

# Die phylogenetische Entwicklung und die Wanderungen der Connaraceen.

Von

Dr. Gustav Schellenberg.

---

Mit Tafel VIII.

---

## Einleitung.

Der Hauptwert der monographischen Bearbeitung einer Familie sollte nicht so sehr in der genauen Bearbeitung des bisher Bekannten, in der erschöpfenden Zusammenstellung aller bis zum Abschluß der Arbeit gesammelten Materialien, der Literaturangaben und der Synonymik gesucht werden. Eine solche Arbeit ist überhaupt heute bei der Zerstreuung der Materialien auf so viele Herbarien kaum möglich; nicht alle Sammlungen sind zugänglich, manche Literaturangabe ist so versteckt in seltenen Zeitschriften, daß sie der Aufmerksamkeit entgeht und eigentlich nur der Zufall auf sie führen kann. Wenn nun auch absolute Vollständigkeit einer Monographie nicht gut zu erreichen ist, so braucht doch hierunter m. E. ihr Wert durchaus nicht zu leiden, sofern nur einigermaßen vollständiges Material kritisch verarbeitet worden ist, so daß ein abgerundetes Bild unseres heutigen Wissens gegeben werden kann. Aber noch wichtiger als der spezielle Teil einer Monographie scheint mir der allgemeine Teil zu sein, in welchem die Ergebnisse des Bearbeiters zusammenfassend niedergelegt sind, in welchem er über den Stammbaum der Familie, über deren Geschichte und Wanderungen Rechenschaft ablegt. Da der allgemeine Teil einer Monographie die gewonnenen Tatsachen ohne eingehende Begründung zu geben pflegt, so möchte ich im folgenden die allgemeinen Ergebnisse, die ich aus dem Studium der Familie der *Connaraceen* erhielt, kritisch darstellen, möchte das zu begründen versuchen, was ich der Monographie als gegebene Tatsache voranstellen werde.

Zur Erfassung stammgeschichtlicher Tatsachen stehen dem Systematiker die verschiedensten Methoden zur Verfügung: Morphologie, Anatomie, Embryologie, Cytologie, Entwicklungsgeschichte, Phytopaläontologie, biochemi-

sche Reaktion, Kultur. Diese Methoden sind aber nun nicht in allen Fällen sämtlich anwendbar, manche müssen aus rein äußeren Schwierigkeiten wegefallen. So können aus Kulturen Schlüsse nur bei krautigen Pflanzen gezogen werden, da Holzgewächse zu langsam wachsen und so für das Experiment ungünstig sind. Auch kann man mit Vorteil nur Pflanzen kultivieren, die in unserem Klima einigermaßen natürliche Bedingungen finden, da jede Kultur unter anormalen Bedingungen, z. B. unter Glas, morphologische Abänderungen hervorrufen kann und somit für systematische Arbeit ungünstig wird. Entwicklungsgeschichtliche und cytologische Studien erfordern entsprechendes Material, welches nicht in jedem Fall zu beschaffen ist, die biochemischen Methoden sind vorläufig noch nicht auf die niederen Einheiten des Systems anwendbar, die Ergebnisse der Phytopaläontologie sind oft lückenhaft und unsicher oder fehlen vollständig.

Alle diese Lücken in der Methodik sind bei den *Connaraceen* gegeben. Ausreichendes Material zu entwicklungsgeschichtlichen oder zu cytologischen Untersuchungen ist nicht zu beschaffen, denn es nützt natürlich für eine Untersuchung, wie sie in monographischem Sinne erforderlich ist, nicht, wenn man von der einen oder anderen Art allein Material erhält; es müßte von jeder Gattung und Untergattung mindestens je ein Vertreter untersucht werden. Kulturen führen nicht zum Ziele, da wir es bei den *Connaraceen* mit tropischen Holzgewächsen zu tun haben, und die Phytopaläontologie läßt uns bei dieser Familie gänzlich im Stich. Als *Connaracee* ist nur ein einziges Fossil beschrieben worden, ein *Connaracanthium roureoides*, durch CONWENTZ aus dem Bernstein (Fl. Bernst. II, 1886, pag. 104, tab. X, fig. 17—21), und dieses Fossil gehört sicher nicht zur Familie. Da gegliederter Blatt- rand bei der Familie nicht vorkommt, so kann *Connaracanthium* mit seinen gekerbten Kelchblättern nicht zur Familie gehören; ferner sind *Connaraceen* fast ausschließlich tropische Gewächse, und das Klima der Bernsteinwälder war sicher kein tropisches, sondern ein subtropisches. Die ganzrandigen Fiederblättchen der *Connaraceen* können nur zu leicht für solche von *Leguminosen*, *Anacardiaceen*, *Meliaceen* oder ähnliches gehalten werden, so daß wenig Aussicht besteht, mit Hilfe von Versteinerungen sichere Aufschlüsse über die Verbreitung der Familie in früherer Zeit zu erhalten. Höchstens Früchte könnten vielleicht eindeutig erkannt werden, doch sind derartige Funde bisher noch nicht gemacht worden.

