, namentlich bei tropischen Arten (25, S. 6, 103).

Ein zweiter Hauptast (Fig. 2) der *Euphorbiaceen* gibt seitlich die biovulaten heterochlamydeischen *Bridelieen* ab. Sie zeigen noch Anklänge an die *Rhamnales*, wohl als einzige Gruppe unter den *Euphorbiaceae.* Der Ast selber spaltet sich in *Crotoneae* und *Chrozophoreae.* Beide Tribus sind heterochlamydeisch, die *Crotoneae* besitzen zahlreiche Staubblätter mit eingerollten Filamenten, die *Chrozophoreae* bisweilen wenige; nur ausnahmsweise sind die Staubfäden bei ihnen und ihren Abkömmlingen noch ein-

gerollt, z. B. bei *Leucocroton*. *Crotoneae* und *Chrozophoreae* neigen zur Unterdrückung der Krone, die *Crotoneen* nur in bescheidenem Umfange, insofern als die ♀ Blüten zwar meist apopetal sind, die ♂ dagegen nur selten der Blumenblätter entbehren; die *Chrozophoreae* sind im ♂ Geschlecht durchweg heterochlamydeisch, die ♀ Blüten sind bisweilen apopetal, also dieselbe Reduktionserscheinung wie bei den *Crotoneen*.

Von den *Chozophoreae* leiten sich die *Acalypheae* unmittelbar ab, die immer apopetal sind. Sie sind viel typenreicher als die *Chrozophoreae*. Wie von den *Hippomaneen* als phylogenetisch recht junger Verwandtschaftskreis die *Euphorbieae* abstammen, so bildeten sich aus den *Acalypheae* zwei auch durch ihre Partialblütenstände ausgezeichnete Gruppen heraus, die *Pereae* (25, S. 69) und *Dalechampieae* (25, S. 68). Etwas mehr entfernen sich die *Joannesieae* durch die zusammengesetzten Blätter und verwachsenblättrigen Kelche.

Als allgemeineres Resultat ergibt sich folgendes. Nicht nur die Familie der *Euphorbiaceen* ist polyphyletischen Ursprungs, sondern auch jede der beiden Unterfamilien (*Phyllanthoideae* und *Crotonoideae*). Gewisse Urformen mit zwei, bzw. einer Samenanlage im Fruchtknotenfach zeigten Reduktionserscheinungen nach derselben Richtung hin. Das führte zur Entstehung gewisser recht ähnlicher Endglieder, die wir jetzt als *Euphorbiaceen* vereinigen. Es darf uns nicht überraschen, daß nur wenige Merkmale als gemeinschaftliche Familiencharaktere übrigbleiben, Eigenschaften, die auf Reduktion beruhen wie die eingeschlechtlichen Blüten und die geringe Zahl der Samenanlagen. Als erblich fixierter Charakter bleiben nur die Orientierung der Samenanlagen und die Beschaffenheit des Endosperms übrig.

## 3. Die einzelnen Subtribus.

**Phyllantheae** (Fig. 3). Ein ungewöhnlicher Reichtum sehr verschiedenartiger Typen tritt uns hier entgegen. Es sind meist kleine, nur wenige Gattungen umfassende Verwandtschaftskreise, die in ihrer Beblätterung und ebenso sehr auch in der Blütenbildung voneinander abweichen. Die Subtribus lassen sich zu drei Gruppen zusammenfassen.

Die erste gipfelt in der Subtribus der *Drypetinae* (37, S. 227), steht innerhalb der *Phyllantheae* am isoliertesten, kann aber vielleicht doch mit den beiden anderen Gruppen auf einen gemeinschaftlichen Ursprung zurückgeführt werden. Charakteristisch sind die unbestimmte Zahl der Staubblätter, die nicht ganz fixierte Zahl der Kelchblätter (2—8), die apopetalen Blüten und ein zentraler Diskus, der bald flach, bald mehr oder weniger unregelmäßig gefaltet ist, wobei die kammartig vorspringenden Falten bisweilen den Grund der Staubfäden umwallen, namentlich bei der Gattung *Lingelsheimia*. Freie extrastaminale Diskusdrüsen werden nicht gebildet. Die *Petalostigmatinae* (37, S. 281) weichen durch das Fehlen des Diskus von ihnen ab; die Staubfäden sind am Grunde schwach verwachsen.

Etwas isolierter stehen, also wohl früher abgespalten haben sich die *Toxicodendrinae* (37, S. 284), die vielleicht gegenüber den *Drypetinae* der Anemophilie sich nähern. Bei *Toxicodendron* sind die Filamente kurz, bei *Androstachys* erhebt sich eine 12—25 mm lange Säule über den ♂ Kelch, aus der die zahlreichen Staubblätter entspringen. Auch hier fehlt der Diskus; die Blätter stehen in zwei- oder mehrzähligen Quirlen. In verwandtschaftlichen Beziehungen zu den *Toxicodendrinae* stehen die *Dissiliariinae* (37, S. 288) mit gegenständigen oder quirligen Blättern, ein Merkmal, das in der Familie der *Euphorbiaceen* selten ist und daher systematische Bedeutung hat. Im Gegensatz zu den *Toxicodendrinae* besitzen die *Dissiliariinae* noch einen hypogynen Diskus. Die *Paivaeusinae* (37, S. 294) umfassen

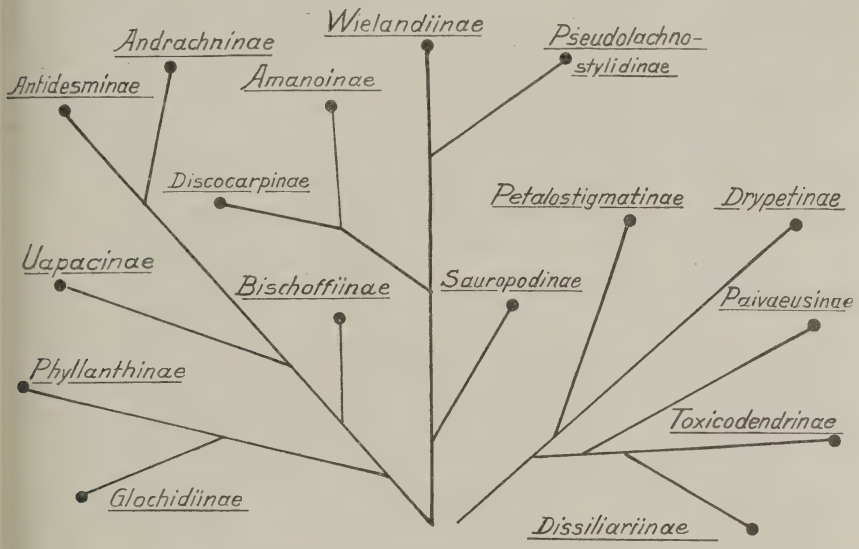


Fig. 3. Subtribus der *Phyllantheae*.

4 monotypische Gattungen von offenbar hohem phylogenetischen Alter. Wieder ist hier die Blattbildung von Interesse; die Blätter stehen abwechselnd, seltener gegenständig, die Spreite ist fingerförmig zusammengesetzt, wobei bei *Aristogeitonia* bisweilen nur das Endblättchen durch Reduktion der seitlichen Blättchen übrig bleibt. Im Blütenbau kommt ein Anklang an die *Drypetinae* noch dadurch zum Ausdruck, daß die ♂ Blütenachse im Zentrum mitunter nackt ist und dadurch ein intrastaminaler Diskus entsteht.

Eine zweite Gruppe der *Phyllantheae* besitzt extrastaminale Diskusdrüsen von epipetaler Stellung und fixierte Zahlenverhältnisse im Andrözeum. Dazu gehören die *Antidesminae* (37, S. 3) und die *Andrachninae* (37, S. 169), beide typisch mit 5 Kelchblättern, beide ursprünglich hetero-

chlamydeisch. Die *Antidesminae* entwickeln scharf abgesetzte Blütenständ von ährigem, traubigem oder rispigem Habitus; sie sind in der Mehrzal apopetal geworden. Die *Andrachninae* tragen blattachselständige Blüten knäuel oder -büschel. Der Blütenbau erinnert an den der *Antidesminae* doch sind die Blüten stets heterochlamydeisch. Etwas schärfer von de *Antidesminae* getrennt erscheinen die *Uapacinae* (37, S. 298). Die ♂ Blüte mit ihrem ziemlich großen Fruchtknotenrudiment ähneln denen von *Baccaure* unter den *Antidesminae*, doch ist der Diskus unterdrückt. Der Haupt charakter der Subtribus liegt in den Blütenständen, die in hohem Maß einer Einzelblüte ähnlich sehen, zahlreiche Involukralblätter besitzen, di mit breitem Rande decken. Die ♂ sind vielblütig, die ♀ einblütig. *Anti desminae* und *Andrachninae* sind entomophil, aber nicht an besondere Be stäuber angepaßt. Größe, lebhafte Färbung und Geruch der Blütenständ von *Uapaca* verraten einen höheren Grad der Anpassung an Insektenbesuch Auch die *Bischoffiinae* (37, S. 312) erweisen sich als ein Seitenzweig de *Antidesminae*. Die Blätter sind gedreit, die ♂ Blüten erinnern im Ba an die *Uapacinae*, besitzen ein Rudiment, aber keinen Diskus. Es handel sich, wie auch die langen Narben zeigen, um eine Gruppe, die mit ihre großen rispigen Blütenständen die Stufe der Anemophilie erreicht hat.

Phylogenetisch älter ist der Seitenzweig der *Phyllanthinae*. Der ♂ Kelch besteht in der Regel aus zwei dreigliedrigen Kreisen, und die Zah der Staubblätter, die in sehr verschiedener Weise verwachsen sind, beträg nur selten mehr als 3. Immer sind die Blüten apopetal. Die außerordentliche Variabilität im Blütenbau von *Phyllanthus* macht es mehr als wahrscheinlich, daß die Gattung in mehrere selbständige Genera zu zerlegen ist. Karl Schumann hat in der »Flora der deutschen Schutzgebiete der Südsee« (45) bescheidene Anfänge hierzu geliefert. *Glochidion* wird von vielen Systematikern noch mit *Phyllanthus* vereinigt, auch von Müller Arg. (22, S. 274). Ich habe *Glochidion* als selbständiges Genus aufgefaßt (25, S. 23), und es geht wohl kaum an, die beiden Gattungen zu vereinigen. Der fehlende Diskus, die sitzenden, kopfigen oder scheibenförmigen Narben trennen *Glochidion* scharf von *Phyllanthus*. Bei der großen sonstigen Übereinstimmung im Blütenbau wird man aber die *Glochidiinae* von den *Phyllanthinae* ableiten müssen.

Die letzte Gruppe (Fig. 3) besitzt in der ♂ Blüte Staubblätter in bestimmter Zahl wie Gruppe 2, aber die Diskusdrüsen stehen epipetal. Die Subtribus der *Wielandiinae* (37, S. 180) ist heterochlamydeisch, die ♂ Blüte im allgemeinen fünfzählig und, abgesehen von der Stellung der Diskusdrüsen, von ähnlichem Bau wie bei den *Antidesminae*. Die *Pseudolachnostylidinae* (37, S. 206) bilden einen apopetal gewordenen Seitenzweig; eien Vermehrung der Staubblätter über 5 hinaus tritt nur selten ein. Die *Discocarpinae* (37, S. 202) und *Amanoinae* (37, S. 190) stimmen in der Blütenbildung noch mit den *Wielandiinae* überein. Ihre Samenbildung wird

anders; das Endosperm bildet nur eine dünne Schicht oder fehlt ganz. Dafür funktionieren die Kotyledonen als Reservestoffbehälter. Sie sind bei *Amanoa* fleischig, bei den *Discocarpinae* gefaltet. Während die *Amanoinae* noch heterochlamydeisch sind, erscheinen die *Discocarpinae* schon zum Teil apopetal. Ein besonderes Interesse knüpft sich an die Subtribus der *Sauropodinae* (37, S. 212). Die ♂ Blüten mit ihrem aus 2 dreizähligen Quirlen bestehenden Kelch und den 3 zu einer Säule verwachsenen Staubfäden mit extrorsen Antheren erinnern in hohem Maße an *Phyllanthus* und *Glochidion*. Dazu kommt eine habituelle Ähnlichkeit mit kleineren Arten der ersteren Gattung. Aber eine engere Verwandtschaft mit den *Phyllanthinae* besteht wohl kaum. Baillon (50, S. 255) und Bentham (2, S. 271), denen ich mich anschloß, haben sicher nicht recht, wenn sie die beiden Gattungen *Agyneia* und *Sauropus* in die nächste Nähe von *Phyllanthus* bringen. Hatte doch schon Müller Arg. (22, S. 237) für diesen Verwandtschaftskreis die Gruppe der *Sauropodeae* aufgestellt. Schon die flach trichterförmige Blüte, die mit dem Kelch verwachsenen Diskusdrüsen und ihre episepale Stellung bieten durchgreifende Unterschiede. Man muß die *Sauropodinae* als eine Parallelreihe zu den *Phyllanthinae* auffassen, deren Ursprung sich von den *Wielandiinae* ableitet.

**Bridelieae** (16). *Cleistanthus* und *Bridelia* bilden eine Gruppe für sich, von anderem Ursprung als die *Phyllantheae*. Es bestehen gewisse Anklänge an die *Amanoinae*, und Baillon (50, S. 236) hatte in der Tat beide Gattungen mit *Amanoa* vereinigt. Es ist wohl kaum der Ausdruck einer engeren Verwandtschaft, der in den Analogien zum Ausdruck kommt, als vielmehr eine gewisse habituelle Übereinstimmung. Mit demselben Recht könnte man die *Bridelieae* mit *Cluytia* vergleichen, und so sind auch *Bridelia*- und *Cleistanthus*-Arten, namentlich von Roxburgh, als *Cluytia* beschrieben worden.

**Crotoneae** (25, S. 36). Die 4 hierher gehörenden Gattungen sind nahe miteinander verwandt. Ein ganz ungewöhnlicher Reichtum neuer Arten ist aus Südamerika noch zu erwarten. Trotz gewisser Variabilität in der Blütenbildung dürfte es kaum zur Aufspaltung der großen Gattung *Croton* kommen. Die 3 anderen Gattungen sind typenarm. Die Tribus ist mit den *Chrozophoreae* nahe verwandt und entspringt mit ihnen aus gemeinsamer Wurzel. Das Indument besteht aus Sternhaaren, Büschelhaaren, Schuppen und Übergangsformen zwischen diesen Trichomgebilden. Die nahe Verwandtschaft mit den *Chrozophoreen* kommt im gemeinsamen Besitz der Haare zum Ausdruck.

**Chrozophoreae** (Fig. 4; 36, Addit. VI, S. 5). Eine größere Mannigfaltigkeit in der Blütenbildung tritt uns hier entgegen, und es ist unmöglich, die verschiedenen Gattungen dieser Tribus auf einen Typus zurückzuführen. Drei Subtribus lassen sich unterscheiden.

Die Subtribus der *Regulares* trägt heterochlamydeische, fünfzählig Blüten; nur im ♀ Geschlecht kommt es hier und da zu einer Reduktio der Blumenkrone. Die Staubblätter stehen gewöhnlich in 2—3, selten i einem Kreise, meist auf einem Androphor. Der äußere Kreis ist epipeta Sternhaare, sehr selten Schuppenhaare, häufiger Malpighiaceenhaare komme zur Entwicklung.

Die *Irregulares* zeigen eine merkwürdige Dehiszenz des Kelches, de in unregelmäßigen Lappen aufreißt. Die Zahl der Staubblätter beträgt o mehr als 10. Bei einigen Formen (*Agrostistachys*, *Grossera*) ist das Indu ment nur schwach entwickelt, bei anderen (*Crotonogyne*, *Cyrtogonone Aleurites*) kommt die Zusammengehörigkeit mit den *Regulares* noch durc den Besitz von Schuppenhaaren zum Ausdruck. Zwei Gattungen erhebe sich zu Sympetalie, so di meisten Arten von *Crotono gyne* und *Manniophyton*.

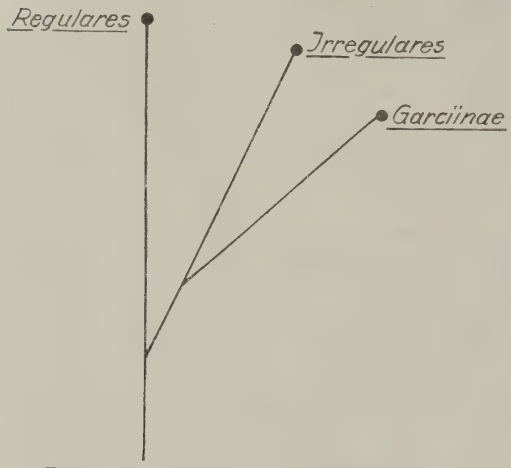

Fig. 4. Die Subtribus der *Chorozophoreae*.

Die Subtribus der *Gar ciinae* (36, Add. VI, S. 9), au *Garcia* begründet, kann ma vielleicht von den *Irregulare* ableiten. Der unregelmäßig 2—3-spaltig aufspringend Kelch umschließt 8—12 Blumenblätter und zahlreiche Staubblätter.

Biologisch verhalten sic die *Chrozophoreae* ähnlich wi die *Crotoneae* und *Bridelieae* sie sind entomophil, aber di freiliegenden Nektarien lasse im großen und ganzen keine hohe Anpassung an bestimmte Bestäuber erkennen. Nur wenige Formen sind auf der Stufe höherer Entomophili stehen geblieben, wie z. B. die großen, schönen Blüten von *Aleurites cordata* zeigen.

**Joannesieae** (46, Add. VI, S. 9). Ich hatte mich früher an die Auffassung von Bentham (28, S. 116) angeschlossen, indem ich *Joannesia* un *Hevea* zu den *Jatropheae* stellte, obwohl *Joannesia* heterochlamydeisch *Hevea* apopetal ist. Später wurde diese Stellung als unrichtig erkannt und *Joannesia* als Subtribus zu den *Chrozophoreae*, *Hevea* als Subtribus zu den apopetalen *Mercurialinen* gezogen. Aber selbst bei dieser Auffassung stehen *Joannesia* und *Hevea* an den ihnen zugewiesenen Stellen ganz isoliert. Vergleicht man beide Gattungen miteinander, so ist eine große Übereinstimmung nicht zu verkennen. Die gefingerten Blätter, die verwachsenen ♂ Kelchblätter, die nur an der Spitze kurz frei sind, die induplikativ val-

vate Deckung, die in 1—2 Kreisen stehenden Staubblätter, die entweder am Grunde verwachsen oder die Staubbeutel an einer Säule sitzend tragen, und die epipetale Stellung des äußeren Staminalkreises sind gemeinsame Merkmale beider Gattungen. Selbst die erst später bekannt gewordene *Annesijoa* mit etwa 20 Staubblättern zeigt die äußeren Glieder in epipetaler Lage. Es ist daher durchaus berechtigt, die genannten drei Gattungen als *Joannesieae* zu vereinigen. *Hevea* ist phylogenetisch jünger als *Joannesia* und *Annesijoa*, weil die Blütenhülle durch Unterdrückung der Krone reduziert ist.

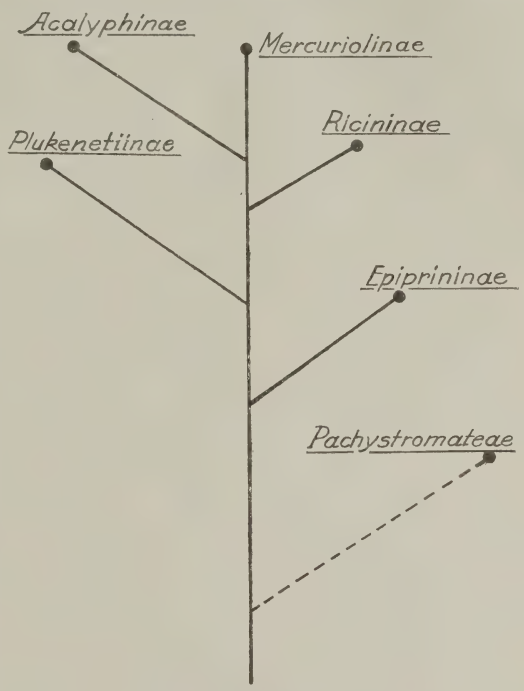

Fig. 5. Die Subtribus der *Acalypheae*.