Für das Studium der Phylogenie der *Connaraceen* bleiben also nur die älteren Methoden der vergleichenden Morphologie und der Anatomie zur Verfügung, in Verbindung mit Geomorphologie, Paläogeographie und Klimatologie. Als sehr mißlich empfinde ich es, daß ich Vertreter der Familie nicht lebend gesehen habe und mir so kein Bild von der Variationsbreite einiger Arten machen konnte; *Connaraceen* werden m. W. in europäischen Gärten nirgends kultiviert, und eine Tropenreise ist mir nicht vergönnt gewesen.

Meine Ergebnisse, wie ich sie im folgenden vortragen will, sind also nicht experimentell basiert, sie sind rein theoretisch. Ich glaube aber doch, daß durch jahrelanger Beschäftigung mit einer Familie sich ein gewisses Einfühlen in diese Familie einstellt, durch welches Schlüssen ein hoher Grad von Wahrscheinlichkeit gegeben wird.

### Die Familienmerkmale.

Um einen Einblick in die Entstehungsgeschichte einer Familie zu gewinnen, muß man sich zunächst über deren morphologische Charaktere im Klaren sein, und so will ich zunächst eine genaue Charakteristik der Familie zu geben versuchen.

Die *Connaraceen* sind Holzgewächse. Alle Formen des Holzgewächses sind vertreten, wir haben Schopfbäume, Bäume, Sträucher, Halblianen und Lianen. Der Habitus ist nicht immer ein konstanter, bei vielen Arten wechselt er nach dem Standort, derart etwa, daß die Art in offenem Gelände baumförmig, an trockeneren Stellen strauchig, am Urwaldsaum strauchig mit schlingenden Zweigen (Halbliane) und im dichten Gehölz lianenartig ist. Die Blätter stehen spiralig, sie haben keine Nebenblätter, und sind unpaarig gefiedert. Die Fiederung verarmt oft nach den Zweigspitzen zu, so daß dort die Blätter dreizählig oder auch einzählig werden, bei anderen Arten sind die Blätter konstant dreizählig oder auch konstant einzählig. Die Seitenblättchen sind öfters schief, indem entweder die obere oder die untere Blättchenhälfte am Blättchengrunde stärker entwickelt ist. Die Nervatur der Blättchen ist in der Regel fiederig, seltener subtriplinerv. Häufig ist die Entwicklung einer gut ausgeprägten Spitze, Steppenarten haben meist abgerundete Blättchen. Ein durchgehendes anatomisches Merkmal ist das Fehlen von Oxalatdrüsen in allen Geweben.

Die Blütenstände stehen entweder terminal oder sie sind achselständig. Oft finden sich beide Verteilungsarten bei ein und der selben Art, indem gegen das Ende der Zweige zu die einzelnen Blätter in ihren Achseln Blütenstände tragen und das Ende des Zweiges ganz in einen Blütenstand aufgelöst ist. Es ist in solchen Fällen oft kaum zu entscheiden, wo die Laubblätter mit achselständigen Infloreszenzen aufhören und die Hochblätter der Terminalinfloreszenz beginnen. Scharf begrenzte Terminalinfloreszenzen kommen recht selten vor, zuweilen ist nur scheinbar eine Terminalinfloreszenz entwickelt, sie wird später von der fortwachsenden und nur Blätter erzeugenden Spitze des Zweiges übergipfelt, so daß die Fruchtstände seitenständig sind, während der Blütenstand endständig zu sein schien. Doch verkümmert in diesen Fällen anscheinend doch meist die Zweigspitze, der Fruchtstand erscheint dann auch als endständig, und der ganze die Infloreszenz tragende Zweig wird abgeworfen. Häufig sind dagegen rein seitliche Blütenstände, die an älteren Zweigen, ja auch am Stamme aus

schlafenden Augen oder in den Achseln älterer Blätter sich entwickeln. Dem Aufbau nach sind die Blütenstände Rispen, bei den axillären Blütenständen am alten Holze treffen wir auch auf Büschel oder Knäuel von traubigen Infloreszenzen. Mir scheint der Urtypus des Blütenstandes der *Connaraceen* die Rispe zu sein, deren letzte Auszweigungen traubigen Charakter annehmen, wobei aber jedes Blütenstielchen gegliedert ist und unterhalb der Gliederung zwei Vorblätter trägt, deren Achselsprosse verkümmert sind; die knäuelartigen Infloreszenzen lassen sich m. E. auffassen als Rispen mit gestauchter Hauptachse, mit anderen Worten, es scheint mir jedes Büschel eine einzige Infloreszenz darzustellen und nicht etwa eine Häufung mehrerer Infloreszenzen.

Die Blüten sind meist zwittrig, selten eingeschlechtlich unter Verteilung der einzelnen Geschlechter auf verschiedene Individuen (diözisch). Es scheint aber regelmäßig in den reichblütigen Infloreszenzen eine größere Anzahl Blüten wenigstens virtuell männlich zu sein, denn der Fruchtsatz der Infloreszenzen ist fast stets ein relativ spärlicher. Beobachtet wurden in solchen Fällen trotz zahlreicher Analysen jedoch niemals Blüten, denen die Fruchtblätter völlig fehlten oder deren Fruchtblätter der Samenanlagen entbehrten. Die Blüten sind im allgemeinen heterotristyl, nur in den Fällen, in denen der innere Kreis der Staubblätter zu Staminodien reduziert ist, fällt eine Griffellänge aus, die Blüten sind dann heterodistyl. Es deuten diese verschiedenen Längenverhältnisse auf Insektenbestäubung hin, für welche auch der von Sammlern oft angegebene Duft der Blüten spricht. In der Regel zeigen die Blüten 5 Kreise von je 5 Gliedern, Kelch, Krone, 2 Kreise Staubblätter und 1 Kreis Fruchtblätter. Selten sind der Kelch oder alle Kreise viergliedrig, häufiger dagegen finden wir Oligomerie im Fruchtblattkreise. Der Blütenboden ist in der Regel flach, nur in einem Falle (*Manotes*) ist er zu einem Androgynophor umgebildet.

Die 5 Kelchblätter decken sich quincuncial, sie stehen also in einer ganz niedrigen  $\frac{2}{5}$ -Spirale. Oft ist die Deckung so schmal, daß für die Lupenbetrachtung eine klappige Ästivation vorliegt. Auf Querschnitten und bei geeigneter Vergrößerung tritt aber auch hier deutlich die quincunciale Deckung hervor. Im allgemeinen sind die Sepalen frei, selten sind sie verwachsen, fast immer sind sie außen, oft auch innen behaart. Die Blumenblätter sind meist länger als der Kelch, oft auch ebenso lang wie dieser, selten kürzer; am Grunde sind sie oft genagelt, über dem Nagel häufig im ersten Stadium der Blüte miteinander verklebt; meist sind sie kahl oder doch nur schwach behaart, zuweilen aber auch filzig. Die Staubblätter stehen der Anlage nach in 2 Kreisen; von denen der äußere, episepale, länger als der innere, epipetale, ist. Beide Kreise sind an ihrem Grunde zu einem mehr oder weniger hohen Ring verwachsen. Die Staubfadenröhre ist aber niemals länger als der freie Teil der längeren Staubfäden. Staubfadenröhre und Staubfäden sind meist kahl, zuweilen aber, zumal die Staub-

fäden, mit Drüsenhaaren besetzt. Die kugeligen Staubbeutel öffnen sich durch Längsrisse nach innen, sie sind auf dem Filament schaukelnd befestigt, kippen beim Öffnen über, so daß bei der Anthese die Risse nach außen zu stehen kommen. Öfters sind die inneren Staubblätter mit kleineren, vermutlich sterilen Staubbeuteln versehen, oder es sind an Stelle der Staubbeutel kleine drüsige Köpfcchen ausgebildet, sie sind also staminodial, zuweilen fehlen die inneren Staubblätter völlig. Ein Diskus fehlt den Blüten, die Nektarabsonderung findet vermutlich am Grunde der Staubfadenröhre auf der Innenseite, zwischen der Röhre und den Fruchtblättern, statt. Das Gynözeum ist apokarp, es sind in der Regel 5 Fruchtblätter vorhanden, welche den inneren Staubblättern opponiert stehen. Es ist demnach im Gynözeum die Alternanz der Kreise gestört. Selten finden sich außer den fünf fertilen Staubblättern noch einige akzessorische, sterile, über deren Stellung zu den Staubblättern nichts ausgesagt werden kann; das Material reichte nicht zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen. Häufiger sind einige Fruchtblätter reduziert, in einem Falle finden wir regelmäßig nur 3 Karpelle, in anderen regelmäßig nur eines. Die Fruchtblätter enthalten je zwei kollaterale, aufrechte Samenanlagen, welche in der Regel ganz am Grunde der Bauchnaht des Karpells angeheftet sind, so daß sie fast orthotrop sind; in anderen Fällen sind die Samenanlagen etwas unterhalb der Mitte der Bauchnaht des Fruchtblattes angeheftet, sie sind dann aufrecht-anatrop.