**Acalypheae** (Fig. 5). Waren die typischen *Joannesieae* noch auf der Stufe der Heterochlamydie stehen geblieben, so erweisen sich die *Acalypheae* als ein durchweg apopetal gewordener Seitenzweig der *Chorozophoreae*. Die nicht seltenen Sternhaare zeigen den Zusammenhang beider Gruppen. Sie haben eine große Selbständigkeit, und die Blütenbildung ist sehr mannigfaltig. Die Rückbildung der Blütenhülle geht Hand in Hand mit der Annäherung an Anemophilie, die von manchen Formen erreicht wird, wenn auch nicht als ausschließliche Erscheinung, denn selbst an den unscheinbaren Blüten von *Mercurialis* hat P. Knuth (18) Insektenbesuch beobachtet. Die Hauptmasse gehört in die Subtribus der *Mercurialinae* (36, Add. VI, S. 10), deren Blüten in Knäuelähren oder in blattachselständigen Knäueln oder Büscheln angeordnet sind. Die Diskuseffigurationen sind außerordentlich mannigfaltig und von großer systematischer Bedeutung. Es muß auf diese Verhältnisse näher eingegangen werden, weil dadurch ein befriedigender Einblick in den Zusammenhang mit anderen Subtribus gewonnen wird. Innerhalb der *Mercurialinae* zeigen die *Bernardiiformes* mit meist zahlreichen Staubblättern zwischen ihnen stehende freie Diskusdrüsen. Das Indument ist einfach; Sternhaare finden sich bei *Afrotrewia* und einigen *Bernardia*-Arten. Die vierfächerigen Antheren von *Bernardia* und *Discocleidion* kehren auch in ganz anderen Verwandtschaftskreisen

wieder. Bei den *Wetriariiformes* sind die Diskusdrüsen untereinander verwachsen, wodurch die ♂ Blütenachse faltig gewunden wird wie bei manchen *Drypetinae*. Die Zahl der Staubblätter ist unbestimmt groß. *Blumeodendron* hat Sternhaare, während die Trichombekleidung von *Wetriaria* und *Pycnocoma* einfach ist. Die *Adeliiformes* haben außerhalb der unbestimmten Zahl der Staubblätter einen ringförmigen Diskus. In der Mitte steht ein Fruchtknotenrudiment. Anstelle der Sternhaare von *Lasiocroton* und *Leucocroton* finden sich bei *Adelia* einfache Haare. Eine Gruppe für sich bildet *Neoboutonia*, habituell und in der Sternhaarbekleidung ähnlich *Manniophyton*. Die zahlreichen Staubblätter werden von einem Kranz freier Diskusdrüsen umgeben; ein Rudiment fehlt. Die *Claoxyliformes* tragen im allgemeinen rauhe Blätter mit einfachen Haaren. Außerordentlich schwankend ist die Anzahl der Staubblätter; stets spreizen die beiden Theken divergierend nach oben. Entweder kommen zwischen den Staubfäden freie Diskusdrüsen zur Ausbildung oder bei *Discoclaoxylon* ein extrastaminaler, becherförmiger Diskus. Bei den *Treuiiformes*, die zahlreiche Staubblätter haben, fehlen sowohl Diskus als auch Fruchtknotenrudiment; höchstens kommen im Zentrum der Blüte wenige Drüsen zur Entwicklung, die vielleicht besser als unvollkommen ausgebildete Staubblätter zu deuten sind. Das Indument ist variabel. Bei *Mallotus* sitzen namentlich auf der Blattunterseite gelb oder rot gefärbte Scheibendrüsen. Die *Alchorneiformes* entwickeln wenige, häufig 8, Staubblätter. Der Diskus fehlt; nur bei *Caryodendron* ist ein zentraler Diskus vorhanden. Bei den *Cladogyniformes* mit 3—8 Staubblättern fehlt der ♂ Diskus, dagegen ist das Fruchtknotenrudiment vorhanden. Wie bei den *Alchorneiformes* wechselt das Indument. Die *Mercurialiformes* umfassen Kräuter und ähneln im Blütenbau den *Alchorneiformes*. Die Haare sind einfach. *Drysopsis* zeigt einen verwachsenen ♂ Kelch. Bei *Leidesia* fehlt der ♀ Kelch oder ist nur durch ein Blatt ausgedrückt. Die *Cleidiiformes* endlich, die große und sehr vielgestaltige Gattung *Macaranga* und die artenärmere *Cleidion* umfassend, erhalten ihren Charakter durch das Andrözeum, das aus einzelnen oder zahlreichen Gliedern besteht. Die Antheren erinnern an die *Bernardiiformes* durch die 4, bisweilen auch 3 Pollen führenden Fächer. Manche *Macaranga* gleichen im Habitus *Mallotus*, mit dem sie die feine drüsige Punktierung gemeinsam haben, aber das Indument ist fast immer einfach. Während blütenbiologisch die *Mercurialinae* von den anderen Tribus der *Euphorbiaceen* nicht verschieden sind, tritt hier doch ein neuer Typus auf in Form von Ameisenpflanzen. Bei *Mercurialis annua* werden die Honig abscheidenden Diskusdrüsen von Ameisen besucht. Viel ausgeprägter ist die Myrmekophilie bei der Gattung *Macaranga*. Es finden sich hier neben extrafloralen Nektarien auf Blättern und Brakteen taschenförmige, drüsige Hohlräume, von der Blattbasis gebildet, sackartig ausgehöhlte Nebenblätter sowie hohle Internodien, sämtlich Einrichtungen, die als Ameisenwohnungen

anzusehen sind. Einige weitere Subtribus stehen zu den *Mercurialinae* in nahen Beziehungen.

Die *Acalyphinae* (38), charakterisiert durch die wurmförmig gewundenen Theken, die große Gattung *Acalypha* und den Monotypus *Acalyphopsis* umfassend, leiten sich direkt von den *Mercurialiformes* ab. Auffallend ist die große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Blütenstände. Sternhaare finden sich nur bei wenigen Arten. Die *Ricininae* (36, S. 112) besitzen ein baumartig verzweigtes Andrözeum, nur eine *Homonoia*-Art zeigt Schildhaare, die anderen haben ein einfaches Indument. Sie schließen sich an die *Trewiiformes* an. Nicht sehr viel weiter entfernen sich die *Plukenetiinae* (36, S. 1). Hier sind die Griffel verwachsen, bei *Tragia* nur am Grunde; aber sonst entstehen durch völlige Vereinigung von Griffel und Narbe merkwürdige zylindrische oder köpfchenförmige Körper, die oft an Größe den Fruchtknoten bedeutend übertreffen. Die Zahl der Staubblätter ist gewöhnlich klein, oft kommen nur 3 zur Entwicklung. Die *Plukenetiinae* zeigen eine besondere Selbständigkeit durch den oft windenden Wuchs und den Besitz von Brennhaaren, die freilich nicht bei allen Formen vorkommen; sie fehlen z. B. bei *Astrococcus* und *Ramelia*. Ich reihe die *Plukenetiinae* an die *Wetriariiformes* an, und *Pycnocoma*, die zu dieser Gruppe gehört, kann direkt als Verbindungsglied zwischen beiden Subtribus aufgefaßt werden. Gegen den Anschluß an die *Wetriariiformes* könnte die drüsig-faltige Achsenoberfläche in den ♂ Blüten dieser Gruppe sprechen, wenn nicht bei *Fragariopsis* (*Plukenetiinae*) schon eine kugelförmige, ebenfalls schwach gefaltete Achse vorhanden wäre, auf der die Antheren aufsitzen wie die Früchte auf dem fleischigen Blütenboden der Erdbeere. Die *Epiprininae* (36, S. 109) entwickeln ♀ Blüten mit 5 großen Involukralblättern. Ihre Verwandtschaft mit den *Cladogyniformes* wird erwiesen durch die Sternhaare, das entwickelte Fruchtknotenrudiment und die zweimal geknickten Staubfäden, die an *Cladogynos* und *Alchorneopsis* erinnern.

Wenn bisher die *Acalypheae* einen befriedigenden Einblick in ihre Gliederung gewährten, so bietet die Gattung *Pachystroma* (29, S. 99; 36, Add. VI, S. 35) ihrer Einordnung erhebliche Schwierigkeiten. Der Habitus erinnert ganz an die *Hippomaneae*, ebenso der reichlich fließende Milchsaft, die Blütenstände, die zweidrüsigen Brakteen, die ungeteilten zurückgerollten Griffel u. a. Die Fruchtbildung entspricht der von *Stillingia*, und doch handelt es sich wohl nur um äußere Ähnlichkeit. Der krugförmige Kelch, der an die *Joannesieae* erinnert, umschließt 3 Staubblätter mit verwachsenen Filamenten, und in der ♀ Blüte liegen dem Fruchtknoten 3 große Kelchblätter an. Sicherlich steht die Gattung ganz isoliert. Wenn ich sie zu den *Acalypheen* in Beziehung bringe, so folge ich Müller Arg., der *Pachystroma* unter typische *Mercurialinae* einordnet. Vielleicht entspricht es den natürlichen Verhältnissen besser, *Pachystroma* als den Vertreter einer eigenen Tribus, *Pachystromateae*, aufzufassen.

**Dalechampieae** (36, S. 1). Die einzige hierher gehörige Gattung *Dalechampia* ist recht vielgestaltig und durch den Bau des Blütenstandes charakterisiert. Müller Arg. (22, S. 1232) hat die Blütenstände mit denen der *Euphorbieae* verglichen, doch sehr mit Unrecht. Sie finden vielmehr ihren unmittelbaren Anschluß bei den *Plukenetiinae*. Der ♀ Kelch ist oft fiederschnittig und erhärtet nach der Blütezeit, ganz wie bei *Tragia*; die Griffel sind zu einer langen Säule verwachsen, der Wuchs ist allermeist windend, und die Brennhaare zeigen einen ganz ähnlichen Bau wie die der *Plukenetiinae*.

Die **Pereae** (36, S. 1) wird man zwar von den *Acalypheae* ableiten müssen, aber die Stelle, die zum Ausgangspunkt der Neubildung wurde, ist kaum sicher anzugeben. Der Blütenbau ist stark verändert, weil die Funktion der Blütenhülle als Schutzorgan in ein valvat aufspringendes Involukrum übergegangen ist. Daher ist der ♂ Kelch stark reduziert oder fehlt sogar bisweilen, und die ♀ Blüte ist immer nackt. Selbst die Schuppen- oder Sternhaarbekleidung, die sitzenden Narben, die oft verwachsenen Filamente verraten kaum einen engeren Anschluß.

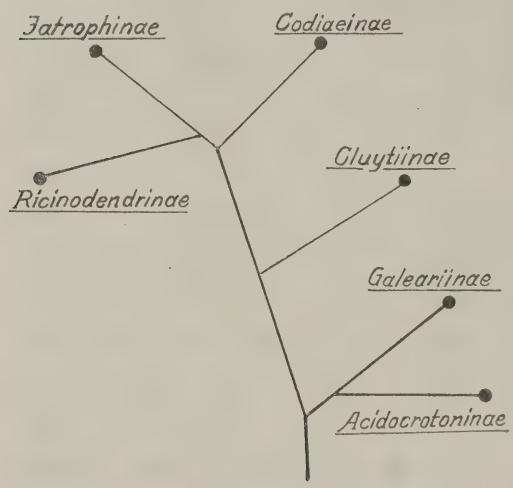

Fig. 6. Die Subtribus der *Cluytieae*.

**Cluytieae** (Fig. 6; 36, Add. VI, S. 35). Der Stammbaum gabelt sich in zwei Äste; dem einen gehören Sippen an, bei denen die äußeren Staubblätter epipetal stehen. Dies trifft zu für die Subtribus der *Codiaeinae* (36, Add. VI, S. 36) mit zahlreichen Staubblättern und Knäuelähren oder blattachselständigen Knäueln. Die ♀ Blüten sind oft apopetal, dafür vergrößert sich der Kelch nach der Blütezeit recht beträchtlich. Nur *Ostodes* hat Sternhaare; das einfache Indument herrscht vor. Wenig verschieden von ihnen ist die Subtribus der *Jatrophinae* (36, Add. VI, S. 37) durch rispige Blütenstände, deren Strahlen meist dichasialen Bau zeigen. Die Staubblätter stehen in 2—4 Kreisen, so bei *Jatropha* und *Tritaxis*, auch bei *Cnidoscolus*. Diese Gattung wird fast allgemein mit *Jatropha* vereinigt, weicht aber durch petaloiden Kelch, apopetale Blüten und den Besitz von Brennhaaren sehr erheblich ab. Die heterochlamydeische *Mildbraedia* steht durch die Sternhaare isoliert, und *Chlamydojatropha*, deren ♂ Blüten nicht bekannt sind, ist ein merkwürdiger Typus der *Jatrophinae* mit lederartig hartem Kelch und Blumenblättern und einem Involukrum unter dem ♀ Kelch.

Die *Cluytiinae* (36, Add. VI, S. 39) zeigen Reduktionserscheinungen im Andrözeum ihrer heterochlamydeischen Blüten. Das Indument ist einfach. *Moultonianthus* und *Trigonopleura* besitzen 2 Staminalkreise, von denen der innere oft oligomer wird. *Cluytia* trägt 5 Staubblätter auf einem zierlichen Androphor und *Trigonostemon* gewöhnlich nur 3 zu einer Säule verwachsene Staubblätter. Die *Ricinodendrinae* (36, Add. VI, S. 43) haben typisch Sternhaare und sympetale Kronen. Die Blüten von *Givotia* und *Ricinodendron* entsprechen unmittelbar denen von *Jatropha*, und *Ricinodendron Heudelotii* ist auch von Baillon als *Jatropha* beschrieben worden. Die Stellung von *Pausandra* innerhalb der *Ricinodendrinae*, zu denen sie nach den Blütenverhältnissen zu rechnen wäre, ist unsicher. Während sonst die Nervatur der *Ricinodendrinae* fingerförmig ist, bei *Ricinodendron* sogar gefingerte Blätter auftreten, finden sich bei *Pausandra* fiedernervige Blätter mit Malpighiaceenhaaren.

Der zweite Ast des Stammbaumes endet mit den *Galeariinae* (36, Add. VI, S. 42), in deren heterochlamydeischen Blüten die äußeren Staubblätter episepal stehen. Das Indument ist einfach, die Blüten stehen in terminalen Infloreszenzen oder axillären Rispen oder achselständigen Knäueln. Bei *Galearia*, deren Blumenblätter pantoffelförmig sind, stehen die Staubblätter in 2 Quirlen, bei *Syndiophyllum* und *Pogonophora* in einem, und innerhalb der Gattung *Microdesmis* kommen beide Typen vor. Die *Acidocrotoninae* (36, Add. VI, S. 43) sind nur mit Vorbehalt von den *Galeariinae* abzuleiten, die Zahl der Staubblätter ist unbestimmt groß.

Die **Manihoteae** (36, Add. VI, S. 44) umfassen die große Gattung *Manihot*, deren Arten weniger durch den Blütenbau verschieden sind als durch Merkmale der vegetativen Sphäre. Daran wird auch die Entdeckung zahlreicher neuer Arten, die aus Brasilien noch zu erwarten sind, nichts ändern. Die Arten erinnern im Habitus vielfach an *Jatropha* durch ihre gelappten, bisweilen schildförmigen Blätter, aber der Blütenbau ist ganz verschieden. Innerhalb des petaloiden Kelches steht ein diplostemones Andrözeum, dessen äußerer Kreis also episepal fällt, und ein intrastaminaler Diskus. Der wirksame Schauapparat bedingt reichlichen Insektenbesuch, und damit hängt das Auftreten spontan entstandener Bastarde zusammen.

Die **Gelonieae** (Fig. 7; 36, Add. VI, S. 49) stellen apopetal gewordene Formen der *Cluytieae* dar. Ganz analog wie diese gliedern sie sich in 2 Gruppen je nach der Stellung der äußeren Staubblätter. Die erste Gruppe ist eine Parallelreihe der *Codiaeinae* mit epipetalen Staubblättern, die zweite Gruppe ist analog den *Galeariinae* mit episepaler Stellung der äußeren Stamina. Dem ersten Typus gehört die Subtribus der *Chaetocarpinae* (36, Add. VI, S. 49) an. Es sind Holzgewächse mit einfachem Indument, aber doch verschiedenem Blütenbau. Episepale Diskusdrüsen charakterisieren die Gattungen *Chaetocarpus*, *Mettenia*, *Klaineanthus* und *Micrandra*. Ein drüsiger Blütenboden findet sich bei *Cheilosa* und *Elateriospermum*, und

der Diskus fehlt bei *Cunuria* und *Nealchornea*. Die 8—15 Staubblätter sind am Grunde oft verwachsen. Die Subtribus der *Adenoclininae* (36, Add. VI, S. 52) erinnert mit ihren beiden Arten an *Mercurialis* oder *Leidesia*, aber im Blütenbau finden sich Anklänge an die *Claoxyliformes*, die zum Ausdruck kommen in den zwischen den Staubfäden stehenden einzelnen Drüsen und den nach oben spreizenden Theken, aber die Kelchblätter decken imbrikat. Der Anschluß an die *Chaetocarpinae* ist nicht sehr eng.

Der zweite Ast der *Gelonieae* endet mit den *Geloniinae* (36, Add. IV, S. 52), die ein einfaches Indument tragen. Die Staubblätter stehen bisweilen in zwei Kreisen; oft sind in unbestimmter Zahl Staubblätter vorhanden, die äußeren stehen episepal. *Baliospermum* entspricht *Chaetocarpus* durch seinen extrastaminalen Diskus, der bald ringförmig ausgebildet ist, bald aus freien Drüsen besteht. Die Gattung *Gelonium* erinnert durch

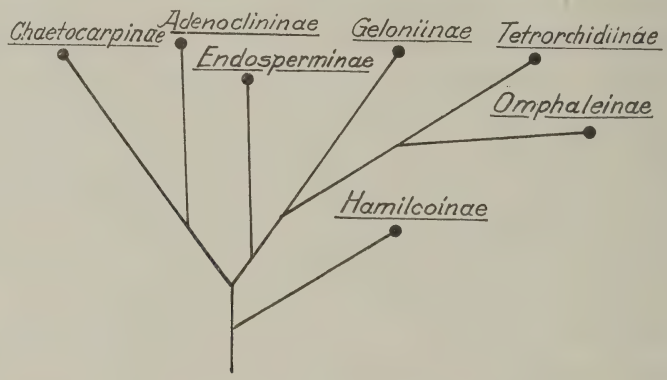


Fig. 7. Die Subtribus der *Gelonieae*.

die zwischen den Staubblättern stehenden Drüsen an *Adenocline*. Es wiederholen sich also hier dieselben Verschiedenheiten wie bei dem chaetokarpinen Zweig.

Von den *Geloniinae* können die *Tetrorchidiinae* (36, Add. VI, S. 53) abgeleitet werden. Die 3 episepalen Staubblätter mit ihren sehr kurzen Filamenten sind deutlich 4-fächerig wie bei *Macaranga*. Die Arten mit dichtblütigen ♂ Ähren wurden früher als *Hasseartia* bezeichnet. Die Haare sind einfach oder Malpighiaceentrichome. An die *Tetrorchidiinae* schließen sich die *Omphaleinae* (36, Add. VI, S. 53) an. Die Infloreszenzen sind locker rispig, die Staubbeutel aber nur 2-fächerig. Bei *Neomphalea* kommt im Gegensatz zu *Omphalea* ein röhriger Diskus zur Entwicklung, der die Filamentsäule einschließt. Weiter ab stehen die *Endosperminae* (36, Add. VI, S. 53). Sie besitzen Sternhaare; die 6—10 Staubblätter sind zu einer Säule verwachsen. Auffallenderweise ist der Fruchtknoten 2—6-fächerig. Durch die großen, oft schildförmigen Blätter erinnert *Endospermum* habituell an *Macaranga*. Schon 1741 ist *E. moluccanum* unter

dem Namen »Arbor regis« von Rumphius als Ameisenpflanze beschrieben worden, und Beccari hat bei *E. formicarum* aus Borneo gleichfalls hohle Internodien gefunden, die von Ameisen bewohnt werden. Noch isolierter stehen die *Hamilcoinae* (36, Add. VI, S. 53) mit der monotypischen *Hamilcoa*, ein kletternder Strauch. Innerhalb des 5-blättrigen Kelches stehen 20 bis 30 Staubblätter mit etwas unsicherer Orientierung, teils episepal, teils alternisepal. Fruchtknotenrudiment und Diskus fehlen. In der ♀ Blüte umschließen 5—6 Kelchblätter den 3-fächerigen Fruchtknoten.

**Hippomaneae** (Fig. 8; 36, Add. VI, S. 54). Hier treten niemals Sternhaare auf. Für die meisten Sippen sind ungegliederte Milchröhren charakteristisch, ebenso extranuptiale Nektarien an der Spitze des Blattstiels und an den Brakteen. Immer fehlt ein Fruchtknotenrudiment und ebenso ein Diskus. Den *Gelonieae*, von denen die *Hippomaneae* sich ableiten, steht

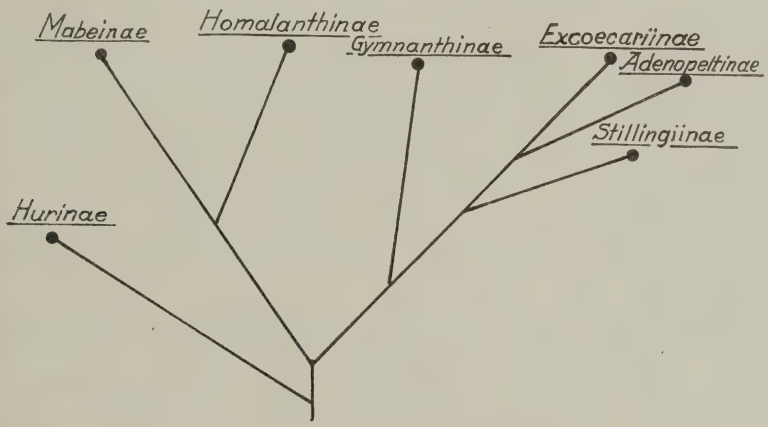


Fig. 8. Die Subtribus der *Hippomaneae*.

am nächsten die Subtribus der *Mabeinae* (36, Add. VI, S. 55) mit einer relativ geringen Reduktion im Andrözeum. Innerhalb des 3—5-lappigen Kelches stehen meist zahlreiche, selten nur wenige Staubblätter. Einen gleichen Ursprung nehmen die *Homalanthinae* (36, Add. VI, S. 56) gleichfalls mit unbestimmter Staubblattzahl. Der ♂ Kelch ist hier auffallend zusammengedrückt, besteht bei *Homalanthus* aus 1 bis 2 ziemlich breiten Kelchblättern, ebenso bei *Pimeleodendron*, wo die Drüsen an den Brakteen fehlen. *Plagiostyles* hat einen 3—8-lappigen Kelch.

Im Gegensatz zu diesen beiden Gruppen steht die Mehrzahl der *Hippomaneae* mit gewöhnlich 1—3 Staubblättern. Als Typus können die *Excoecariinae* (36, Add. VI, S. 59) dienen mit 3—5 freien, noch deutlich ausgegliederten Kelchblättern. Nur wenig weichen von ihnen die *Stillingiinae* (36, Add. VI, S. 59) ab, bei denen der Kelch verwachsenblättrig wird. Mehrere untereinander recht nahe verwandte Genera (*Sapium*, *Maprounea*) bilden diese Gruppe. Bei *Stillingia* bleibt nach dem Abfall

der Samen die Basis der Fruchtschale als dreistrahliges, holziges Gebilde stehen. *Hippomane* ist durch den 6—9-fächerigen Fruchtknoten ausgezeichnet, und *Grimmeodendron*, *Bonania*, *Hypocoton* entbehren der Drüsen an den Brakteen. Etwas entfernter vom *Excoecaria*-Stamm stehen die *Gymnanthinae* (36, Add. VI, S. 58). Das Andrözeum ist nicht immer so stark reduziert, indem bei *Actinostemon* noch 2—17 Staubblätter auftreten, während *Gymnanthes* und *Sebastiania* sich in dieser Beziehung dem Typus mehr nähern. Dafür zeigt die Blütenhülle eine starke Rückbildung; *Gymnanthes* trägt oft nackte Blüten. Innerhalb der *Gymnanthinae* sind die Zahlenverhältnisse eben noch nicht ganz fixiert. Es gibt *Actinostemon*-Arten, bei denen in einer Infloreszenz die Zahl der Kelch- und Staubblätter schwankt. *Actinostemon concepcionis* z. B. trägt in der Achsel einer Braktee 3 Blüten; davon entspricht die mittlere der Formel K 1—3 A 2—12, die seitlichen sind nackt und besitzen 3—6 Staubblätter. Die Gattungen der *Gymnanthinae* — und man könnte sagen, der *Hippomaneae* überhaupt — stehen einander sehr nahe und sind zum Teil schwer gegeneinander abzugrenzen, daher auch die verwickelte Nomenklatur innerhalb der Tribus. Einzelne Gattungen können sogar polyphyletisch sein (33, S. 90), wie z. B. *Sebastiania*, von der einzelne Sektionen vielleicht von *Actinostemon*, andere von *Stillingia* abstammen. Praktisch wird eine Spaltung von *Sebastiania* in mehrere kleinere Gattungen, was natürlich eigentlich zu fordern wäre, schwer möglich sein, da der Blütenbau außerordentlich einfach ist.

Etwas größere Schwierigkeiten bereiten die noch übrig bleibenden Subtribus. Die *Hurinae* (36, Add. VI, S. 61) besitzen Brakteen, die am ganzen Rande der Infloreszenzachse angewachsen sind, später unregelmäßig zerreißen oder eine schildförmige Gestalt annehmen. Die vielgestaltige Ausbildung der Blüten legt den Gedanken nahe, daß man es mit einer phylogenetisch alten Gruppe zu tun hat, von der nur Reste einer früher reicheren Entwicklung sich erhalten haben. *Hura* trägt innerhalb eines becherförmigen, am Rande gezähnten Kelches zahlreiche Staubblätter, die zu einer Säule verwachsen sind. Der ♀ Kelch ist ähnlich gestaltet. Der 3—20-fächerige Fruchtknoten trägt auf einem starren Griffel eine schildförmige Narbe. *Tetraplandra* und *Algernonia* entwickeln ♂ Blüten von der Formel K 3—5 A 1—3, und bei *Ophthalmoblapton* steht innerhalb des becherförmigen Kelches nur ein einziges Staubblatt, und die Griffel sind zu einer keuligen, an der Spitze 3-lappigen Säule verwachsen.

In der Subtribus der *Adenopeltinae* (36, Add. IV, S. 61) erfährt die Blütenhülle eine starke Reduktion. Der ♂ Kelch fehlt ganz oder ist nur in einem einzigen Blatt entwickelt, und auch der ♀ Kelch zeigt keine nennenswerte stärkere Ausbildung. Die Frucht von *Adenopeltis* erinnert an *Stillingia*. Die *Adenopeltinae* zeigen Beziehungen zu den *Stillingiinae* und *Excoecariinae*, sind vielleicht polyphyletisch und die wenigen hierher

gehörenden Gattungen auf die genannten Verwandtschaftskreise zu verteilen.

Die **Euphorbieae** (36, Add. VI, S. 62) erhalten ihren Hauptcharakter durch die Cyathien. In den letzten Jahrzehnten ist eine große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung dieser Partialblütenstände bekannt geworden. Die Phylogenie der *Euphorbieen* hängt davon ab, wie man die Gattung *Diplocyathium* bewertet. H. Schmidt (44) hat auf *Euphorbia capitulata* aus den Gebirgen der Balkanhalbinsel diese neue Gattung begründet. Um eine terminale nackte ♀ Blüte stehen nach unseren Untersuchungen drei Kreise von Involukralblättern. Der äußere besteht aus 8 miteinander verwachsenen kelchartigen Blättern und drüsigen Anhängseln zwischen ihnen, die beiden inneren sind freiblättrig, und die Blätter des mittleren besitzen zum Teil auf der Mitte der Unterseite Drüsen, während der innere drüsenlos ist. Nur die beiden äußeren Kreise tragen Wickel monandrischer nackter Blüten mit mehr oder weniger entwickelten Tragblättern für die Einzelblüten; der innere Kreis ist steril. Es ist fraglich, wie der Bau dieser Cyathien morphologisch aufzufassen ist. Man könnte ihn als eine Art Durchwachsung ansehen. In der Tat hat Roeper (39) an *Euphorbia palustris* und Weber an »*E. pusilla*« Presl abnorme Bildungen von ähnlichem Bau beschrieben. Man könnte diese Fälle natürlich als Rückschlagsbildungen auffassen. Da bei *E. capitulata* dieses Verhalten als konstant erwiesen ist, kann die Gattung *Diplocyathium* wenigstens zunächst aufrecht erhalten werden. Bei dieser Auffassung würde *Diplocyathium* eine primäre Stufe der *Euphorbieae* einnehmen. Der Partialblütenstand ist ein Pleiochasium mit einer terminalen ♀ Blüte und zwei Etagen darunter stehender Wickel von ♂ Blüten. Dieser Bau erinnert an die Blütenstände von *Jatropha*, wo die terminale Blüte auch ♀ ist und um sie herum in pleiochasialer Anordnung ♂ Blüten stehen und die Pleiochasialzweige in Wickel auslaufen.

Alle anderen Gattungen der *Euphorbieae* haben viel einfacher gebaute Cyathien. Nur ein Kreis von Involukralblättern wird um die ♀ Blüte entwickelt, und aus ihren Achseln entspringen die Wickel ♂ Blüten. Eine Annäherung an *Diplocyathium* zeigen gelegentlich auftretende Rückschlagsbildungen, die oben erwähnt wurden. Relativ ursprünglich sind die Gattungen *Dichostema* und *Anthostema*. Beide besitzen in ♂ und ♀ Blüten einen wohl entwickelten Kelch. Die Cyathien von *Dichostema* sind regelmäßig, die von *Anthostema* (25, S. 103, f. 68) unregelmäßig, erstere meist eingeschlechtlich.

Die übrigen Gattungen der *Euphorbieae* haben an der Gliederungsstelle des vermeintlichen Filaments keinen Kelch, und auch die ♀ Blüten sind gewöhnlich nackt. Wiederum sind die Fälle, wo bei *Euphorbien* rudimentäre ♂ und ♀ Kelche auftreten, als Rückschlagsbildungen zu deuten. Als typische Gattung dieser Entwicklungsreihe ist die große, außerordentlich vielgestaltige *Euphorbia* (25, S. 103, f. 68) anzusehen. Von ihr

ist generisch kaum verschieden *Elaeophorbia* durch die fleischigen Früchte. *Calycopeplus*, ein australischer Monotypus, hat normalerweise einen ♀ Kelch, während die ♂ Blüten nackt sind. Auch sind die äußeren Tragblätter der ♂ Blüten breit. So entfernt sich diese Gattung von *Euphorbia* etwas mehr als *Elaeophorbia*.

Die drüsigen Anhängsel zwischen den Involukralblättern von *Euphorbia* zeigen in ihrem Bau eine außerordentlich weitgehende Variabilität. Für einige Gattungen ist die Art ihrer Verwachsung von systematischem Wert. Bei *Synadenium* sind sie zu einem Ring, der außerhalb der Involukralblätter liegt, verwachsen. Das Cyathium ist regelmäßig, oft eingeschlechtlich. Stark unregelmäßig ist es dagegen bei *Monadenium* (25, S. 457, f. 458), wo der Drüsenring zu einem ansehnlichen flaschenförmigen Gebilde

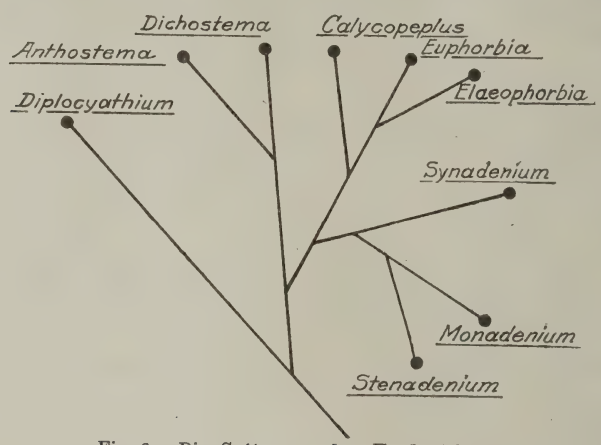


Fig. 9. Die Gattungen der *Euphorbieae*.

ausgewachsen und an einer Stelle tief aufgeschlitzt ist. Hier hängt die ♀ Blüte auf einem gebogenen Stiel aus dem Cyathium heraus. Innerhalb der Flasche liegt das Involukrum. Wenig davon verschieden ist *Stenadenium*. Hier ist das der Flasche von *Monadenium* entsprechende Anhängsel eine verlängerte, aber schmale Drüse. Am meisten verändert ist das Cyathium von *Pedilanthus*. Das Involukrum ist 2-lippig geworden und besteht aus einer größeren 2-blättrigen vornstehenden Lippe und einer bedeutend kleineren, 3-blättrigen, hintenstehenden, die von den Rändern der vorderen fast eingeschlossen wird. Diese Ränder wachsen nach hinten zu einer spornartigen Blütentasche aus, die an der inneren Oberfläche die 4 Drüsen trägt.

So bieten die *Euphorbiaceae* ein typisches Beispiel dafür, daß unter weitgehender Rückbildung der Einzelblüte der Blütenstand, rein biologisch genommen, zu einer Blüte wird, die an Tierbestäubung angepaßt ist. Die meisten *Euphorbieae* sind entomophil, wobei die Schauapparate, zugleich aber auch die Nektarien von den Drüsen gebildet werden. Ganz neuer-

dings hat Porsch (41) in *Euphorbia pulcherrima* und *E. punicea* einen ornithophilen Typus erkannt, und für die Gattung *Pedilanthus* wird man mit größter Wahrscheinlichkeit eine Bestäubung durch Vögel annehmen müssen.

## 4. Konvergenzerscheinungen.

In einer so großen, arten- und gattungsreichen Familie wie die *Euphorbiaceen*, die so starke Reduktionserscheinungen zeigt, daß vielfach ein sehr einfacher Blütenbau sich ergibt, muß eine gewisse äußere Ähnlichkeit in der Struktur hervortreten. Es wurde schon wiederholt darauf hingewiesen. Aber auch in der vegetativen Sphäre findet sich nicht selten eine große Übereinstimmung; es kommt zur Ausbildung von Konvergenzerscheinungen, die innerhalb verschiedener Verwandtschaftskreise ganz ähnliche Bilder hervorrufen. Es sollen nun Beispiele für solche Konvergenzerscheinungen angeführt werden, nur mit Nennung der Gattungen. Zwischen den Gattungen, die verschiedenen Subtribus angehören, steht ein Gedankenstrich.

Malpighiaceenhaare finden sich bei: *Ditaxis*, *Argithamnia*, *Chiropetalum* — *Pausandra* — *Tetrorchidium*.

Sternhaare sind sehr verbreitet, wie bereits angeführt. Echte Schuppenhaare wurden beobachtet bei: *Hieronyma* — *Uapaca* — *Croton* — *Pseudocroton*, *Cyrtogonone*, *Crotonogyne* — *Leucocroton*, *Cordemoya* — *Homonoia* — *Pera* — *Ostodes*.

Gestielte Drüsenhaare sind ziemlich verbreitet; viel seltener sind sitzende Scheibendrüsen, die namentlich auf der Blattunterseite auftreten und diese weiß, gelb, rot oder braun punktiert erscheinen lassen. Dies ist der Fall bei: *Hymenocardia* — *Trewia*, *Mallotus*, *Coccoceras*, *Macaranga* — *Acalypha*.

Brennhaare charakterisieren die Mehrzahl der *Plukenetiinae* (*Acidoton*, *Cnesmone*, *Pachystylidium*, *Platygyne*, *Tragia*, *Tragiella*). Sie finden sich aber auch bei *Dalechampia* und *Cnidoscolus*.

Kletternd wachsen: *Bridelia* — *Manniophyton* — *Acalypha* — *Manihot* — *Hamilcoa* — *Omphalea*, *Neomphalea* — *Mabea*. Bei der Mehrzahl der *Plukenetiinae* wird das Klettern durch windende Stengel erreicht, und dieselbe Erscheinung kehrt bei den *Dalechampieae* wieder.

Eine Anzahl von Urwaldbewohnern entwickelt an den Zweigenden große, kurzgestielte, schmal spatelförmige Blätter in dichter, fast rosettenartiger Anordnung: *Crotonogyne* — *Crotonogynopsis*, *Chondrostylis* — *Wetriaria*, *Pycnocoma* — *Trigonostemon*.

Urticaceenhabitus: *Acalypha* — *Tragia*.

Unterirdische Knollen: *Jatropha* — *Manihot* — *Sebastiania* — *Euphorbia*.

Ein ericoider Habitus findet sich fast durchgehend bei *Stenolobeen*, aber auch bei *Croton* — *Bernardia* — *Cluytia* — *Sebastiana*. Spartium-

ähnliche Wuchsformen: *Amperea* — *Phyllanthus* — *Bernardia* — *Euphorbia*, *Calycopeplus*.

Stammsukkulenten mit wohl entwickelten Blättern: *Jatropha* — *Stillingia*. In außerordentlich großer Mannigfaltigkeit aber treten sie bei den *Euphorbieen* Afrikas auf. Die Blattbildung ist dabei stark reduziert und Dornbildung sehr häufig. Auffallenderweise treten sukkulente *Euphorbieae* im tropischen Asien sparsam und im tropischen Amerika äußerst selten auf.

Zweigdornen: *Securinega* — *Philyra* — *Adelia* — *Acalypha* — *Sebastiania*.

Trotz der bei weitem vorherrschenden spiraligen Blattstellung gibt es in der Familie doch immerhin zahlreiche Fälle mit dekussierter oder quirliger Anordnung der Blätter: *Toxicodendron*, *Androstachys* — *Longetia*, *Dissiliaria*, *Mischodon* — *Oldfieldia* — *Eremocarpus* — *Blumeodendron*, *Trewia*, *Mallotus*, *Coccoceras*, *Adriana*, *Neotrewia*, *Deuteromallotus* *Mercurialis* — *Pera* — *Baloghia*, *Erismanthus* — *Moultonianthus*, *Syndiophyllum* — *Adenocline* — *Tetrorchidium* — *Sebastiania* — *Excoecaria* — *Stillingia* — *Colliguaya* — *Euphorbia* — *Monotaxis*, *Beyeria*.

Dornig gezähnte Blätter, verbunden mit dicklederartiger Konsistenz, bei: *Drypetes* — *Caelebogyne* — *Pachystroma* — *Gelonium*.