Bei den Arten mit 5 Fruchtblättern entwickeln sich entweder aus allen Fruchtblättern (sofern sie befruchtet waren) reife Früchtchen, oder es entwickelt sich konstant nur eines. Die einzelnen Früchtchen sind Balgfrüchte (folliculus), d. h. es sind Früchtchen, die sich aus einem apokarpen Gynözeum entwickeln und sich nur an der Bauchnaht öffnen. Selten öffnen sich die Früchtchen auch längs der sogenannten Rückennaht, dem Mittelnerve des Fruchtblattes. Wir können in diesen Fällen nicht mehr von Balgfrüchten sprechen, sondern müssen die Frucht als Hülse (legumen) bezeichnen, zumal dieser Fall nur bei der Gattung *Connarus* vorkommt, bei welcher nur ein einziges Karpell in der Blüte vorhanden ist. Selten reißt die Frucht vom Grunde her unregelmäßig ein und wird mützenförmig über den stehenbleibenden Samen abgeworfen (*Santaloides spec. afr.*), selten auch (*Jollydora*) öffnet sich die Frucht gar nicht, so daß also in diesem Falle Schließfrüchte vorliegen.

Die Definition der Begriffe »folliculus« und »legumen« ist bei den einzelnen Autoren schwankend. Manche Autoren (BISCHOFF) bezeichnen unter einer Balgfrucht (folliculus) jede trockene, kapselartige, aufspringende Fruchtform, die sich aus einem apokarpen Gynözeum entwickelt, andere (LEUNIS, PAX) legen das Hauptgewicht darauf, daß sich die Balgfrucht nur an der Bauchseite öffnet. Als Hülse (legumen) dagegen wird eine Frucht bezeichnet, nach den einen, wenn sie aus einem monophyllen Gynözeum hervorgeht,

nach den anderen, wenn sie sich an beiden »Nähten« öffnet. Da nun das monophylle Gynözeum der *Leguminosen* doch nichts weiter ist als ein apokarpes, auf ein Fruchtblatt reduziertes Gynözeum, so ist wohl die Definition nach der Öffnungsweise die präzisere, und dieser schließe ich mich an. Es ist wichtig, festzuhalten, daß manche *Connaraceen* also eine Hülse als Frucht haben, eine Fruchtform, die bisher nur den *Leguminosen* zugebilligt worden ist.

Die einzelnen Früchtchen sind an ihrem Grunde häufig stielartig verschmälert, es ist also ein »stipes« ausgebildet; sie sind über diesen Stipes radial nach außen umgebogen, so daß die Bauchseite nach oben liegt. Diese Biegung kann in Fällen, wo nur ein einziges Fruchtblatt vorhanden ist oder wo nur ein einziges Fruchtblatt reift, erhalten sein, öfter aber ist in solchen Fällen das Früchtchen gerade aufgerichtet und entbehrt des stielförmigen Teiles. Die Fruchtwandung ist lederig-fleischig oder holzig, meist lebhaft rot gefärbt, häufig an der Außenseite, zuweilen auch innen dicht behaart. Ist die Fruchtwandung fleischiger, so schrumpft sie nach dem Aufspringen vom Grunde her zusammen, schiebt so den Samen vor sich her, schiebt ihn, wobei er sich um 90° dreht, halb heraus und klemmt ihn in dieser Lage fest. Ist die Fruchtwandung holzig, so klaffen die Ränder weit auseinander, und der Same liegt lose in der Frucht. Bei *Manotes* löst sich das Endokarp von den übrigen Fruchtwandteilen los, mit denen es nur längs des Rückens verbunden bleibt, umklammert den Samen und hält ihn auf diese Weise fest.

Der Kelch bleibt bei der Fruchtreife erhalten oder er wird mehr oder weniger vollkommen abgeworfen; im ersteren Falle bleibt er entweder klein, oder die Sepalen wachsen mit der Frucht heran und bilden dann oft einen Becher, welcher den Fruchtgrund umschließt.

Von den beiden Samenanlagen entwickelt sich in der Regel nur eine. Was bei den anderen Gattungen ausnahmsweise vorkommt, nämlich das Ausreifen beider Samen (»Vielliebchen«), das ist auffallenderweise gerade bei *Jollydora* mit ihren Schließfrüchten die Regel; hier entwickeln sich stets beide Samenanlagen. Das Würzelchen liegt entweder, entsprechend der Lage der Mikropyle, apikalwärts, zuweilen ist es aber durch Wachstumsverschiebungen auch seitwärts, und zwar meistens nach der Bauchseite zu, verschoben, in einem Falle ist es mit dem ganzen Keimling völlig in den Kotyledonen eingeschlossen.

Die Samen enthalten in der Regel kein Endosperm, sondern es sind die Nährstoffe in Form von Stärke, Eiweißen oder fetten Ölen in den Kotyledonen abgelagert. Bei einigen Gattungen finden wir aber ein reichliches Endosperm, zuweilen auch aus Reservezellulose bestehend, und die Kotyledonen sind flach und ohne Nährstoffe. In einem anderen Falle (*Ellipanthus*) ist Endosperm entwickelt, aber nicht reichlich, so daß auch die Kotyledonen mit als Speicherorgane herangezogen werden, und in einem

weiteren Falle (*Cnestidium*) ist das Endosperm nur als dünnes, zwei Zelllagen mächtiges, stärkeführendes Häutchen nachzuweisen.