Tiefgelappte Blattspreiten: *Croton* — *Manniophyton*, *Aleurites* — *Mallotus*, *Adriana*, *Macaranga* — *Tragia* — *Ricinus* — *Dalechampia* — *Jatropha*, *Cnidoscolus* — *Givotia* — *Manihot* — *Blachia* — *Dalembertia*.

Neben tief gelappten Spreiten finden sich nicht selten an denselben Zweigen ungeteilte Blätter, und ebenso ist die Grenze zwischen tief gelappten und in einzelne Blättchen aufgelösten Formen schwankend. Zusammengesetzte Blätter: *Piranhea*, *Aristogeitonia*, *Paivaeusa*, *Oldfieldia* — *Bischoffia* — *Joannesia*, *Annesijoa*, *Hevea* — *Dalechampia* — *Ricinodendron* — *Manihot*.

Schildförmig angeheftete Blätter haben: *Sumbavia* — *Mallotus*, *Macaranga* — *Cnesmone* — *Ricinus* — *Manihot* — *Endospermum* — *Homalanthus*.

Ausnahmsweise erreichen die Nebenblätter eine ansehnliche Größe: *Hieronyma*, *Aporosa*, *Antidesma* — *Drypetes* — *Veconcibea*, *Conceveiba*, *Neoboutonia*, *Macaranga* — *Ricinodendron* — *Manihot*.

Stipulardornen: *Phyllanthus* — *Erythrococca* — *Jatropha* — *Acidocroton* — *Euphorbieae*.

Stipellen am Grunde der Blattspreite sind bei den *Euphorbiaceen* nicht selten, so bei: *Croton* — *Discocleidion*, *Alchornea*, *Aparisthmium* — *Acalypha* — *Dalechampia*. In den meisten Fällen sind sie zu drüsigen

Anhängseln umgewandelt, die an der Spitze des Blattstiels gewöhnlich in der Zweizahl stehen. Besonders häufig sind sie bei den *Hippomaneen*, und bei der Gattung *Sapium* können sie zur Unterscheidung der Arten mit herangezogen werden.

Blütenstände. Die häufigste Anordnung der Blüten entspricht zwei Typen; entweder erscheinen blattachselständige Knäuel oder Büschel oder axilläre bzw. terminale Ähren oder Trauben, wobei in der Achsel einer Braktee eine oder mehrere Blüten stehen. Von diesem Verhalten gibt es nicht allzuviele Ausnahmen. Auffallend dichtblütig mit wenigstens in der Jugend dachziegelartig übereinander greifenden Brakteen sind oft die ♂ Ähren bei *Aporosa*, *Hymenocardia*, *Antidesma*, *Cometia* — *Alchornea* — *Acalypha* — *Excoecaria*, *Spirostachys*. Köpfchenförmige Infloreszenzen finden sich bei *Uapaca* — *Cephalocrotonopsis*, *Cephalomappa*, *Cephalocroton*, *Adenochlaena* — *Maprounea*. Noch auffallender sind die großen, oft sehr lockeren Rispen von *Spondianthus* — *Bischoffia* — *Grossera*, *Cyrtogonone*, *Aleurites* — *Joannesia* — *Chondrostylis*, *Discoglypremna*, *Neoboutonia*, *Conceveiba*, *Alchornea* — *Acalypha* § *Linostachys* — *Ostodes* — *Jatropha*, *Mildbraedia* — *Ricinodendron* — *Manihot* — *Klaineanthus*, *Micrandra* — *Neoscortechinia* — *Omphalea*, *Neomphalea*. Anklänge an Cauliflorie insofern, als die Infloreszenzen an älteren Zweigen entspringen, können bereits bei *Hymenocardia* — *Alchornea*, bei manchen *Hippomaneae* beobachtet werden; typisch ausgesprochen tritt diese Erscheinung nur bei den *Phyllantheae* auf, nämlich bei *Maesobotrya*, *Baccaurea*, *Drypetes*.

Kelch. Verwachsung der Sepalen am Grunde der Blüte ist nicht selten, aber die Vereinigung steigert sich soweit, daß bisweilen Röhren entstehen mit schwach gelapptem Saum oder unregelmäßig flaschenförmige Gebilde, die einseitig aufreißen. Das kann beobachtet werden bei *Annesijoa*, *Hevea* — *Mallotus*, *Trewia*, *Neotrewia*, *Dysopsis*, *Macaranga* — *Pachystroma* — *Cnidoscolus*. Eine auffallend kreiselförmige Gestalt nimmt der Kelch mancher *Phyllantheae* an (*Breynia*, *Sauropus*), und dieselbe Form tritt noch einmal bei *Cnesmone* aus der Subtribus der *Cluytiinae* auf. Nach der Blütezeit vergrößert sich der ♀ Kelch bei *Ditaxis* — *Tragia* — *Lasiococca* — *Dalechampia* — *Epiprinus* — *Dimorphocalyx*, *Erismanthus*, *Strophioblachia*, *Blachia*, *Sagotia*. Sehr merkwürdig sind die fiederschnittigen oder gefiederten ♀ Kelchblätter, die überdies nach der Blütezeit sich oft stark vergrößern und erhärten, bei *Julocroton* — *Adenochlaena*, *Cephalocroton* — *Tragiella*, *Tragia* — *Dalechampia*.

Sympetalie: *Manniophyton*, *Crotonogyne* — *Ostodes* — *Givotia*, *Ricinodendron*, *Pausandra*.

Andrözeum. Wenn die Zahl der Staubblätter groß ist, tritt häufig eine Verwachsung der Filamente am Grunde ein. So entstehen bei *Andro-*

*stachys* — *Ricinocarpus*, *Stachystemon* recht ansehnliche Säulen, aus denen die freien Teile der Filamente sich allmählich loslösen. Auch bei geringerer Zahl der Staubblätter tritt Verwachsung der Filamente oder eine Ausgliederung eines Androphors ein. Man kennt Gattungen, welche die Staubblätter in 2 oder mehr Kreisen angeordnet tragen und deren Filamente verwachsen sind. Dies läßt sich beobachten bei *Astrocasia* — *Caperonia*, *Philyra*, *Ditaxis* — *Joannesia*, *Annesijoa*, *Hevea* — *Jatropha*, *Cnidoscolus*, *Tritaxis* — *Trigonopleura* — *Mettenia* — *Endospermum* — *Hura*. Selbst bei haplostemonen Andrözeen tritt eine Vereinigung der Staubfäden ein, wobei die Antheren der Säule ansitzen oder doch nur kurze freie Filamentstücke haben. Man wird diese Bildungen wohl mit Recht als Verwachsungen der Staubfäden auffassen müssen: *Phyllanthus*, *Breynia*, *Agyneia*, *Sauropus* — *Glochidion* — *Pachystroma* — *Pera* — *Tetraplandra*. Andere Gattungen haben offenbar ein deutliches Androphor, das an seiner Spitze die 5 radienartig strahlenden Staubblätter und in ihrer Mitte häufig ein Fruchtknotenrudiment trägt: *Wielandia* — *Cluytiandra* — *Discocarpus* — *Bridelia*, *Cleistanthus* — *Chiropetalum*, *Aonikena* — *Cluytia*, *Trigonostemon*.

Vierfächerige Antheren, die in den typischen Fällen dem Filament schildförmig aufsitzen, finden sich bei *Discocleidion*, *Bernardia*, *Cleidion*, *Macaranga* — *Tetrorchidium* — *Endospermum* — *Poranthera*.

Gynözeum. Wegen der herrschenden Dreizahl der Fruchtblätter hat die Familie bekanntlich auch den Namen *Tricoccae* erhalten. Doch finden sich vielfach Ausnahmen. Bis 20-fächerig ist der Fruchtknoten von *Hura*, und bei den *Plukenetiinae* werden gar nicht selten normal 4 Fruchtblätter ausgegliedert. Einfächerige Ovarien sind selten; sie kommen vor bei *Antidesma*, *Cometia* — *Drypetes*, sämtlich *Phylantheen*, auch bei *Crotonopsis* aus § *Crotoneae* und *Macaranga* aus § *Mercurialinae*. Dies darf nicht mit solchen Fällen verwechselt werden, in denen der Fruchtknoten mehrfächerig angelegt, aber in der späteren Entwicklung einfächerig wird.

Die Griffel sind bisweilen am Grunde oder höher hinauf verwachsen (*Tragia* — *Maprounea* u. a.). Aber hier und da ergeben sich durch Verwachsung einfache Säulen oder fast ungelappte Griffelkörper, so bei der Mehrzahl der *Plukenetiinae*, ferner bei *Dalechampia* und *Ophthalmoblapton*.

Fruchtbildung. An der Oberfläche stachlige oder warzige Kapseln: *Mallotus*, *Deuteromallotus*, *Macaranga* — *Acalypha* — *Ricinus* — *Angostylis*, *Haematostemon* — *Chaetocarpus*, *Mettenia*. Kantig geflügelte oder gehörnte Früchte finden sich bei *Pycnocoma*, *Cordemoya* — *Eleutherostigma*, *Angostylidium*, *Plukenetia*, *Apodandra*, *Pterococcus*, *Tragia* — *Actinostemon*, *Sebastiania* — *Sapium*. Echt geflügelte Früchte von ulmenähnlichem oder ahornartigem Aussehen trägt nur *Hymenocardia*.

## 5. Entwicklungsgeschichte der Familie.

### a. Das Areal.

Die *Euphorbiaceen* erreichen ihre Entwicklung in den Tropen, deren Grenze nord- und südwärts nur wenig überschritten wird. In allen extratropischen Gebieten bis an die Polargrenzen treten aber krautige *Euphorbia*-Arten auf. In Europa, nördlich der großen Faltengebirge, ist die Familie, abgesehen von *Euphorbia*, nur andeutungsweise vertreten. *Mercurialis perennis*, die über die Polargrenze der Laubwälder nordwärts kaum hinausgeht, steht der ostasiatischen *M. leiocarpa* sehr nahe. Als zeitiger Frühjahrsblüher hat die Art vielleicht in südlicheren Breiten Osteuropas die Eiszeit überdauert und in postglazialer Zeit ihr heutiges Areal erobert.

Im altaischen Sibirien dringen zentralasiatische Steppenbewohner (*Chrozophora sabulosa*) nordwärts, und in Nordchina nördlich des Tsiningschan finden sich die letzten Ausläufer der zentralasiatischen Euphorbiaceenflora, strauchige *Andrachne*, die strauchige *Securinega ramiflora* und der kleine *Phyllanthus simplex*. Auch die *Speranskia*-Arten gehören dem zentralasiatischen Typus an.

Im Mittelmeergebiet liegt die Entwicklung niederliegender, höchstens halbstrauchiger *Andrachne*, von *Chrozophora* und von *Mercurialis* aus der Verwandtschaft von *M. tomentosa* und *M. annua*. *Securinega buxifolia*, die die wärmsten Teile Spaniens bewohnt, aber auch dem mediterranen Nordafrika nicht fehlt, ist zweifellos ein altes tertiäres Relikt mit tropischer Verwandtschaft. Das Vorkommen sukkulenter *Euphorbien* in Marokko bedeutet gleichfalls einen stark tropischen Einschlag.

In Zentralchina ist der Reichtum an *Euphorbiaceen* ein viel größerer als im Mittelmeergebiet. Die geringe Vereisung der Glazialzeit hat thermophile Reste des Tertiärs in weit schwächerem Umfange vernichtet. Hier liegt ein Entwicklungsgebiet strauchiger *Andrachne*-Arten aus der Sektion *Arachne*, deren Areal im Kaukasus beginnt, bis Nordchina reicht und südostwärts bis Timur und Nordaustralien. In Zentralchina liegen die letzten Ausläufer tropischer Verwandtschaft aus den Gattungen *Sauropus*, *Agyneia*, *Glochidion*, *Flüggea*, *Breynia*, *Antidesma*, *Microdesmis*, *Aleurites*, *Croton*, *Acalypha*, *Alchornea*, *Mallotus*, *Sapium*. Gegenüber dieser ansehnlichen Zahl von *Euphorbiaceen* ist die Inselwelt Japans auffallend arm. Die Verbindung mit dem Festlande war frühzeitig zerstört, und die Besiedlung konnte daher doch nur vorzugsweise über die Fokien-Kiusiubrücke erfolgen. Das muß man annehmen für die wenigen Arten von *Phyllanthus* und *Glochidion* in Japan, für *Mallotus japonicus*, *Acalypha australis* und *Sapium japonicum*. Nur *Securinega japonica* und *Mercurialis leiocarpa* könnten auch von Norden her eingewandert sein. Im extratropischen Nordamerika reichen die *Euphorbiaceen* nicht an die Polargrenze des Laub-

waldes heran. Das pazifische Nordamerika ist mit seinen 6 *Acalypha*- und 5 *Tragia*-Arten ärmer als der atlantische Bezirk. Hier gesellen sich zu *Acalypha virginica* und *caroliniana* noch 4 *Tragia*-Arten, *Sebastiania ligustrina* und einige Spezies von *Stillingia*. Erst unter der geographischen Breite von Texas zeigen sich auch tropische Anklänge in dem Auftreten der Gattungen *Phyllanthus*, *Savia*, *Croton*, *Ditaxis*, *Bernardia*, *Adelia*, *Cnidoscolus*. Besondere Beachtung aber verdient das Vorkommen der endemischen Genera *Reverchonia*, *Eremocarpus* und *Crotonopsis*. So treten diese wärmeren Gebiete Nordamerikas in Parallele zu den zentralchinesischen Floren. Sie bilden einen Übergang zu der Vegetation tropischer Länder. Nur ist der Reichtum in Amerika ein viel geringerer.

Die südliche Grenze der Tropen wird in Afrika erheblich überschritten. Südafrika zeigt eine reiche Entwicklung mit hohem Endemismus, und selbst im südwestlichen Kaplande liegt z. B. ein Entwicklungszentrum für manche Gruppen von *Cluytia*. In Südamerika sind Chile, Paraguay und das südliche Brasilien noch ziemlich reich, aber bald verarmt die Euphorbiaceenflora südwärts, und in Patagonien bleiben schließlich noch übrig neben wenigen *Euphorbia*-Arten die letzten Ausläufer von *Dysopsis glechomaefolia* und *Colliguaya integerrima*. Als endemische Formen aber verdienen Beachtung *Stillingia patagonica* und *Aonikena patagonica*.

Gegenüber zahlreichen *Euphorbiaceen* in Australien ist Neu-Seeland wieder äußerst arm. Von hier wird, außer einigen *Euphorbien* nur *Homalanthus polyandrus* genannt. Innerhalb des Tropengürtels sind die einzelnen Verwandtschaftskreise verschieden verteilt. Es lassen sich vier größere Gebiete unterscheiden, die durch die Eigenart der Euphorbiaceenflora gekennzeichnet werden, nämlich das tropische Afrika, das indische Gebiet, das Monsungebiet, das tropische Amerika. Die Verteilung der einzelnen Tribus und Subtribus auf diese Gebiete ergibt sich aus nebenstehender Tabelle.

Von vornherein wird man annehmen dürfen, daß die weit verbreiteten Verwandtschaftskreise, die ein gemeinsamer Besitz der Paläo- und Neotropen sind, als phylogenetisch alt aufzufassen sind. Aber auch für die Mehrzahl der lokalisierten Subtribus wird man auf Grund morphologischer Gesichtspunkte das Gleiche annehmen dürfen. Als jüngere Bildungen kämen in Betracht die *Pseudolachnostylidinae*, die sich von den *Wielandiinae* ableiten, die *Petalostigmatinae*, die dem *Drypetes*-Ast angehören, die *Uapacinae*, die als selbständige Gruppe den *Antidesminae* nahe stehen, und die *Adenopeltinae*. die zwischen den *Excoecariinae* und *Stillingiinae* stehen.

Bezüglich der Verbreitung der einzelnen Verwandtschaftskreise läßt sich Folgendes feststellen.

Antidesminae (S. 139). Amerika ist auffallend arm. Bis ins andine Gebiet wachsen recht zerstreut *Richeria*, *Aporosella* und *Hieronyma*. Nur die letzte Gattung ist etwas artenreicher. Die Hauptentwicklung liegt in den

| | Afrika | Indisches Gebiet | Monsun-Gebiet | Tropisches Amerika | | Afrika | Indisches Gebiet | Monsun-Gebiet | Tropisches Amerika |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Antidesminae* | + | + | + | + | *Ricininae* | + | + | + | |
| *Andrachninae* | + | + | + | + | *Pachystromateae* | | | | + |
| *Phyllanthinae* | + | + | + | + | *Dalechampieae* | + | + | + | + |
| *Wielandiinae* | + | | | + | *Pereae* | | | | + |
| *Amanoinae* | + | + | + | + | *Codiaeinae* | | + | + | + |
| *Discocarpinae* | + | | | + | *Jatrophinae* | + | + | + | + |
| *Pseudolachnostylidinae* | + | | | | *Cluytiinae* | + | + | + | |
| *Sauropodinae* | | + | + | | *Ricinodendrinae* | + | + | | + |
| *Drypetinae* | + | + | + | + | *Galeariinae* | + | | + | + |
| *Petalostigmatinae* | | | + | | *Acidocrotoninae* | | | | + |
| *Toxicodendrinae* | + | | | | *Manihoteae* | | | | + |
| *Dissiliariinae* | | + | + | | *Chaetocarpinae* | + | + | + | + |
| *Paivaeusinae* | + | | | + | *Adenoclininae* | + | | | |
| *Uapacinae* | + | | | | *Geloniinae* | + | + | + | |
| *Glochidiinae* | | + | + | | *Hamilcoinae* | + | | | |
| *Bischoffiinae* | | + | + | | *Endosperminae* | | | + | |
| *Bridelieae* | + | + | + | | *Tetrorchidiinae* | + | | | + |
| *Crotoneae* | + | + | + | + | *Omphaleinae* | | | + | + |
| *Chrozophor. Regulares* | + | + | + | + | *Mabeinae* | | | | + |
| *Chrozophor. Irregulares* | + | + | + | | *Homalanthinae* | + | | + | |
| *Garciinae* | | | | + | *Gymnanthinae* | + | + | + | + |
| *Joannesieae* | | | + | + | *Excoecariinae* | + | + | + | |
| *Mercurialinae* | + | + | + | + | *Stillingiinae* | + | + | + | + |
| *Acalyphinae* | + | + | + | + | *Adenopeltinae* | | | | + |
| *Plukenetiinae* | + | + | + | + | *Hurinae* | | | | + |
| *Epiprininae* | | | + | | *Euphorbieae* | + | + | + | + |

Paläotropen, und hier treten zwei Gebiete durch den Reichtum an Arten besonders hervor, einmal der westafrikanische Urwaldbezirk mit artenreicher Entwicklung von *Thecacoris* und *Maesobotrya* und den typenarmen Gattungen *Spondianthus*, *Protomegabaria*, *Apodiscus* und *Martretia*. Auch *Hymenocardia* besitzt mehr Arten in Westafrika als im Osten, und das Gleiche gilt für *Cyathogyne*. Ein zweites Entwicklungszentrum liegt im Monsungebiet. Hier treten zwar wenige Gattungen, dafür ein ungewöhnlicher Artenreichtum auf, wie ihn die Genera *Aporosa*, *Baccaurea* und *Antidesma* zeigen. Namentlich sind Hinterindien, Sumatra, Borneo, nicht aber Java, ferner die Philippinen und Neu-Guinea artenreich. Es hat hier offenbar in rezenter Zeit eine Neubildung von Arten energisch eingesetzt. Neben den genannten Gattungen sind *Dicoelia*, *Richeriella* und *Lasiochlamys* artenarm. Die letzten Ausläufer dieses Entwicklungszentrums liegen auf Tahiti, den Fidschi- und Sandwich-Inseln.