Charakteristisch für die Samen ist ferner das Vorhandensein eines Arillargebildes. Aus Mangel an entwicklungsgeschichtlichem Material konnte nicht festgestellt werden, welche morphologische Dignität diesem Gebilde zukommt. Aber, da es in den meisten Fällen sehr deutlich vom Nabel ausgeht, da es sich in solchen Fällen als eine Art becherförmiger oder zweilappiger Auswuchs des Nabels darstellt, so ist nicht zu zweifeln, daß es sich um einen richtigen, vom Funikulus als Wucherung ausgehenden Arillus handelt. In anderen Fällen, wo dieses Gebilde der Samenschale fest angewachsen ist, ist die Entstehung nicht so deutlich, und in den Fällen, wo die ganze äußere Samenschale von einem dünnen fleischigen Mantel überzogen ist, möchte es erscheinen, daß eine fleischige Samenaußenschale vorliegt, wenn nicht auch in diesen Fällen meist eine kleine, nicht fleischige Partie am Gipfel des Samens, oder eine schmale Furche im fleischigen Mantel längs der Bauch- oder der Rückenlinie den Gedanken nahelegte, daß es sich auch hier um einen großen, den Samen einhüllenden und mit der Samenschale fest verwachsenden Arillus handelt.

Dieser Arillus ist als Verbreitungsmittel der Samen anzusprechen. Er ist meist orange gefärbt und sticht mit seiner Färbung stark von dem glänzenden, dunkelpurpurnen oder schwarzen Samen ab; da die Fruchtwandung meist leuchtend rot gefärbt ist, so wird durch die drei Farben eine starke Kontrastwirkung hervorgerufen. Die Farben rot und gelb-orange, die sogenannten Papageienfarben der Blütenökologen, lassen als Verbreiter Augentiere vermuten. Nur bei einer Art, bei *Cnestis ferruginea* DC., habe ich Angaben in diesem Sinne gefunden; von dieser Art berichtet BAUMANN aus Togo, daß die Früchte die Lieblingsspeise des *Cephalophus Maxwelli*, einer Schopfantilopen- oder Duckerart, seien. Die Früchte dieser und einiger anderer *Cnestis*-Arten sind fleischig und ziemlich groß, von *Cnestis natalensis* (Hochst.) Planch. u. Sonder werden sie unter dem Namen »Wilde Pflirsiche« auch vom Menschen verspeist. Bei den meisten *Connaraceen* dürften aber Vögel und der Kalong als die Verbreiter der Samen angesehen werden. Die in der Regel ziemlich großen Samen, sie haben etwa Bohnengröße, sind ungeschützt, ihre dünne Samenschale kann nicht als Schutz in dieser Hinsicht angesprochen werden, sie wäre für den Vogelschnabel leicht zu entfernen und könnte auch ein längeres Verweilen im Kropf oder Darm eines Vogels nicht aushalten. Gegen die Zerstörung durch die aufsuchenden Tiere sind die Samen offenbar durch die in ihnen enthaltenen giftigen Substanzen gefeit; die Samen von vielen Arten werden als Ratten- oder Hundegift verwendet. Nur die durch hornartiges, aus Reservezellulose bestehendes Endosperm ausgezeichneten, auch ziemlich kleinen Samen von *Manotes* und *Hemadradenia* dürften die Passage durch den Verdauungskanal eines Tieres ohne Beschädigung des Keimlings aus-

halten, und bei diesen Samen haben wir eine dünne, fleischige »Außenschale« des Samens. Bei den anderen Gattungen dürften aber die Samen eher von den sie aufsuchenden Tieren nach Papageienart lutschend ihres Arillus beraubt und dann fortgeschleudert werden, wobei keine Ausstreuerung auf weite Entfernung in Frage kommt. Diese Überlegungen sind in geographischer Hinsicht von Wichtigkeit, da sie zeigen, daß die Verbreitungsmittel der Familie nicht zur Überbrückung weiterer Strecken, z. B. Meeresarme, geeignet sind, daß wir ein schrittweises Ausbreiten auf festem Lande anzunehmen haben werden.

### Der ursprünglichste Typus der Connaraceen.

Ich mußte die Familienbeschreibung so ausführlich geben, mußte auf die meisten auffälligeren Abweichungen so genau eingehen und einige morphologische und ökologische Bemerkungen in die Beschreibung einstreuen, weil diese Angaben zur Beurteilung der Frage nach dem Urtypus der Familie und nach den Progressionen wichtig sind. Fragen wir uns nun, wie die ursprünglichste *Connaracee* ausgesehen haben mag.