Relativ arm ist Madagaskar mit einer *Thecacosis* und einigen *Antidesma*-Arten; doch tritt hier die endemische, mit *Antidesma* verwandte Gattung *Cometia* auf. Der Zusammenhang Afrikas mit dem Monsungebiet

wird durch den gemeinsamen Besitz von *Antidesma* und *Hymenocardia* erwiesen. Freilich tritt letztere Gattung nur mit einer Art hier auf. Enger sind das indische und das Monsungebiet miteinander verbunden durch das Vorkommen von *Aporosa* und *Baccaurea*. Die amerikanischen Genera sind nicht unmittelbar mit den paläotropischen Formen verwandt. Nur die monotypische *Aporosella* aus Paraguay klingt schwach an *Aporosa* an.

Die Andrachninae (S. 139) sind auf die Gattung *Andrachne* mit 17 Arten beschränkt. Ohne Zweifel handelt es sich um ein altes Genus, von dem gegenwärtig nur Reste eines früher größeren, jetzt zerstückelten Areals vorliegen. Denn anders sind die in folgender Tabelle wiedergegebenen Tatsachen kaum zu erklären.

| | Mittelmeer- u. arab.-ägypt. Wüstengebiet | Kaukasus | Himalaya | Zentralchina | Nordwest-malayische Provinz | Südwest-malayische Provinz | Austro-malayische Provinz | Philippinen | Westindien | Andines Gebiet |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| § *Arachne* . . | | 1 | 1 | 4 | 1 | 2 | 1 | 1 | | |
| § *Telephioides* . | 2 | | | | | | | | | |
| § *Fruticulosae*. | 2 | | | | | | | | | |
| § *Phyllanthidia* | 2 | | | | | | | | 1 | 1 |

Phyllanthinae (S. 140). Einen tieferen Einblick in die pflanzengeographischen Verhältnisse wird erst eine Durcharbeitung der Gruppe ergeben. Etwa 900 Arten bilden die vielgestaltige Gattung *Phyllanthus*. Sie ist über den ganzen Tropengürtel verbreitet und reicht in Ostasien und Nordamerika auch in extratropische Gebiete nordwärts. Ganz offenbar zeigt sich eine Bevorzugung der altweltlichen Tropen, obwohl Amerika an sich keineswegs arm an Arten ist. Ganz ähnlich ist die Verbreitung der viel typenärmeren Gattung *Securinega*; während die mit ihr nahe verwandte *Flueggea* ihr Areal von Afrika über Indien ins Monsungebiet ausdehnt, und *Zimmermanniaca capillipes* auf das Kilimandscharogebiet beschränkt erscheint. In Texas findet sich nahe der nördlichen Arealsgrenze der Subtribus der einjährige Monotypus *Reverchonia*, der *Securinega* nicht fern steht. Ob *Neoroepera* aus Australien den *Phyllanthinae* anzureihen ist, bleibt zunächst dahingestellt; vielleicht schließt sie sich besser den *Drypetinae* an.

Die Wielandiinae (S. 140) stellen eine alte, nur in Resten noch erhaltene Gruppe dar. Die Hauptgattung ist *Savia*; sie läßt zwei Entwicklungszentren erkennen, das eine in Madagaskar mit 8 Arten, ein zweites in Westindien mit 6 Arten. *S. phyllanthoides* aus dem wärmeren atlantischen Nordamerika kann als Ausläufer des westindischen Areals gelten. Dazu kommen *S. ovalis* aus dem Kaplande und zwei fernere Arten aus Brasilien. Die Gattung zeigt also ein stark zerklüftetes Wohngebiet. Zu berücksichtigen ist noch, daß die 18 *Savia*-Arten drei Sektionen angehören, von

denen § *Petalodiscus* auf Madagaskar, § *Gonatogyne* auf Brasilien beschränkt sind, während die Mehrzahl der Arten, § *Maschalanthus* bildend, Amerika, Afrika und Madagaskar bewohnen. Zu den *Wielandiinae* gehören noch *Wielandia* aus Madagaskar, *Pentabrachium* aus Kamerun und *Astrocasia* aus Mexiko.

Amanoinae (S. 140). Für sie gilt dasselbe wie für die *Wielandiinae*. *Actephila* ist paläotropisch und reicht von der Malabarküste bis Queensland—Neu-Südwales—Tahiti. Die zweite Gattung *Amanoa* zeigt wiederum ein zerklüftetes Areal mit 3 afrikanischen, durch zapfenähnliche Blütenstände ausgezeichneten Arten und 5 Arten in Südamerika und *A. caribaea* auf den Antillen. Die letzteren zeigen blattachselständige Blütenknäuel.

Discocarpinae (S. 141). Drei Arten von *Discocarpus* bewohnen das nördliche Südamerika, eine vierte, habituell recht verschiedene, aber generisch nicht abtrennbare (*D. hirtus*) das Kapland. *Chonocentrum* ist ein Monotypus des Amazonasgebietes.

Die Pseudolachnostylidinae (S. 140) sind durchweg afrikanisch. Beide Gattungen, *Pseudolachnostylis* und *Cluytiandra* mit je 4—5 Arten sind in der ost- und südafrikanischen Steppenprovinz heimisch.

Sauropodinae (S. 141). Die Gattung *Sauropus* reicht von der Malabarküste und Ceylon über die malayischen Inseln bis zu den Philippinen und dem südlichen China, und *Agyneia* zeigt im wesentlichen dieselbe Verbreitung, findet sich noch auf Madagaskar, fehlt aber den Philippinen.

Drypetinae (S. 138). *Lingelsheimia* und *Heywoodia* sind zwei monotypische Genera Afrikas. *Drypetes* umfaßt ungefähr 140 Spezies, die über die Tropen beider Hemisphären verbreitet sind. Weit über die Hälfte der Arten ist afrikanisch mit einem ausgesprochenen Entwicklungszentrum im westafrikanischen Urwaldgebiet. Nur wenig wird dessen Grenze überschritten; so kommen in Sierra Leone noch 4, in Gabun 6, in Deutschostafrika 5 und im Pondoland 4 Arten vor. Auffallend arm ist Madagaskar mit nur einer Art. Das indische Gebiet beherbergt nur 8 Arten. Viel größer wird der Reichtum aber im Monsungebiet. Besonders treten hier hervor die Andamanen, Java und namentlich die Philippinen. Die letzten Standorte liegen in Sikkim, Neu-Guinea und Nordost-Australien. Ein zweites Entwicklungsgebiet liegt in Westindien mit 11 Arten, und an sie schließen sich 2 Spezies Brasiliens an.

Afrika bedeutet das Zentrum der Verbreitung. Hier allein wachsen die § *Stipulares* und § *Stemonodiscus*, und *D. polyantha* in Kamerun aus der § *Humblotia* besitzt in *Drypetes comorensis* eine nahe verwandte, vikariierende Art auf den Comoren. Die § *Sphragidia* reicht von Afrika (20 Arten) über das indische Gebiet (3 Arten) bis ins Monsungebiet (40 Arten), wächst aber nicht auf Madagaskar. Dagegen dringt die § *Stenogynium* mit *D. aquifolium* bis Madagaskar vor und nur schwach bis ins nordwestmalayische Gebiet. Noch weiter verbreitet ist die § *Oligan-*

*drae*, aus der 12 Arten in Afrika, 2 auf den Philippinen, 1 in Zentralamerika und 1 in Westindien wachsen. Relativ schwach ist § *Hemicyclia* in Afrika (4 Arten) entwickelt, etwas reicher im indischen Gebiet (7 Arten). Im Monsungebiet steigt die Artenzahl auf 13. Gegenüber diesen paläotropischen *Hemicyclia*-Arten kennt man in Westindien 9 und in Brasilien 1 Art.

Die *Drypetinae* stellen also eine geologisch alte Gruppe dar, in der aber stellenweise eine Neubildung von Sippen eingesetzt hat, so in erster Linie in Kamerun, im Monsungebiet, namentlich auf den Philippinen, und in Westindien.

Petalostigmatinae (S. 138). Die einzige Gattung *Petalostigma* enthält 3 Arten Nordaustraliens, die

Toxicodendrinae (S. 139) *Toxicodendron globosum* aus dem Kaplande und *Androstachys Johnsoni* aus Portugiesisch Ostafrika und dem Swazilande.

Die Dissiliariinae (S. 139) sind Pflanzen des Monsungebietes, deren Verbreitung aus folgender Tabelle hervorgeht. Sie lehrt, daß hier nur Reste eines früher größeren Areals vorliegen.

| | Malabar, Ceylon | Malakka | Borneo | Nord-australien | Queens-land | Neu-kaledonien |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Longetia* . . | | 2 | 1 | | | 4 |
| *Dissiliaria* . | | | | 1 | 3 | |
| *Mischodon* . | 1 | | | | | |

Paivaeusinae (S. 139). Drei afrikanischen Monotypen (*Aristogeitonia*, *Paivaeusa* und *Oldfieldia*) steht *Piranhea trifoliata* aus Alto Amazonas und Britisch Guyana gegenüber.

Uapacinae (S. 140). 27 schwer zu unterscheidende Arten bilden die Gattung *Uapaca*. Die meisten sind westafrikanisch, aber auch in Ostafrika und Angola finden sich noch *Uapaca*-Arten, und die letzten Standorte liegen in Rhodesia. Fast alle Arten stehen einander ziemlich nahe und machen den Eindruck einer rezenten Artspaltung. Die 7 madagassischen Arten schließen sich an westafrikanische Typen an. Einige von ihnen bewahren eine gewisse Selbständigkeit.

Die Glochidiinae (S. 140) fehlen in Afrika und Amerika. *Glochidion* mit etwa 200 Arten reicht von Indien bis ins Monsungebiet, strahlt nordwärts bis China und Japan aus und zeigt einen großen Artenreichtum auf den Südseeinseln. Die Gattung fehlt auf Madagaskar. Dieselbe Verbreitung zeigt *Breynia*, während *Putranjiva* auf das indische Gebiet und *Leptonema* auf Madagaskar beschränkt sind.

Bischoffiinae (S. 140). *Bischoffia javanica*, ein Monotypus, ist weit verbreitet von der Malabarküste bis zum südlichen China, auch über das ganze Monsungebiet bis Samoa.

Bridelieae (S. 141). Beide Gattungen, *Cleistanthus* und *Bridelia*, sind paläotropisch. Ihr Areal reicht von Afrika und Madagaskar bis Südchina, Papuasien, Neukaledonien und Ostaustralien. Entwicklungszentren liegen auf Malakka, Sumatra, Java, Borneo und den Philippinen. Nach der nahen Verwandtschaft der hier auftretenden Arten muß hier auf eine rezente Spaltung geschlossen werden, während im indischen Gebiet ein mehr konservativer Endemismus sich geltend macht. Auch in Afrika finden sich zahlreiche Arten geringeren Alters, und die 7 Arten Madagaskars stehen afrikanischen Arten nahe.

Crotoneae (S. 141). Aus der Gattung *Croton* sind mehr als 600 Arten bekannt, die über die Tropen beider Hemisphären verbreitet sind und nur in wenigen Vertretern in Ostasien und Nordamerika in extratropische Gebiete reichen. Mehr als zwei Drittel aller Arten sind tropisch-amerikanisch. Im tropischen Afrika kennt man 43 Arten, und aus Madagaskar zählt Palacky (24) noch 75 Spezies auf. Weiter ostwärts verarmt die *Crotoneen*-Flora ganz auffällig. Im Gebiet der »Flora indica« wachsen noch 30 Spezies, aber im Monsungebiet finden sich nur noch vereinzelte Arten der Gattung. Hiernach ist *Croton* ein ausgezeichnetes Beispiel einer amerikanisch-afrikanisch-madagassischen Gattung.

In Amerika hat sich im Hauptareal die kaum 20 Arten umfassende Gattung *Julocroton* herausdifferenziert (Mexiko bis Argentinien), und an der nördlichen Polargrenze entstanden die artenarmen Genera *Crotonopsis* und *Eremocarpus*.

Die Chrozophoreae-Regulares (S. 142) bewohnen zwei getrennte Areale. Im paläotropischen Bezirk ist *Chrozophora* eine mediterrane Gattung, und doch hat sie kaum hier ihren Ursprung genommen, sondern vielmehr im nordafrikanisch-indischen Wüstengebiet, wo noch heute 5 Spezies wachsen. Nirgend anderwärts ist die Gattung so reich entwickelt. An das Areal von *Chrozophora* schließt sich das von *Speranskia* an, das von Zentralchina bis unter die geographische Breite von Peking reicht, und im malayischen Gebiet treten *Sumbavia* und *Sumbaviopsis* auf, erstere auch auf den Philippinen.

In das zweite amerikanische Entwicklungszentrum, das Zentralamerika und Südamerika südwärts bis Patagonien einnimmt, reißt das Amazonasgebiet eine weite Lücke. Die nördliche Ländermasse ist durch *Ditaxis*, *Argithamnia* und *Pseudocroton* charakterisiert. Südlich der Amazonasniederung finden sich *Philyra*- und *Ditaxis*-Arten anderer Verwandtschaft. Vorzugsweise andin ist *Chiropetalum*, und *Aonikena* in Patagonien schließt sich ihr an.

Besonders wichtig ist die Verbreitung der Gattung *Caperonia*, die einen gemeinsamen Besitz Afrikas und Amerikas darstellt. In Amerika, wo die Mehrzahl der Spezies vorkommt, wachsen die Arten zerstreut von Mexiko und Westindien bis Paraguay. Auch in Afrika zeigt die Gattung, die ja meist Sumpfpflanzen enthält, eine weite Verbreitung von Senegambien bis zum Gazalande. Auffallend arm ist Madagaskar (*C. Rutenbergii*). Ein besonderes Interesse knüpft sich an *C. latifolia*, die zuerst von S. Thomé und Kamerun bekannt geworden war und dann von Hutchinson (14, S. 830) auch aus Peru und Brasilien genannt wird. Ob eine Einschleppung aus Amerika nach Afrika vorliegt, erscheint mir fraglich. Es kann sich sehr wohl in beiden Gebieten um ein autochthones Vorkommen handeln.

Die Chrozophoreae-Irregulares (S. 142) sind paläotropisch. Im Urwaldgebiet Westafrikas erscheinen *Pseudagrostistachys*, *Grossera*, *Cyrtogonone*, *Crotonogyne* und *Manniophyton*. An sie schließen sich in Ostafrika *Holstia* und auf den Comoren *Tannodia* an. Der Zusammenhang mit Indien wird durch die nächst verwandte Gattung *Agrostistachys* hergestellt, die von der Malabarküste bis zu den Philippinen reicht. Zwei Arten von *Aleurites* wachsen in Südostchina und Südjapan, das Areal einer dritten (*A. moluccana*) ist schwer anzugeben, weil sie vielfach als Öllieferant gepflanzt wird und verwildert. Vielleicht reicht ihr Wohnbezirk vom malayischen Gebiet bis auf die Südseeinseln.

Garciinae (S. 142). *Garcia nutans* kommt von Haiti über die Antillen und Martinique bis in das nördlichste Kolumbien vor.

Die Joannesieae (S. 142) zeigen die eigentümliche Verbreitung einer alten, nur in Bruchstücken erhaltenen Gruppe: *Joannesia princeps* in den tropischen Küstenstaaten Brasiliens, *Annesijoa novoguineensis* in den Urwäldern Neuguineas. Dazu tritt die Gattung *Hevea* aus dem tropischen Amerika.

Mercurialinae (S. 143). Bei der sehr großen Zahl hierher gehöriger Gattungen wird es notwendig, auf die Untergruppen näher einzugehen.

Die Bernardiiformes besitzen ganz analog den *Chrozophoreae-Regulares* zwei Verbreitungsgebiete. Im altweltlichen tritt gegen Osten hin eine Verarmung ein, aber die vorkommenden Formen gehören monotypischen oder artenarmen Gattungen an, so *Neopalissya* auf Madagaskar, *Podadenia Thwaitesii* auf Ceylon, *P. javanica* auf Java, *Clarorivinia* in Neu-Guinea, *Discocleidion* mit je einer Art in Zentralchina und auf den Südseeinseln und *Chondrostylis* auf Bangka. Das Hauptentwicklungsgebiet der Untergruppe liegt im westafrikanischen Urwaldbezirk. Hier wachsen *Afrotrewia*, *Mareya*, *Mareyopsis*, *Necepsia*, *Discoglypremna*, und *Crotonogynopsis* aus Usambara beschließt dieses Areal nach Osten hin. Dem amerikanischen Entwicklungszentrum der *Bernardiiformes* gehört *Bernardia* an, ein typenreiches Genus, das in der südbrasilianischen Provinz die Hauptentwicklung

zeigt, nur schwach bis ins andine Gebiet ausstrahlt und mit *B. myricifolia* in Kalifornien im Norden erlischt.

Wetriariiformes. *Wetriaria macrophylla* ist im tropischen Afrika weit verbreitet. Zwei weitere Arten sind auf Westafrika beschränkt, vier auf Madagaskar. Die *Pycnocoma*-Arten sind Charakterpflanzen Westafrikas, und nur eine wächst noch in Usambara. Gegenüber diesen afrikanischen Typen wächst *Blumeodendron* auf Java, den Philippinen und Neu-Guinea.

Adeliiformes. Durchweg amerikanisch, *Lasiocroton*, *Leucocroton* auf den Antillen, *Adelia* gleichfalls in Westindien, etwas artenreicher in Zentralamerika und 3 südamerikanisch.

Neoboutoniiformes. *Neoboutonia* mit drei polymorphen Arten in Afrika.

Die Claoxyliformes zeigen ein geschlossenes Areal im paläotropischen Gebiet. Die Gattung *Claoxylon* fehlt in Afrika. Der Wohnbezirk reicht von Madagaskar durch das tropische Asien bis ins melanesische Gebiet. Die östlichsten Standorte liegen auf den Sandwichinseln. Besonders artenreich sind das madagassische Gebiet, die südwestmalayische Provinz und die Philippinen. *Micrococca* ist eine afrikanisch-indische Gattung, reich entwickelt in den Steppengebieten Ostafrikas, südwärts bis Pondoland reichend, tritt sie auf den Comoren und auf Madagaskar in wenigen Arten auf und erlischt typenarm an der Malabarküste und auf Ceylon. *Athroandra* und *Discoclaoxylon* erscheinen auf Westafrika beschränkt, und erstere ist gegenwärtig in starker Artbildung begriffen. Dasselbe gilt für die in Afrika weiter verbreitete Gattung *Erythrococca*.

Trewiiformes. Paläotropisch und neotropisch. Für die altweltlichen Tropen kann die Gattung *Mallotus* als charakteristisches Beispiel dienen. Sie ist nur mit 2 Arten in Afrika entwickelt, von denen die eine sich auch in Madagaskar wiederfindet. Der Hauptreichtum liegt im indischen und Monsungebiet von der Malabarküste bis zum papuasischen Gebiet und der Araukarienprovinz. Gegen Osten tritt dann eine starke Verarmung ein. Als besondere Entwicklungszentren können angesehen werden das indische Gebiet und Ceylon, die nordwest- und südwestmalayische, die papuasische Provinz und die Philippinen. Noch beschränkter in ihrer Verbreitung ist die Gattung *Trewia*. Innerhalb dieses so umschriebenen Areals ist es zur Bildung neuer Genera gekommen; so entstanden auf Madagaskar *Cordemoya* und *Deuteromallotus*, in der südwestmalayischen Provinz *Melanolepis*, *Coccoceras* und *Wetria*, auf den Philippinen *Neotrewia*. Alle diese Gattungen stehen *Mallotus* ziemlich nahe. Etwas mehr entfernt sich von diesem Typus die australische Gattung *Adriana*.

Im neotropischen Gebiet ist die Amazonasprovinz zu einem besonderen Entwicklungszentrum geworden. Hier wachsen *Gavarretia*, *Conceveiba*, *Conceveibastrum* und *Veconcibea*. Von letzterer ist neuerdings eine Art

auch in Costarica entdeckt worden. Die monotypische Gattung *Avellanita* in Chile liegt von diesem Entwicklungsgebiet ziemlich entfernt.

Für die Alchorneiformes kann als Typus die Gattung *Alchornea* dienen. Die § *Eualchornea* ist amerikanisch mit einem ausgesprochenen Entwicklungszentrum in der subäquatorialen Provinz, wo mehr als zwei Drittel der Arten heimisch sind. *Alchornea cordifolia* Westafrikas aus dieser Sektion ist nächst verwandt mit brasilianischen Arten. Aus der § *Cladodes* wachsen 2 Arten in Afrika und 3 im Monsungebiet, und innerhalb der § *Stipellaria* stehen 6 afrikanischen Arten 13 Spezies des Monsungebietes gegenüber. *Alchornea alnifolia* aus dem madagassischen Gebiet verbindet beide Teilareale miteinander. Alle anderen Gattungen der *Alchorneiformes* sind in ihrer Verbreitung innerhalb des *Alchornea*-Areals lokalisiert, übrigens auch typenarm: *Lautenbergia* in Madagaskar, *Caelebogyne* in Ostaustralien, *Bocquillonia* in Neukaledonien. Analog dem Reichtum an *Alchornea*-Arten in Amerika ist auch die Zahl der hier auftretenden weiteren Genera etwas größer, *Aparisthmium*, *Adenophaedra* und *Caryodendron*.

Cladogyniformes. Die Hauptentwicklung liegt in den Paläotropen. In Amerika kommt nur die Gattung *Alchorneopsis* vor. Folgende Tabelle gibt die Areale wieder. Die relativ reichste Entwicklung findet sich im Monsungebiet.

| | Tropisches Afrika | Madagass. Gebiet | Indisches Gebiet | Monsun-gebiet | Westind. Gebiet | Amazonas-gebiet |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Cladogynos* . . . . | | | | + | | |
| *Alchorneopsis* . . | | | | | + | + |
| *Cephalocrotonopsis* | + | | | | | |
| *Symphyllia* . . . . | | | + | + | | |
| *Cephalomappa* . . | | | | + | | |
| *Cephalocroton* . . | + | | | | | |
| *Adenochlaena* . . . | | + | + | | | |
| *Coelodepas* . . . . | | | + | + | | |

Die Mercurialiformes zeigen ein sehr stark zerklüftetes Areal. *Mercurialis* ist hauptsächlich mediterran, besitzt aber 2 Arten in Mitteleuropa und eine in Ostasien. In Südafrika finden sich zwei *Seidelien* und eine *Leidesia*-Art, und *Dysopsis* ist ein andiner Monotypus.

Cleidiiformes. Mit Ausnahme des *Cleidion javanicum*, das von der Malabarküste und Ceylon bis Neu-Guinea verbreitet ist, sind die übrigen paläotropischen Arten von *Cleidion* stark lokalisiert. Man gewinnt den Eindruck eines phylogenetisch alten Verwandtschaftskreises, der nur in Resten erhalten geblieben ist. So findet sich auf Minahassa, den Philippinen, bei Tonking, auf Neu-Guinea, den Fidschi-Inseln, aber auch in Westafrika nur je eine Art. Bloß in Neukaledonien ist es zu einer rezenten

Artbildung gekommen. 7 Arten treten hier auf. Nirgends anderwärts wird ein gleicher Reichtum erreicht. Ähnlich liegen die Verhältnisse im tropischen Amerika. In Venezuela, dem Amazonasgebiet, Peru und Ostbrasilien findet sich je eine Art. Die zweite Gattung *Macaranga* blieb auf die Paläotropen beschränkt. Sehr energisch hat innerhalb der Gattung die Artspaltung eingesetzt, und jede Expedition, namentlich aus der Südsee, macht immer wieder neue Typen bekannt. Die etwa 200 Arten von *Macaranga* (35, S. 304 t. 1) bewohnen ein Areal, das im tropischen Westafrika beginnt, über Madagaskar und das gesamte Monsungebiet sich erstreckt und auf den Inseln der Südsee endet. Der ostafrikanische Graben bedeutet eine scharfe Grenze zwischen der *Macaranga*-Flora des Ostens und Westens. Die westafrikanischen Arten zeigen keine engeren Beziehungen zum Monsungebiet und zu Ostafrika, wohl aber stehen die ostafrikanischen denen des Monsungebiets und Madagaskars nahe. Im madagassischen Gebiete treten die Beziehungen zum Monsun- und indischen Gebiet stark hervor. Vorderindien ist relativ arm. Ganz außerordentlich steigert sich der Reichtum im Monsungebiet und auf den Inseln der Südsee. Die südwestmalayische Provinz, die Philippinen und die papuasischen Inseln stehen in dieser Beziehung an erster Stelle.

Acalyphinae (S. 145). Erst neuerdings ist die Gattung *Acalyphopsis* aus Celebes beschrieben worden. Die Verbreitung der knapp 400 Arten umfassenden Gattung *Acalypha* hat kürzlich R. Nitschke (23) ausführlich dargelegt. Das Areal fällt beinahe mit dem der ganzen Familie zusammen, denn in allen wärmeren Florengebieten der Erde wachsen *Acalyphen*. Mexiko, die Anden des nördlichen Südamerika, Südbrasilien, die Hochländer von Ost- und Südostafrika und Madagaskar sind besonders artenreich.

Plukenetiinae (S. 145). Die größte Gattung ist *Tragia* mit 130 Arten. Fast die Hälfte davon ist amerikanisch. Aus der § *Eutragia* findet sich *T. volubilis*, die in Amerika sehr verbreitet ist, auch in Westafrika. Ob dies auf Verschleppung beruht, mag dahingestellt bleiben. In den Paläotropen gehören die meisten Arten zur § *Tagira*. Am reichsten ist das tropische Afrika. Nur wenige Arten finden sich auf Madagaskar und in Ostindien. Hier erlischt das Areal, denn nur noch einmal begegnet uns die Gattung mit einer Art in Queensland. Die übrigen Genera der *Plukenetiinae* fallen in Amerika in das Areal von *Tragia*, so *Acidoton* und *Platygyne* in Westindien, *Plukenetia*, die von hier bis Bolivien reicht, *Eleutherostigma* in Columbien, *Anabaenella* und *Fragariopsis* in Brasilien. Besonders reich an Typen ist das Amazonasgebiet mit *Angostylis*, *Apodandra*, *Astrococcus*, *Haematostemon* und *Megalostylis*.

Die Plukenetiinae der altweltlichen Tropen füllen zum Teil die Lücken aus, die im *Tragia*-Areal offen blieben. *Clavistylus*, *Cnesmone*, *Pachystylidium* sind malayische Sippen, die besonders Java bevorzugen. *Pterococcus* wächst vom tropischen Himalaya bis Amboina, 2 weitere Arten der

Gattung finden sich in Südafrika, wo sich noch 2 *Tragiella*-Arten hinzugesellen. *Sphaerostylis* besitzt je eine Art auf Nossibé und Malakka, und *Ramelia* ist in Neukaledonien heimisch.

Ricininae (S. 145). *Ricinus* ist afrikanisch, *Homonoia* indisch-malayisch; *Lasiococca* wächst im südlichen Sikkim-Himalaya.

Epiprininae (S. 145). *Epiprinus malayanus*, die einzige Art der Gruppe, von Malakka bis Tonking verbreitet.

Pachystromateae (S. 145). *Pachystroma ilicifolium* ist ein isoliert stehendes Relikt, das in den brasilianischen Staaten Minas Geraës, Rio de Janeiro und S. Paulo vorkommt.

Dalechampieae (S. 146). Fast 100 Arten bilden die polymorphe Gattung *Dalechampia*, die als amerikanisch-afrikanisch-madagassisch bezeichnet werden kann mit nur sehr schwachen Ausstrahlungen im Monsungebiet. Afrika ist relativ arm, Madagaskar etwas reicher. Die Hauptentwicklung fällt in die südbrasilianische Provinz. Es besitzen Arten:

| | | | |
|---|---|---|---|
| Afrika | 6 | Tropisches Zentralamerika | 2 |
| Madagaskar | 9 | Subäquatoriale andine Provinz | 13 |
| Indisches Gebiet | 2 | Cisäquatoriale Savannenprovinz | 2 |
| Monsungebiet | 1 | Amazonasgebiet | 10 |
| Westindische Provinz | 2 | Südbrasilianische Provinz | 61 |

*Dalechampia scandens* ist ein tropischer Kosmopolit, dessen weite Verbreitung nicht auf Verschleppung beruhen kann, denn die indischen, madagassischen und afrikanischen Individuen lassen sich als besondere Rassen von den amerikanischen unterscheiden.

Pereae (S. 146). *Pera* mit 20 Arten des tropischen Amerikas.

Codiaeinae (S. 146). Abgesehen von *Sagotia* mit einer polymorphen Art in Guyana und dem Amazonasgebiet, sind alle andern altweltlich; sie fehlen in Afrika und Madagaskar. *Ostodes* reicht von der Malabarküste und Ceylon bis Südchina und den Philippinen, und ähnlich liegen die Verbreitungsverhältnisse von *Dimorphocalyx* und *Blachia*. In dieses Gebiet fallen mit beschränkter Verbreitung *Erismanthus*, *Strophioblachia* und *Paracroton*. Das Areal von *Codiaeum* erstreckt sich von Java über die Philippinen bis Queensland, Neu-Guinea und Neukaledonien. Hier gesellen sich hinzu *Fontainea* und die Mehrzahl der *Baloghia*-Arten. Nur eine *Baloghia* tritt außerhalb dieses Areals in Ostaustralien auf.

Jatrophinae (S. 146). Es genügt, die Verbreitung von *Jatropha* zu erörtern, denn die übrigen Genera dieser Gruppe fallen in ihr Areal hinein. *Cnidoscolus* ist amerikanisch, *Chlamydojatropha* und *Mildbraedia* sind afrikanisch. *Jatropha* ist eine vielgestaltige Gattung von etwa 200 Arten afrikanisch-amerikanischen Ursprungs.

| | Zentralamerika | Westindien | Brasilien | Paraguay | Andines Gebiet | Westafrika | Ostafrika | Südafrika | Indien |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Glanduliferae* . | + | + | + | + | + | + | + | | |
| *Macranthae* . . | + | | | | + | | | | |
| *Polymorphae* . | | + | | | | | + | + | |
| *Spinosae* . . . | | | | | | | + | | |
| *Tuberosae* . . . | + | | | + | | + | + | + | + |
| *Loureira* . . . | + | + | | | | | | | |
| *Castiglionia* . . | + | | + | | + | | + | | + |
| *Mozinna* . . . | + | | + | | | | + | | |

Aus dieser Tabelle ergeben sich die nahen floristischen Beziehungen zwischen Afrika und Amerika. Namentlich treten in Ostafrika Arten der § *Glanduliferae* auf, die mit amerikanischen Spezies nahe verwandt sind, und ebenso eng gestaltet sich der Zusammenhang zwischen Südafrika und Paraguay durch den Besitz sehr ähnlich organisierter § *Tuberosae*, und wenn Mexiko in *J. macrorhiza* noch einen Vertreter der *Tuberosae* aufzuweisen hat, so steht das im Einklange mit der Tatsache, daß vikariierende Sippen von § *Castiglionia* und § *Mozinna* Ostafrika und Zentralamerika in Parallele setzen. Selbst Westindien zeigt mit der § *Polymorphae* afrikanische Anklänge. Während Amerika und Afrika reich an *Jatropha*-Arten sind, erlischt das Areal mit wenigen Spezies der *Glanduliferae* in Indien. Hier grenzt an das Areal der Wohnbezirk von *Tritaxis*, der die Gesamtverbreitung durch das tropische Asien fortsetzt bis zu den Philippinen.

Die Cluytiinae (S. 147) bilden eine paläotropische Gruppe mit 2 Teilarealen. Das eine liegt im Monsungebiet. *Trigonostemon* reicht hier von Indien über die Philippinen bis Neu-Guinea, *Trigonopleura* ist ein gemeinsamer Besitz der Philippinen und von Borneo, und *Moultonianthus* ist ein Monotypus Borneos. *Cluytia* ist afrikanisch (32, S. 52), der Hauptreichtum liegt im Kaplande, und von hier erstreckt sich das Areal längs der Gebirge Ostafrikas bis Abessinien. Ganz isoliert liegen die Standorte von *C. benguelensis* und *C. kamerunica* im tropischen Westafrika. Während die Südwestecke Arabiens nur als Ausläufer der nordostafrikanischen Gebiets anzusehen ist mit nur wenigen Arten, treten schon in Ostafrika und noch mehr in Südafrika einander sehr nahe stehende Spezies vergesellschaftet auf.

Ricinodendrinae (S. 147). *Pausandra* besitzt wenige Arten im tropischen Amerika. In der Alten Welt ist das Areal ziemlich geschlossen. Die 3 *Ricinodendron*-Arten sind über den südlichen Teil Hochafrikas zerstreut. *Givotia madagascariensis* findet sich in Madagaskar, und *G. rottleriformis* an der Malabarküste.

Die Galeariinae (S. 147) haben sich nur in Resten erhalten. *Galearia* umfaßt Charakterpflanzen der südwestmalayischen Provinz, deren Grenzen sie nur wenig überschreitet, in Siam, auf Celebes und den Philippinen. *Syndiophyllum* ist ein Monotypus Neu-Guineas. *Microdesmis casearifolia* ist im tropischen Asien weit verbreitet, eine zweite Art der Gattung, *M. puberula*, ist eine Charakterpflanze Westafrikas. Die Gattung *Pogonophora* ist tropisch-amerikanisch.

Acidocrotoninae (S. 147). *Acidocroton* mit 2 Arten in Westindien.

Manihoteae (S. 147). Nur eine in starker Artbildung begriffene Gattung mit fast 160 Arten, alle amerikanisch. Zwei Gebiete mit größerem Artenreichtum treten hervor, ein etwas ärmeres in Mexiko, ein sehr typenreiches im östlichen und zentralen Brasilien. Das Amazonasgebiet trennt im allgemeinen diese Teilareale, und im Westen bedeuten die Anden die Grenze.

Chaetocarpinae (S. 147). Auch hier ist ein stark zerstückeltes Areal vorhanden. Die Gattung *Chaetocarpus* zeigt folgende Verbreitung:

| | | |
|---|---|---|
| *Chaetocarpus* | *castanocarpus* . . | Nordwest- und südwestmalayische Provinz, Ceylon, |
| | *pubescens* . . . . | Ceylon, |
| | *coriaceus* . . . . | |
| | *africanus* . . . . | Westafrika, |
| | *Pohlii* . . . . . | Brasilien, |
| | *myrsinites* . . . | Bahia, |
| | *Pearcei* . . . . . | Bolivien, |
| | *Schomburgkianus* . | Guyana. |

In dieses Gesamtareal schalten sich die übrigen Genera der Subtribus ein, um das Bild der ehemaligen Verbreitung zu ergänzen, nämlich Cuba—Jamaika: *Mettenia*, Amazonasgebiet: *Cunuria*, *Nealchornea* und etwas darüber hinausgehend *Micrandra*, Westafrika: *Klaineanthus*. Malayisches Gebiet: *Elateriospermum* und *Cheilosa*, letztere bis zu den Philippinen gehend.

Adenoclininae (S. 148). *Adenocline* mit 3 Arten in Südafrika.

Geloniinae (S. 148), eine altweltliche Gruppe. *Gelonium* von Neu-Guinea, Ostindien, Madagaskar und Ostafrika; *Baliospermum* im indisch-malayischen Gebiet nordwärts bis Yünnan, 1 Art auf den Sandwichinseln. *Neoscortechinia* südwestmalayisch und Philippinen.

Hamilcoinae (S. 149). *Hamilcoa Zenkeri*, der einzige Vertreter der Subtribus, in Kamerun.

Endosperminae (S. 148). Die Gattung *Endospermum* besitzt 13 Arten, die ein ziemlich geschlossenes Areal bewohnen, vom südlichen China bis Malakka und ostwärts bis Neu-Guinea.

Die Tetrorchidiinae (S. 148) haben zwei disjunkte Areale, das eine im tropischen Amerika mit 4 Arten. Am verbreitetsten ist *Tetrorchidium rubrivenium* von Zentralamerika und Westindien bis Südbrasilien. Die 4 afrikanischen Arten wurden früher mit Unrecht als besondere Gattung *Hasscarlia* bewertet.

Die Omphaleinae (S. 148) besitzen ein stark unterbrochenes Areal mit einem ausgesprochenen Entwicklungszentrum in Westindien. Sie fehlen auffallenderweise in Afrika. Zentralamerika besitzt 3, Westindien 8, die cisäquatoriale Savannenprovinz 2, Südbrasilien 2, die Philippinen 1, Borneo 1, Queensland 1 und Madagaskar 1 Art von *Omphalea*. Dazu tritt *Neomphalea papuana* auf Neu-Mecklenburg.

Die Mabeinae (S. 149) sind neotropisch mit den beiden Gattungen *Senefeldera* (5 Arten) und *Mabea* (37 Arten).

Die Homalanthinae (S. 149) stellen eine paläotropische Gruppe mit zwei getrennten Arealen dar. *Plagiostyles africana* wächst im westafrikanischen Urwaldgebiet. Reicher ist das Monsungebiet. Die Gattung *Homalanthus* ist in einer starken Neubildung von Arten begriffen. Knapp 30 Arten sind bis jetzt bekannt, aber es sind mit Sicherheit noch weitere zu erwarten. Das Verbreitungsgebiet der Gattung erstreckt sich von Perak und Sumatra bis zu den Gesellschaftsinseln. Besonders reich sind die Philippinen, Neu-Guinea und Neukaledonien. Die Standorte der 5 Arten von *Pimeleodendron* fallen in das Areal von *Homalanthus* hinein.

Gymnanthinae (S. 150). *Actinostemon* (34 Arten) besitzt ein Entwicklungszentrum in Brasilien, *Gymnanthes* (11 Arten) hat sein Areal mehr nach Norden verschoben, nach Zentralamerika und Westindien. Ein größeres Interesse knüpft sich an die Gattung *Sebastiania*. 85 Arten sind bekannt; die meisten sind brasilianisch. Einzelne reichen in die subtropischen Gebiete Nordamerikas hinein, eine bis ins atlantische Nordamerika. Nur 3 Arten der Gattung sind paläotropisch, *S. chamaelea* von der Malabarküste bis zum südlichen China, den Philippinen und Nordaustralien, kehrt noch einmal in einer etwas andern Form in Westafrika wieder. Sie gehört in die § *Elachocroton*, deren 3 andere Arten brasilianisch sind. *S. inopinata* aus Kamerun und *S. borneensis* aus Borneo gehören in die § *Sarothrostachys* und sind mit brasilianischen Arten nahe verwandt.

Die Excoecariinae (S. 149) sind im Gegensatz zu den *Gymnanthinae* paläotropisch, denn die zentralamerikanische *Corythea* ist in ihrer Stellung etwas unsicher und vielleicht besser zu den *Hurinae* zu stellen. *Excoecaria agallocha* ist von der Malabarküste bis zu den Fidschiinseln verbreitet. Die beiden australischen Arten stehen ihr sehr nahe. Das Areal der Gattung reicht vom tropischen Himalaya und Yünnan durch Khasia bis zur südwestmalayischen Provinz und durch das südliche China bis zu den Philippinen und Borneo. Die Standorte auf den Seychellen vermitteln den Über-

gang zu Madagaskar. In Afrika ist die Gattung schwach vertreten. Mit ihr verwandt aber ist *Spirostachys* mit 4 Arten in Ost- und Südafrika.