Der Habitus spielt bei derartigen systematischen Erwägungen keine ausschlaggebende Rolle. Wir können immerhin annehmen, daß die Lianenform eine sekundäre Anpassung eines Holzgewächses an bestimmte Lebensbedingungen, und daß somit die Baum- oder Strauchform die primitivere ist, und wenn wir bei den *Connaraceen* sehen, daß Sträucher stets in Trockengebieten auftreten, und festhalten, daß Trockengebiete nicht den ursprünglich besiedelten Boden darstellen, so müßte man die Baumform des Holzgewächses als die primitivste ansehen.

Da wir bei den *Connaraceen* stets gefiederte Blätter vorliegen haben, also eine immerhin schon fortgeschrittene Form der Blattausgestaltung, und da sich die weniggliedrigen Blätter in dieser Familie deutlich als Verarmung eines ursprünglich reicher gegliederten Blattes zu erkennen geben, — ich erinnere an die so häufig vorkommende Verarmung der Fiederung nach den (schlechter ernährten) Zweigspitzen hin, — so muß ein einigermaßen reich gegliedertes Blatt das primitive sein. Trifoliolate und unifoliolate Blätter sind also, auch wenn sie bei einer Art konstant vorkommen, als abgeleitet zu betrachten, und ebenso möchte ich eine überreiche Gliederung, eine »mimosoide« Ausgestaltung eines Blattes für abgeleitet halten. Auch die Ausbildung einer deutlichen Spitze (Träufelspitze) ist offenbar ein ökologisch bedingtes und somit später erworbenes Merkmal. Die primitivste *Connaracee* muß also ein Baum mit unpaarig gefiederten, mäßig stark gegliederten Blättern gewesen sein.

Was die Blütenstände angeht, so ist wohl sicher der endständige Blütenstand der primäre, während die Ausbildung axillärer Infloreszenzen, zumal am alten Holze, sekundär erworben ist. An Blüten sind diejenigen die pri-

mitivsten, welche regelmäßig sind, also pentazyklisch-pentamer und zwittrig. Alle Reduktionen in der Zahl der Glieder oder der Kreise sind als Progressionen des Urtypus zu werten, ebenso Komplikationen in der Ausgestaltung der Blütenachse (Androgynophor). Nun sind ja auch bei der einfachsten *Connaracee* diese regulären pentazyklisch-pentameren Blüten schon progressiv. Einmal sind sie heterotristyl, was kein primärer Zustand sein kann, sie müssen von homostylen abgeleitet werden; ferner deutet die gestörte Alternanz zwischen Andrözeum und Gynözeum auf irgendwelche Progression. Leider war das Material der *Agelaea*-Arten, bei welchen überzählige Fruchtblätter sich vorfinden, nicht zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen geeignet oder ausreichend. So konnte nicht festgestellt werden, ob die überzähligen Karpelle etwa die Reste eines ausgefallenen äußeren Karpellkreises darstellen, womit die Alternanz gewahrt wäre, oder ob es sich lediglich um luxuriante Aberationen handelt, was natürlich auch denkbar ist. Es konnte nicht eine Infloreszenz planmäßig darauf untersucht werden, ob etwa die Blüten mit überzähligen Karpellen an hinsichtlich der Ernährung besonders begünstigten Stellen (Hauptachsen) stehen, und ob die Blüten der Nebenachsen etwa eine solche Überzahl von Karpellen nicht zeigen. Zu solchen Studien müßte man an Ort und Stelle zahlreiche lebende Infloreszenzen statistisch untersuchen können, müßte junges Material auf Schnitten studieren.

Unter den *Connaraceen* mit 5 Karpellen sind diejenigen als die primitiveren anzusehen, bei welchen die Karpelle auch zu Früchtchen ausreifen können, wogegen jene Gattungen, bei welchen nur ein einziges der 5 Karpelle ausreift, sicher abgeleitet sind, denn wenn 5 Karpelle angelegt werden, so müssen sie auch ursprünglich befruchtbar und reifend gewesen sein.

Reifen 5 Karpelle, so biegen sie sich, schon aus Platzgründen, radiär nach außen. Reift konstant nur ein einziges Karpell (oder ist überhaupt nur ein Karpell vorhanden), so ist aus Raumgründen ein Auswärtskrümmen nicht erforderlich, und das Festhalten an der Krümmung muß als primitiver als die Aufrichtung des Karpells betrachtet werden. Beim Fruchtkelch muß das Heranwachsen der Sepalen zu einem becherartigen, die Fruchtbasis umfassenden Gebilde als progressiv gegenüber dem Kleinbleiben oder Abfallen betrachtet werden; denn nach der Anthese ist die eigentliche Funktion des Kelches als Schutz und Stütze für die inneren Blütenteile zu dienen, erfüllt, und die Übernahme weiterer Funktionen, wie Schutz und Stütze der heranreifenden Frucht ist ein Folgezustand. Die primäre Öffnungsweise der Früchtchen bei einem apokarpen Gynözeum, dessen Karpelle mehrere Samenanlagen enthalten (sofern keine Beerenfrüchte entwickelt werden, was bei den *Connaraceen* nicht der Fall ist) ist jene, daß das Früchtchen aufspringt, und zwar an der Bauchseite. Schließfrüchte sind also eine sekundäre Bildung, und ebenso ist die Ausbildung einer Öffnungslinie längs des Mittelnerven des Fruchtblattes, die Ausbildung einer Hülse also, eine progressive