Die Stillingiinae (S. 149) bewohnen disjunkte Areale. Ihre Verbreitung ergibt folgende Tabelle. Das Gesamtareal der Subtribus ist sehr

| | Tropisches Amerika | Afrika | Madagaskar | Indisches Gebiet | Monsungebiet |
|---|---|---|---|---|---|
| *Maprounea* . . . . | + | + | | | |
| *Stillingia* . . . . | + | | + | | + |
| *Sapium* . . . . . | + | + | + | + | + |
| *Hippomane* . . . | + | | | | |
| *Grimmeodendron* . | + | | | | |
| *Bonania* . . . . . | + | | | | |
| *Hypocoton* . . . . | + | | | | |

groß und bedeutet beinahe das Gebiet der tropischen *Euphorbiaceen*. Es reicht nordwärts ins subtropische Gebiet mit der Gattung *Sapium* in Ostasien und in das temperierte Nordamerika mit *Stillingia*. Der größte Reichtum begegnet uns in Amerika, nicht nur an Gattungen, sondern bei weitem auch an Arten. Die altweltlichen Gebiete sind im allgemeinen artenarm. Eng gestalten sich wieder die floristischen Beziehungen zwischen Amerika und Afrika in dem gemeinsamen Besitz von *Maprounea*. 2 amerikanischen Arten entsprechen 2 Spezies Afrikas. *Stillingia* selbst fehlt in Afrika. Die 3 madagassischen Arten erinnern an amerikanische, und *St. pacifica* auf den Fidschiinseln steht vielleicht madagassischen Typen nahe. *Sapium* ist zwar ein gemeinsamer Besitz der alt- und neuweltlichen Tropen, aber die Sektionen der Gattung sind pflanzengeographisch begrenzt.

§ *Americana*: amerikanisch,
§ *Triadica*: asiatisch,
§ *Falconeria*: asiatisch,
§ *Pleurostachys*: asiatisch,
§ *Armata*: afrikanisch-madagassisch,
§ *Parasapium*: afrikanisch-asiatisch,
§ *Conosapium*: madagassisch.

Die 4 ersten Gruppen bilden das Subgenus *Eusapium*, die § *Armata* und § *Parasapium* die Untergattung *Sclerocroton*, und *Conosapium* gilt als besondere Untergattung. Die weiteren hier nicht besprochenen Genera sind artenarme Gattungen Amerikas.

Die Adenopeltinae (S. 150) sind durchweg amerikanisch, *Colliguaya* ist vorzugsweise andin, *Adenopeltis* ein andiner Monotypus, *Dalembertia* umfaßt 4 mexikanische Arten.

Hurinae (S. 150). Alle amerikanisch. *Hura crepitans* ist von den Antillen und Costarica bis zu den Nordstaaten Brasiliens und bis Bolivien verbreitet. Eine zweite Art ist zentralamerikanisch. Die Gattungen *Tetraplandra*, *Algernonia* und *Ophthalmoblapton* bewohnen die südlichen Staaten Brasiliens.

Euphorbieae (S. 151). Das Areal ist das der gesamten Familie. *Euphorbia* ist die einzige Gattung, die in gemäßigten Gebieten mit einer größeren Artenzahl (§ *Tithymalus*) auftritt. In den wärmeren Gebieten überwiegen § *Anisophyllum* und krautige und strauchige Formen verschiedener Sektionen. Sukkulente Formen treten in außerordentlich großer Mannigfaltigkeit der Ausbildung in Hochafrika auf, nur wenige in Madagaskar und Indien, nur Spuren in Amerika. Die übrigen Gattungen der Tribus sind lokalisiert, so *Calycopeplus* in Australien, *Pedilanthus* in Zentralamerika und Westindien. Die sukkulente Ausbildung der Sprosse hat auch andere Gattungen Afrikas betroffen, nämlich *Anthostema*, *Dichostema*, *Synadenium*, *Monadenium* und *Stenadenium*. Auch *Elaeophorbia* ist afrikanisch.

### b. Die Beziehungen der einzelnen Florengebiete zueinander.

Die S. 159 gegebene Tabelle lehrt, daß die meisten Tribus und Subtribus der *Euphorbiaceae* größere Teile der Erde bewohnen, und im vorangehenden Abschnitt wurde die Verbreitung der einzelnen natürlichen Gruppen kurz skizziert. Hiernach ergeben sich nur für sehr wenige Verwandtschaftskreise zusammenhängende Areale; meist sind diese stark zerklüftet, und doch sind gewisse floristische Beziehungen unverkennbar.

1. Besonders deutlich treten die Beziehungen der Flora Afrikas zu Amerika hervor. Gewisse Gattungen, die sonst in anderen Gebieten fehlen oder doch nur als Ausläufer das afrikanische Areal schwach überschreiten, sind beiden Ländern gemeinsam, nämlich *Amanoa*, *Discocarpus*, *Caperonia*, *Jatropha*, *Tetrorchidium* und *Maprounea*. Dazu kommen einzelne vikariierende Arten. Mehrere *Jatropha*-Arten sind mit amerikanischen Spezies sehr nahe verwandt, *Alchornea cordifolia* schließt sich unmittelbar an die brasilianische *A. iricurana* an, und *Sebastiania chamaelea* und *inopinata* zeigen brasilianische Verwandtschaft. Endlich gibt es auch in Amerika und Afrika gemeinsame Arten, so *Croton lobatus*, *Caperonia latifolia*, *Dalechampia scandens*, abgesehen von einigen verschleppten Spezies, wie z. B. dem kosmopolitischen *Phyllanthus Niruri*, *Euphorbia pilulifera* u. a.

2. Ähnlich liegen die Verhältnisse gegenüber der Flora von Madagaskar. *Thecacoris*, *Wetriaria*, *Alchornea* § *Stipellaria*, *Sapium* § *Armata* u. a. sind gemeinsame, aber auf beide Gebiete beschränkte Verwandtschaftskreise. *Drypetes comorensis* ist eine vikariierende Art, die zu westafrikanischen Typen gehört. *Mallotus oppositifolius* und *Acalypha pubiflora* sind beiden Gebieten gemeinsam.

3. Die Beziehungen zur Provinz des westlichen Gebirgslandes der Malabarküste. *Micrococca* findet sich außer in Afrika nur noch hier. Die afrikanische Gattung *Pseudagrostistachys* wird in Indien durch die nahestehende *Agrostistachys* vertreten. *Phyllanthus rotundifolius*, *Acalypha*

*paniculata*, *fruticosa* und *Dalechampia scandens* reichen ostwärts nur bis Indien.

4. Auch zum Monsungebiet ergeben sich Beziehungen; sie treten noch kräftiger hervor als gegenüber der indischen Flora. Das erklärt sich wohl aus der Größe des Gebietes und der Mannigfaltigkeit der Standorte. Sie kommen zum Ausdruck im gemeinsamen Besitz von *Hymenocardia*, *Alchornea* § *Cladodes* und § *Stipellaria*, *Macaranga*, *Pterococcus*, *Microdesmis*, *Gelonium*, *Excoecaria*, *Sapium* § *Parasapium*. *Flueggea microcarpa* und *Phyllanthus reticulatus* reichen von Afrika weit ins Monsungebiet hinein.

5. Es darf nicht überraschen, daß Madagaskar zur indischen Flora und zur Pflanzenwelt des Monsungebiets Beziehungen aufweist. *Adenochlaena* und *Givotia* reichen von Madagaskar bis zur Malabarküste, *Claoxylon*, *Macaranga*, *Sphaerostylis*, *Gelonium*, *Excoecaria* bis ins Monsungebiet. Die Seychellen stellen die verbindende Brücke dar, deren Bedeutung in der Verbreitung der Gattung *Excoecaria* klar zutage tritt.

6. Der Zusammenhang zwischen Indien und dem Monsungebiet ist naturgemäß ein sehr enger. Nur beispielsweise seien die Gattungen genannt: *Aporosa*, *Baccaurea*, *Actephila*, *Sauropus*, *Agyneia*, *Bischoffia*, *Podadenia*, *Symphyllia*, *Coelodepas*, *Ostodes*, *Dimorphocalyx*, *Blachia*, *Trigonostemon*.

7. Unverkennbar liegen Beziehungen vor zwischen dem Monsungebiet und dem tropischen Amerika in dem Auftreten von *Sebastiania chamaelea* und *S. borneensis*.

Die *Euphorbiaceen* entbehren besonderer Verbreitungsmittel. Zwar vermögen die elastisch aufspringenden Kapseln vieler Arten die Samen fortzuschleudern, aber das reicht nicht aus, um die Verbreitung über große, durch Meere unterbrochene Gebiete zu erklären. Weder anemochore noch epizoische noch endozoische Einrichtungen liegen vor, und auch der Mensch hat nur in bescheidenem Umfange zur Ausbreitung mancher Arten beigetragen, wie es etwa für manche Ruderalpflanzen und Unkräuter aus den Gattungen *Phyllanthus* und *Acalypha* anzunehmen ist. Daher kann die Verbreitung in befriedigender Weise nur durch ehedem vorhanden gewesene Landverbindungen erklärt werden, die später verschwunden sind. So zerfiel ein großes Gebiet in disjunkte Areale. Die Verbreitung von *Andrachne*, *Savia*, *Drypetes*, der *Dissiliariinae*, von *Cleidion*, *Chaetocarpus*, *Omphalea* u. a. zeigt, daß es sich nur um lokal erhaltene Reste eines früher größeren Areals handelt, dessen Umfang durch die isolierten Standorte noch annähernd bestimmt werden kann.

Für diese Darlegung ist es ziemlich gleichgültig, ob man sich auf den Standpunkt der älteren Brückentheorie oder der Wegenerschen Verschiebungstheorie stellt. Irmscher (15) hat mit großem Fleiß Tatsachen gesammelt, die für die Wegenersche Anschauung sprechen sollen. Meines Erachtens nach kann dem Widerstreit der Meinungen der Geologen von

pflanzengeographischer Seite nicht entschieden werden. Für mich genügt es, daß ehemalige Landverbindungen da waren. Freilich müssen solche mit Bestimmtheit gefordert werden.

Jetzt kann auch an die Frage nach dem Alter der Familie herangetreten werden. Von rein morphologischer Seite werden die *Euphorbiaceen* als phylogenetisch alt bewertet. Sie müssen älter sein, als das Schwinden jener Landbrücken. Solche verbanden einerseits Afrika mit Amerika und Madagaskar, anderseits Madagaskar mit Asien und Südasien mit den Inseln des Stillen Ozeans. Bis an die Schwelle des Tertiärs war ein derartiger Zusammenhang vorhanden, der dann sich stetig gelockert hat. Bereits im Eozän war die Trennung von Afrika und Amerika und Asien und Australien vollzogen. Madagaskar und die Comoren wurden im Miozän isoliert, die Philippinen, die kleinen Sundainseln und Celebes noch später. Die Isolierung von Java, Formosa, Borneo und Sumatra fällt in das Quartär. Auch in der Südsee wurden schon zur Eozänzeit die Fidschi-Inseln und die Neuen Hebriden von Australien frei, Neukaledonien im Oligozän. Daraus ergibt sich, daß der Ursprung der *Euphorbiaceen* in die Kreidezeit zurückverlegt werden muß. Diese Schlußfolgerung kann freilich durch paläontologische Funde nicht mit Sicherheit bestätigt werden, da solche nur spärlich vorliegen und meines Erachtens nach einer zwingenden Beweiskraft entbehren. Berry (3) gibt aus dem Eozän Nordamerikas fossile *Euphorbiaceen*, 2 fossile *Drypetes*-Arten, an, und von pflanzengeographischer Seite würde dagegen nichts einzuwenden sein. Im Gegenteil muß der Reichtum an *Euphorbiaceen* in früh isolierten Gebieten auf ein hohes Alter der Familie zurückgeführt werden. Dies gilt für Madagaskar, die Philippinen, Neu-Guinea, Neu-Kaledonien, Australien, die Fidschi-Inseln, Tahiti, für Westindien und die Galapagos-Inseln.

Wo die Urformen der *Euphorbiaceen* entstanden sind, wird immer unsicher bleiben, aber soviel läßt sich mit größter Wahrscheinlichkeit annehmen, daß schon zur Kreidezeit verschiedene Stämme der Familie existierten, weil sonst die Mannigfaltigkeit der Formen in weit voneinander isolierten Gebieten schwer verständlich würde. Auf Grund der heutigen Verbreitungsverhältnisse kann man das Areal in früheren Perioden annähernd rekonstruieren:

1. In Amerika entstanden die *Garciinae*, *Pachystromateae*, *Pereae*, *Acidocrotoninae*, *Manihoteae*, *Mabeinae*, *Adenopeltinae*, *Hurinae*.

2. Rein afrikanischen Ursprungs erweisen sich die *Pseudolachnostylidinae*, *Toxicodendrinae*, *Uapacinae*, *Adenoclininae* und *Hamilcoinae*.

3. Amerikanisch-afrikanischer Herkunft, also entstanden unter Beteiligung einer die beiden Kontinente verbindenden Landbrücke sind die *Wielandiinae*, *Discocarpinae*, *Paivaeusinae*, *Ricinodendrinae*, *Dalechampieae* und *Tetrorchidiinae*.

4. Weiter nach Osten verschoben lag das ehemalige Areal der *Bridelieae*, *Chrozophoreae-Irregulares*, *Ricininae*, *Cluytiinae*, *Galeariinae*. Ihr Areal erstreckt sich jetzt von Afrika bis zum Monsungebiet.

5. Im Monsungebiet differenzierten sich heraus die *Sauropodinae*, *Petalostigmatinae*, *Dissiliariinae*, *Glochidiinae*, *Bischoffiinae*, *Epiprininae*.

6. Auf einer Landbrücke, die das Monsungebiet mit Amerika in Verbindung setzte, bildeten sich die *Joannesieae*, *Codiaeinae* und *Omphaleinae*.

7. Nicht für alle Gruppen gelingt es, das ursprüngliche Areal mit einiger Sicherheit zu umgrenzen. Es hängt das damit zusammen, daß frühzeitig Wanderungen zurückgelegt wurden, die das ursprüngliche Bild der Verbreitung verwischten. So erscheint es vielleicht unmöglich, das Entstehungszentrum anzugeben für die *Antidesminae*, *Andrachninae*, *Amanoinae*, *Drypetinae*, *Chrozophoreae-Regulares*, *Mercurialinae*, *Chaetocarpinae* und *Gymnanthinae*. Wahrscheinlich handelt es sich um Verwandtschaftskreise, die schon in früherer Zeit größere Gebiete der Erdoberfläche einnahmen.

Dagegen wird man nicht fehlgehen, wenn man die *Phyllantheae* in Gruppe 6 unterbringt. Man wird freilich annehmen müssen, daß frühzeitig die Einwanderung nach Afrika erfolgt sein muß. In Gruppe 3 wird man stellen müssen die *Crotoneae*, die *Acalyphinae*, *Plukenetiinae*, *Jatrophinae* und *Stillingiinae*. Viele von diesen Formen haben wiederum frühzeitig den Weg gefunden von Afrika ins Monsungebiet hinein.

Das heutige Afrika und Brasilien bilden die Kerne eines alten, sonst verschwundenen Kontinentes. In diesen alten Ländermassen hat sich die ehemalige Pflanzenwelt seit der Kreide gut erhalten und weiter entwickeln können. In Afrika (31) gehört der nördliche Küstenstrich dem Mittelmeergebiet an. Der größte Reichtum der Gattungen und Arten, die größte Mannigfaltigkeit der äußeren Erscheinung tritt in der westafrikanischen Waldprovinz zutage. Viele monotypische oder artenarme Genera finden sich hier, die als alte Formen zu deuten sind. Zu ihnen gehören *Pentabrachium*, *Martretia*, *Protomegabaria*, *Apodiscus*, *Afrotrewia*, *Mareya*, *Mareyopsis*, *Necepsia*, *Discoglypremna*, *Angostylidium*, *Plagiostyles*. Aber auch Gattungen, die in einer Artspaltung begriffen sind, charakterisieren das Gebiet wie *Thecacoris*, *Drypetes*, *Crotonogyne*, *Athroandra* u. a. Die Pflanzenwelt der westafrikanischen Waldprovinz zeigt hydrophilen Bau, xerophile Struktur fehlt fast ganz ebenso wie sukkulente Formen. In früherer Zeit bedeckte der westafrikanische Urwald größere Areale als gegenwärtig. Daher lassen sich die letzten Ausläufer seiner Flora noch im zentralafrikanischen Zwischenseenland (*Uapaca guineensis*, *Mareya brevipes*, *Wetriaria macrophylla*, *Athroandra atrovirens*, *Alchornea floribunda*, *Tetrorchidium didymostemon* u. a.) und Usambara (*Crotonogynopsis usambarica*) feststellen. Nordwärts erlischt die Flora rasch in der sudanischen Parksteppenprovinz, im Süden in Angola.

Hochafrika wird von Engler als ost- und südafrikanische Steppenprovinz bezeichnet, und in der Tat läßt sich ein ganz allmählicher Übergang von Ostafrika nach Südafrika konstatieren. Jedenfalls aber tritt hinsichtlich der Verbreitung der *Euphorbiaceen* das südwestliche Kapland als pflanzengeographische Einheit nicht hervor. Der Charakter der Pflanzenwelt ist xerophytisch, und Sukkulenz der Sprosse ist in der reich entwickelten Tribus der *Euphorbieen* sehr verbreitet. Charakteristische Gattungen Ostafrikas sind *Zimmermannia*, *Androstachys*, *Holstia* und *Tannodia*, von der eine Art auch in Madagaskar auftritt. Für Südafrika haben Interesse *Discocarpus*, *Heywoodia*, *Toxicodendron*, *Seidelia*, *Leidesia* und *Adenocline*. *Spirostachys* reicht von Ostafrika bis Südafrika hinein.

Madagaskar ist der Rest einer alten Landbrücke, die ehedem Afrika mit Indien in Verbindung setzte. Die *Euphorbiaceen*-Flora ist ziemlich reich, sowohl was Gattungen als auch Arten anlangt. Unter ihnen treten alte Typen auf (*Savia*, *Leptonema*, *Sphaerostylis*) wie auch Genera, die in der Gegenwart in starker Auflösung in Arten begriffen sind (*Croton*, *Claoxylon*, *Acalypha*, *Macaranga*, *Dalechampia*).

Ostindien stand ehedem durch eine Landbrücke mit Afrika und Madagaskar in einem Pflanzenaustausch. Auf der zentralen Halbinsel begegnet uns eine arme *Euphorbiaceen*-Flora, aber immerhin ist das relativ starke Hervortreten von *Croton* und sukkulenter *Euphorbia* beachtenswert. Die Vegetation trägt xerophytischen Charakter. Die Verhältnisse ändern sich aber wesentlich an der Malabarküste und in Ceylon. Diese Insel steht mit dem Festlande in den nächsten floristischen Beziehungen, was darin seine Erklärung findet, daß sie erst im Quartär abgetrennt wurde. Die Arten besitzen hygrophiles Gepräge, ihre Verwandtschaft zeigt nach Afrika und dem malayischen Gebiet. Die artenarme Entwicklung vieler Genera erweckt den Eindruck alter Relikte, so *Actephila*, *Sauropus*, *Mischodon*, *Agrostistachys*, *Coelodepas*, *Homonoya*, *Tritaxis*. Nur selten ist es zur Bildung neuer Arten gekommen, und das nur in bescheidenem Umfange. Das kann man vielleicht für *Glochidion*, *Bridelia*, *Mallotus*, *Acalypha*, *Dimorphocalyx*, *Blachia* und *Chaetocarpus* annehmen.

Ähnlich liegen die Verhältnisse im tropischen Himalaya und Yünnan. Wahrscheinlich erfolgte hier die Besiedlung von der nordostmalayischen Provinz aus. Immerhin macht *Lasiococca* den Eindruck eines alten Relikts, während innerhalb der Gattungen *Glochidion*, *Antidesma*, *Sauropus*, *Alchornea* § *Stipellaria* und *Baliospermum* phylogenetisch junge Arten erscheinen. Sie zeigen mehr malayische Anklänge in ihrer Verwandtschaft als mit Arten Afrikas.

Die nordwestmalayische Provinz bildet die viel bewanderte Brücke nach Süden hin. Wenn Malakka eine so große Übereinstimmung in der Zusammensetzung der *Euphorbiaceen*-Flora mit den Sunda-Inseln aufzuweisen hat,

so liegt der Grund hierfür in der späten Isolierung der Inseln, die ins jüngste Tertiär und Diluvium zu versetzen ist. Ein ungewöhnlicher Reichtum an Arten und Typen kommt hier zur Entwicklung. Viele von ihnen sind weit über das Monsungebiet hinaus verbreitet, einzelne aber auch stark lokalisiert. So ist *Chondrostylis* ein Monotypus von Bangka, *Clavistylus* und *Paracroton* sind auf Java, *Dicoelia* und *Moultonianthus* auf Borneo beschränkt. Durch ihr zerklüftetes und größeres Areal erweisen sich die artenarmen Genera als ältere Bestandteile der Flora, wie *Longetia*, *Podadenia*, *Coccoceras*, *Cladogynos*, *Coelodepas*, *Pterococcus*, *Cnesmone*, *Epiprinus*, *Cheilosa*, *Elateriospermum*. Innerhalb der Genera *Baccaurea*, *Aporosa*, *Antidesma*, *Sauropus*, *Drypetes*, *Cleistanthus*, *Claoxylon*, *Mallotus*, *Macaranga*, *Trigonostemon*, *Galearia* aber ist es ohne Zweifel zu Artspaltung gekommen. Die ganze Zusammensetzung der Flora bildet einen Typus für sich, trägt malayisches Gepräge. Erst in zweiter Linie sind schwache Anklänge an die Pflanzenwelt Afrikas bemerkbar, kaum solche an Amerika. Die Philippinen schließen sich unmittelbar dem malayischen Typus an, besitzen in *Richeriella* und *Neotrewia* endemische Gattungen und erinnern durch den größeren Artenreichtum von *Homalanthus* bereits an östlichere Bezirke.

Neu-Guinea stimmt in den Gattungen mit dem malayischen Gebiet überein. Arm entwickelt sind *Croton* und *Alchornea*, auffallend reich *Codiaeum* und *Homalanthus*, *Clarovivinia* und *Syndyophyllum* sind endemisch, und *Annesijoa* und *Neomphalea* zeigen bereits Beziehungen zur Flora Amerikas.

Neukaledonien, das bereits im älteren Tertiär isoliert war, tritt in der Zusammensetzung der *Euphorbiaceen*-Flora schärfer umgrenzt hervor. Zwar herrscht der malayische Typus, aber die relativ reiche Entwicklung von *Longetia*, *Cleidion*, *Codiaeum*, *Homalanthus* und der starke Endemismus an Gattungen (*Lasiochlamys*, *Bocquillonia*, *Ramelia*, *Baloghia*) sind außerordentlich charakteristisch. Manche Genera der Sunda-Inseln, wie *Antidesma*, *Aporosa*, *Baccaurea* sind verschwunden, was um so auffallender wird, als sie in Neu-Guinea vorkommen und zwar sogar artenreich.

Australien ist in erster Linie durch die auf diesen Kontinent beschränkte Gruppe der *Stenolobeen* charakterisiert. Sie entstand durch frühzeitige Isolierung verschiedener Stämme und durch eine später einsetzende Spaltung der ursprünglichen Typen. Endemische Gattungen sind ferner *Neoroepera*, *Petalostigma*, *Dissiliaria*, *Adriana*, *Caelebogyne*, *Calycopeplus*. Verwandtschaftliche Beziehungen ergeben sich einmal nach dem malayischen Gebiet durch den Besitz von *Actephila*, *Antidesma* und der freilich nur artenarm entwickelten Gattung *Aporosa*. An Neukaledonien erinnert *Homalanthus populifolius*, während *Fontainea Pancheri* sowohl hier als auch in Australien vorkommt. Die Gattung *Baloghia* ist neukaledonisch, besitzt aber in Ostaustralien noch einen Vertreter in *B. lucida*.

Die *Euphorbiaceen*-Flora auf den Inseln der Südsee ist sehr verschieden. Manche beherbergen eine ärmliche Flora, weil sie geologisch junge Bildungen darstellen. Andere sind Reste älterer Landmassen und zeigen eine reiche Flora, auch mit Endemismen. Arm sind z. B. die Karolinen; hier wachsen nur solche Arten, die eine weite Verbreitung im Monsungebiet zeigen, aber keine Endemismen, denn *Macaranga caroliniana* kann nicht als solcher gelten, da die Art bereits auf den Palau-Inseln nachgewiesen wurde und wahrscheinlich überhaupt weiter verbreitet ist. Auf den Samoa-Inseln finden sich zwischen malayisch-papuasischen Arten bereits endemische Formen, nämlich *Antidesma sphaerocarpum*, *Claoxylon samoense*, *Macaranga Grayana*, *stipulosa* und *Euphorbia Reineckii*. Es handelt sich in diesen Fällen wohl um eine Erhaltung alter Formen.

Viel größer aber ist der Endemismus der Fidschi-Inseln, die als Reste eines ehemaligen Urkontinentes zu deuten sind. Endemisch sind hier *Baccaurea stylosa*, *Seemannii*, *Wilkesiana*, *Antidesma pacificum*, *Phyllanthus pacificus*, *Wilkesianus*, *Glochidion cordatum*, *vitiense*, *Seemannii*, *venulosum*, *Croton metallicus*, *heterotrichus*, *leptopus*, *Claoxylon fallax*, *echinospermum*, *Cleidion leptostachyum*, *Macaranga Seemannii*, *vitiensis*, *secunda*, *membranacea*, *grandiflora*, *Acalypha laevifolia*, *latifolia*, *anisodonta*, *repanda*, *denudata*, *rivularis*, *Endospermum macrophyllum*, *Stillingia pacifica*, *Euphorbia fidjiana*. Diese stattliche Liste enthält Arten, die zum allergrößten Teil als alte Typen zu deuten sind, andererseits aber auch Sippen, die phylogenetisch jung sind (*Baccaurea*, *Macaranga*, *Acalypha*). Der Charakter der Flora ist malayisch-papuasisch. Ähnlich liegen die Verhältnisse auf Tahiti. Hier kennt man von endemischen Sippen: *Phyllanthus* 3 Arten, *Baccaurea* 1, *Actephila* 1, *Glochidion* 2, *Claoxylon* 1, *Macaranga* 1, *Acalypha* 1, *Homalanthus* 1, *Euphorbia* 1. Die Sandwich-Inseln besitzen an Endemismen *Phyllanthus sandwicensis*, *Antidesma platyphyllum*, *pulvinatum*, *Claoxylon sandwicense*, *tomentosum*, *Baliospermum pendulum*, *Euphorbia clusiifolia*, *Remyi*, *multiformis*, *Hookeri*, *cordata*. Die Flora zeigt Beziehungen zum Monsungebiet, keine zu Amerika. Die Endemismen sind alte Typen, und nur innerhalb der Gattung *Euphorbia* liegen phylogenetisch junge Sippen vor, denn alle genannten Arten gehören einer Gruppe von *Euphorbia* § *Anisophyllum* an.

Alter und Entstehung der Galapagos-Inseln sind viel umstritten. Gegenüber der älteren Auffassung, die einen ozeanischen Ursprung behauptet, treten neuerdings die Meinungen der Biogeographen stärker hervor, welche die Inseln als Reste einer alten Landbrücke auffassen, die Zentral- mit Südamerika verband, vielleicht auch nach den Sandwich-Inseln hinüberging. Schon die älteren Pflanzengeographen betonen den ungeheuren Prozentsatz von Endemismen auf diesen Inseln. Nach der neusten Flora von Robinson 1902 (42) wachsen auf den Galapagos-Inseln 1 *Phyllanthus*, 1 *Croton*, 13 *Acalyphen*, *Ricinus communis*, *Manihot utilissima*, *Hippomane man-*

*cinella* und 12 *Euphorbia*-Arten. *Phyllanthus carolinianus*, *Ricinus*, *Manihot*, *Euphorbia pilulifera* und wohl auch *Hippomane* sind zweifellos durch den Menschen eingeführt worden. Alle anderen Arten sind endemisch, nämlich *Croton Souliei*, 13 *Acalyphen* und 11 *Euphorbien*. Ob die Besiedlung durch Vermittlung von Meeresströmungen oder die Wanderung auf einer Landbrücke erfolgt ist, wird von botanischer Seite kaum mit Sicherheit entschieden werden können. Die vorkommenden Arten zeigen deutlich amerikanische Beziehungen, aber keine zu den Sandwich-Inseln. Botanisch wären gegen die Annahme einer Landbrücke von den Galapagos-Inseln nach Zentral- und Südamerika keine Bedenken zu erheben. Eine Landverbindung nach den Sandwich-Inseln würde auf Grund der Verbreitung der Euphorbiaceen sich kaum verteidigen lassen. Besonders wichtig ist die Tatsache, daß die endemischen Arten vielfach auf bestimmte Inseln der Gruppe des Galapagos-Archipels lokalisiert sind. Offenbar kamen gewisse Typen in ein neues Gebiet und entwickelten sich auf bestimmten Inseln isoliert zu vikariierenden Formen. In diesem Sinne kann auch für die Galapagos-Inseln von einer Neubildung von Arten gesprochen werden.

Die Landverbindung zwischen Nord- und Südamerika ist verhältnismäßig jung, war aber im Pliozän schon vollendet. Daher konnte etwa seit der Mitte des Tertiärs ein Pflanzenaustausch einsetzen, aber gewisse Gegensätze konnten nicht ausgeglichen werden, weil beide Landmassen lange isoliert eine selbständige Entwicklung ihrer Pflanzenwelt erfahren haben. Auf Mexiko beschränkt blieben *Astrocasia*, *Dalembertia*, bestimmte Verwandtschaftskreise von *Acalypha* und *Ditaxis*, auf Zentralamerika *Pseudocroton*. Westindien, das im mittleren Tertiär mit Zentralamerika und Südamerika in Verbindung stand, läßt auch heute noch den Zusammenhang in der Pflanzenwelt erkennen. *Plukenetia*, *Garcia*, *Hippomane*, *Hura* sind ein gemeinsamer Besitz Westindiens und Zentralamerikas, und doch zeigt Westindien in hohem Maße seine Selbständigkeit. Die eigenartige Entwicklung von *Savia*, *Drypetes*, *Croton*, *Argithamnia*, *Adelia*, *Alchorneopsis*, *Acalypha*, *Pera*, *Jatropha*, *Omphalea*, *Gymnanthes* verleihen der Flora einen besonderen Charakter. Dazu kommt ein reicher Endemismus: *Lasiocroton*, *Leucocroton*, *Acidoton*, *Platygyne*, *Acidocroton*, *Mettenia*, *Grimmeodendron*, *Bonania*, *Hypocoton*. Nicht alle diese endemischen Formen sind alte Typen; selbst die *Hippomaneen*-Genera *Grimmeodendron* und *Hypocoton* scheinen jüngerer Herkunft zu sein.

In Südamerika zeigt sich ein ähnlicher Gegensatz zwischen hygrophiler und xerophiler Vegetation wie in Afrika. Die subaequatorial-andine Provinz und das Amazonasgebiet verhalten sich zu Brasilien so wie der westafrikanische Urwaldbezirk zu Hochafrika. Für die subäquatorial-andine Provinz sind charakteristisch *Alchornea*, *Caryodendron*, *Dalechampia*, *Jatropha*, *Cnidoscolus*, *Pogonophora*, *Pausandra*, *Omphalea*, *Sapium*. Aus diesen in Südamerika weit verbreiteten Gattungen gibt es zwar endemische Arten.

Mit Ausnahme von *Eleutherostigma* fehlen endemische Genera der subäquatorial-andinen Provinz vollständig.

Zu ganz auffallendem Reichtum steigert sich die Zahl endemischer Gattungen im Amazonasgebiet. Ich nenne *Chonocentrum*, *Gavarretia*, *Apodandra*, *Angostylis*, *Astrococcus*, *Haematostemon*, *Cunuria*, *Nealchornea*. Dazu treten bestimmte Entwicklungskreise sonst weiter verbreiteter Gattungen: *Amanoa*, *Discocarpus*, *Piranhea*, *Hevea*, *Alchorneopsis*, *Pera*, *Sagotia*, *Mabea* und *Sapium*.

In der südbrasilianischen Provinz überwiegen Sippen von xerophilem Bau. Hier liegt eine reiche Entwicklung von *Croton*, *Julocroton*, *Caperonia*, *Ditaxis*, *Bernardia*, *Alchornea*, *Acalypha*, *Dalechampia*, *Pera*, *Jatropha*, *Cnidoscolus*, *Manihot*, *Actinostemon*, *Sebastiania* und *Sapium*. Charakteristisch ist auch die Gattung *Aparisthmium*. Von endemischen Genera sind zu nennen *Aporosella*, *Philyra*, *Joannesia*, *Fragariopsis*, *Anabaenella*, *Pachystroma*, *Tetraplandra*, *Algernonia*, *Ophthalmoblapton*.

Die Andenkette bedeutet für die *Euphorbiaceen* Südamerikas im allgemeinen die Westgrenze. Nur wenige Gattungen erreichen mit bestimmten Verwandtschaftskreisen in den höheren Gebirgslagen eine reichere Entwicklung wie z. B. *Acalypha*, *Jatropha*, *Croton*. Als typisch andin können gelten *Ditaxis*, *Chiropetalum*, *Aonikena*, *Dysopsis*, *Colliguaya*, *Adenopeltis*.

---

## Literatur.


1. Baillon, H., Dictionnaire de Botanique. II. Paris 1886, S. 375.
2. Bentham, G., Euphorbiaceae in Bentham et Hooker, Genera pl. III. London 1880, S. 239.
3. Berry, Ew., The lower eocene floras of S. E. N. America. U. St. Geol. Surv. profess. Pap. 91 (1916).
4. Diels, L., Menispermaceae. Pflanzenreich. Heft 46. Leipzig 1910, S. 40.
5. Eichler, A. W., Blütendiagramme II. Leipzig 1878, S. 385.
6. Endlicher, St., Enchiridion botanicum. Lipsiae et Viennae 1841, S. 589.
7. Engler, A., Dichapetalaceae. Nat. Pflzfam. III. 5. Leipzig 1897, S. 345.
8. —— Syllabus. 8. Aufl. Berlin 1919. S. 240.
9. Gilg, E., Flacourtiaceae africanae. Engl. Bot. Jahrb. XL. 1908, S. 516, fig. 3.
10. Grüning, G., Euphorbiaceae-Stenolobeae. Pflanzenreich. Heft 58. Leipzig 1913.
11. Hallier, H., L'origine et le système phylétique des Angiospermes. Arch. néerland. 3. ser., Bd. I., 1912.
12. —— Vorläufiger Entwurf des natürlichen Systems der Blütenpflanzen. Bull. Herb. Boissier 2. sér. III. (1903) 314; Beiträge zur Kenntnis der Thymelaeaceae. Mededeel. Rijk's Herb. Leiden. 44 (1922) 7, Anm. 1.
13. Hoeffgen, F., Serodiagnostische Untersuchungen. Bot. Archiv. I. Königsberg 1922. S. 87.
14. Hutchinson, J. und Prain, D., Euphorbiaceae in Fl. Trop. Afr. VI. 1. 1912—1913.
15. Irmscher, E., Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. Mitteil. Inst. Allg. Bot. Hamburg. V. 1922, S. 19.

16. Jablonszky, E., Euphorbiaceae-Bridelieae. Pflanzenreich. Heft 65. Leipzig 1915.
17. Jussieu, A. L. de, Genera plantarum. Paris 1789. S. 384.
18. Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie II. 2. Leipzig 1899, S. 379.
19. Linné, C. v., Philosophia botanica. Stockholmiae 1751, S. 32.
20. Mez, C., Anleitung zu serodiagnostischen Untersuchungen. Bot. Arch. I. Königsberg 1922. S. 199.
21. Morison, R., Plantarum historiae Oxoniensis pars secunda. Oxonii 1680. Lib. 3, Sect. 10, ord. 13.
22. Müller Arg., Euphorbiaceae in DC. Prodr. XV. 2. Paris 1866.
23. Nitschke, R., Geographische Verbreitung der Gattung Acalypha. Bot. Arch. IV. 1923, S. 277.
24. Palacky, J., Catal. plant. Madagasc. II. Pragae 1907, S. 12.
25. Pax, F., Euphorbiaceae in Nat. Pflzfam. III. 5. Leipzig 1890.
26. —— An. Ist. Bot. Roma VI. 1896, S. 181.
27. —— Euphorbiaceae africanae V. Engl. Bot. Jahrb. XXVIII. 1899—1901, S. 25.
28. —— Euphorbiaceae-Jatropheae. Pflanzenreich. Heft 42. Leipzig 1910.
29. —— Euphorbiaceae-Adrianeae. Pflanzenreich. Heft 44. Leipzig 1910.
30. —— Systematische Stellung der Gattung Aextoxicon im 94. Jahresb. Schles. Gesellsch. Breslau 1917, S. 17.
31. —— Euphorbiaceae in Engler, Pflanzenwelt Afrikas III. 2. Leipzig 1921, S. 1.
32. Pax, F. und Hoffmann, K., Euphorbiaceae-Cluytieae. Pflanzenreich. Heft 47. Leipzig 1911.
33. —— —— Euphorbiaceae-Gelonieae und Euphorbiaceae-Hippomaneae. Pflanzenreich. Heft 52. Leipzig 1912.
34. —— —— Euphorbiaceae-Chrozophorinae. Pflanzenreich. Heft 57. Leipzig 1912.
35. —— —— Euphorbiaceae-Mercurialinae. Pflanzenreich. Heft 63. Leipzig 1914.
36. —— —— Euphorbiaceae-Plukenetiinae, -Epiprininae, -Ricininae, -Dalechampieae, -Pereae. Pflanzenreich. Heft 68. Leipzig 1919.
37. —— —— Euphorbiaceae-Phyllantheae. Pflanzenreich. Heft 81. Leipzig 1922.
38. —— —— Euphorbiaceae-Acalyphinae. Pflanzenreich (im Druck).
39. Penzig, O., Pflanzenteratologie. 2. Aufl. Berlin. S. 198.
40. Pierre, in Bull. Soc. Linn. Paris n. s. I. S. 115.
41. Porsch, O., Blütenstände als Vogelblumen. Öst. bot. Ztschr. LXXVII. 1923. S. 131.
42. Robinson, B. L., Flora of the Galapagos Islands. Proceed. Amer. Acad. XXXVIII. (1902) S. 77.
43. Rosenthal, K., Daphniphyllaceae. Pflanzenreich. Heft 68. Leipzig 1919.
44. Schmidt, H., Entwicklung der Blüten und Blütenstände von Euphorbia. Beihefte Botan. Zentralblatt XXII. 1. (1907) 21, t. 2—3.
45. Schumann, K. und Lauterbach, K., Flora Deutsch. Schutzgeb. Südsee. Nachträge. Leipzig 1905, S. 285.
46. Urban, J., in Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. XXXVI. 1919, S. 502, t. 16.
47. Usteri, A., Studien über Carica Papaya. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. XXV. 1907. S. 485.
48. Wettstein, R. v., Handb. system. Bot. Leipzig und Wien 1911, S. 524.
49. Hallier, H., Umfang, Gliederung und Verwandtschaft der Hamamelidaceae. Beiheft Bot. Zentralblatt XIV. 1903, S. 255.
50. Baillon, H., Histoire des plantes. V. Paris 1874.
51. Hallier, H., Beiträge zur Kenntnis der Linaceae. Beihefte Bot. Zentralbl. XXXIX. (1921).
52. —— Juliana. Dresden 1908.

# 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: 1924

Band/Volume: 59

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: Die Phylogenie der Euphorbiaceae. 129-182