Neuerwerbung, zumal da sich eine solche Ausbildung nur findet, wenn im apokarpen Gynözeum eine Reduktion bis zur Einzahl stattgefunden hat. Für die *Connaraceen* ist ferner die basale Anheftung der Samenanlagen als primär zu betrachten, denn lateral angeheftete, anatrope Samenanlagen finden sich nur bei Gattungen, welche auch sonst Progressionen zeigen, z. B. die Einzahl des Karpells.

Das Gleiche, was von den Früchten oben ausgeführt wurde, gilt auch für die Samenanlagen. Da sich regelmäßig im Karpell zwei Samenanlagen befinden, müssen sie auch primär entwicklungsfähig gewesen sein, und der Zustand, daß in der Regel nur eine der beiden Samenanlagen sich entwickelt, ist ein sekundärer.

Unter der Voraussetzung, daß die pseudobaccate Samenschale mancher *Connaraceen*-Gattungen als mit der Samenschale fest verwachsener, großer Arillus zu betrachten ist, wäre ferner ein basaler, zweilappiger oder becherförmiger Arillus als ursprünglicher anzusehen.

Schwieriger liegt die Sache hinsichtlich des Endosperms. Für die *Connaraceen* bin ich unbedingt der Ansicht, daß hier das Endosperm ein primärer Charakter ist. Es ergibt sich dies schon allein daraus, daß reichliches Endosperm nur bei Gattungen vorkommt, die auch in anderen Merkmalen primitiv sind, die z. B. regelmäßig pentazyklisch-pentamere Blüten haben. Auch das durch zwei stärkeführende Zelllagen kaum angedeutete Nährgewebe von *Cnestidium* spricht m. E. eher dafür, daß wir es mit einem verschwindenden und nicht mit einem werdenden Organ zu tun haben. Daß Bildung von Reservezellulose einen fortgeschrittneren Zustand gegenüber der Ablagerung von Reservestoffen in den Zellen bedeutet, dürfte für die Familie nicht zu bestreiten sein, weil Reservezellulose als Endosperm sich nur bei auch sonst abgeleiteten Gattungen findet. Was die Lage des Würzelchens angeht, so ist die Verschiebung des Würzelchens vom Gipfel des Samens nach einer der Seiten als sekundär anzusehen, da die Verschiebung mit einer Komplizierung der Kotyledonen (ungleiche Größe, pel-tate Basis, usw.) zusammenhängt, und da eine solche Verschiebung nur bei Gattungen sich einstellt, bei denen kein Nährgewebe vorkommt. Die apikale Lage des Würzelchens ist demnach die primäre.

Als Urtypus der *Connaraceen*, oder doch ihrem Urtypus nahestehend, müssen wir also eine Pflanze betrachten, bei welcher regelmäßig pentazyklisch-pentamere Blüten vorhanden sind. Alle 5 Karpelle können reifen, jedes halgfruchtartige, aufspringende Früchtchen enthält zwei reife, aus anatropen Samenanlagen hervorgegangene Samen mit basalem Arillus. Ein Fruchtkelch fehlt oder ist klein. Die Samen haben reichliches, fleischiges Nährgewebe; das Würzelchen liegt apikal. Die Blätter der baum- oder strauchartigen Arten sind mäßig gefiedert, die Blättchen sind nicht auffällig zugespitzt, anatomische Komplikationen wie Spikularzellen, Büschelhaare usw. fehlen.

### Die ursprünglichste Connaraceen-Gattung.

Wenn wir von diesen Gesichtspunkten aus die einzelnen Gattungen der *Connaraceen* betrachten, so zeigt sich sofort, daß die Gattung *Cnestis* jene sein muß, welche dem Urtypus am nächsten kommt. Hier treffen alle geforderten Merkmale bis auf eines, nämlich das Vorhandensein von zwei Samen im Follikel, zu; bei *Cnestis* wird der Regel nach nur ein Same zur Reife gebracht. Darin hat sich die Gattung also vom mutmaßlichen Urtypus entfernt, ebenso natürlich in der Stellung der Karpelle und in der stets auftretenden Heterostylie.

Zwei reifende Samen treffen wir nur bei einer Gattung der Familie an, bei *Jollydora*. Diese Gattung ist aber in allen anderen Merkmalen nicht primitiv. Es handelt sich um kleine Schopfbäume, deren Blüten am alten Holze, am Stamme oder an älteren Zweigen, stehen; in der Blüte ist nur ein einziges Fruchtblatt vorhanden; die Frucht springt bei der Reife nicht auf; die Samen sind ohne Endosperm; alles Merkmale, die für einen abgeleiteten Typus sprechen.

Daß *Jollydora* die Fähigkeit zur Reifung der beiden Samen neu erworben habe, ist kaum wahrscheinlich, denn gerade bei dieser Gattung mit ihren Schließfrüchten wäre ein einziger Same zu erwarten. Es ist ja eine nur zu bekannte Tatsache, daß Progressionen nicht gleichmäßig auf der ganzen Linie auftreten, sondern daß sie sich im Gegenteil sehr ungleichmäßig einzustellen pflegen, indem eine Gruppe in vielen Merkmalen sehr fortgeschritten sein kann, irgendein primitives Merkmal aber merkwürdig zäh festhält, während gerade dieses Merkmal bei anderen Gruppen schon längst verloren ist. Die regelmäßige Entwicklung von zwei Samen in den Früchtchen von *Jollydora* stellt m. E. ein ancestrales Merkmal dar, welches sonst bei keiner Gattung der Familie erhalten ist.

Ich habe früher auf Grund des Vorhandenseins nur eines Karpells in der Blüte von *Jollydora* diese Gattung mit *Connarus* und *Ellipanthus* zu einer engeren Gruppe vereinigt (Vergl. Anat. u. System. Connar., 1910). Nach meinen nunmehrigen Erfahrungen in der Familie liegen hier die Verwandtschaftsverhältnisse aber durchaus nicht so einfach und klar zutage, daß ich mein früheres Vorgehen noch aufrecht erhalten könnte. Wie sich im Verlaufe dieser Arbeit noch mehrfach zeigen wird — und die Tatsache wird dann auch begründet werden —, treffen wir innerhalb der Familie immer wieder auf Parallelentwicklungen, die nicht mit Verwandtschaft verwechselt werden dürfen, und so ist auch das Auftreten von Gattungen mit nur einem einzigen Karpell lediglich ein Ausdruck paralleler Entwicklungsrichtung. Ich stelle mir nunmehr vor, daß unter Ausfall von Zwischenformen *Jollydora* direkt von Urahnen der Familie abgeleitet werden muß und den übrigen Gattungen der Familie zu koordinieren ist. Mithin halte ich die von GILG ausgesprochene Ansicht (Nat. Pflzfam. ed. I, Nachtr. 4,

1897, S. 498), daß *Jollydora* eine eigene Unterfamilie zu bilden hat, für vollauf gerechtfertigt. Diese Unterfamilie der *Jollydoroideae* hat sich im Gegensatz zur anderen, von *Cnestis* ausgehenden Unterfamilie der *Connaroidae*, nicht weiter entwickelt.

Die Arten der Gattung *Cnestis* verteilen sich auf zwei Untergattungen und jede dieser Untergattungen zerfällt wiederum in zwei Sektionen. Für diese Gruppierung läßt sich nachfolgender Schlüssel aufstellen, aus welchem sich die Merkmale der Gruppen am besten ergeben werden.

- |   |                                    |
|---|------------------------------------|
| A. Früchtchen abgerundet, nicht geschnabelt, außen mit kleinen, spitzigen Börstchen besetzt, zwischen denen nur ganz vereinzelt längere Borstenhaare stehen. Blütenstände terminal oder axillär. Blumenblätter entweder kurz, rundlich, nur halb so lang als die Kelchblätter, oder länglich und ebenso lang wie die Kelchblätter oder doch nur wenig länger als diese. In anatomischer Hinsicht: ein Kristallzellbelag ober- und unterhalb der Venen der Blättchen fehlt . . . . . | Untergatt. 1: <i>Eucnestis</i>     |
| a. Blütenstände terminal. Blumenblätter halb so lang als die Kelchblätter . . . . .   | Sekt. 1: <i>Brevipetalae</i>       |
| b. Blütenstände axillär, am alten Holze. Blumenblätter so lang wie die Kelchblätter oder doch nur wenig länger  | Sekt. 2: <i>Aequipetalae</i>       |
| B. Früchtchen in einen langen schnabel- oder hornartigen Teil ausgezogen, außen dicht mit kurzen abgerundeten oder mucronaten Börstchen besetzt, dazwischen zahlreiche, leicht abfallende, lange Borstenhaare. Blütenstände axillär. Blumenblätter länger als die Kelchblätter oder ebenso lang wie diese, dann aber Kelchblätter petaloid. In anatomischer Hinsicht: Venen der Blättchen ober- und unterseits mit einem Kristallzellbelag . . .                                    | Untergatt. 2: <i>Ceratocnestis</i> |
| a. Blumenblätter länger als die brakteoiden Kelchblätter  | Sekt. 3: <i>Longipetalae</i>       |
| b. Blumenblätter so lang als die petaloiden Kelchblätter  | Sekt. 4: <i>Macrosepalae</i>       |

Von diesen vier Gruppen ist die Untergattung *Eucnestis* als die ursprünglichere und die Untergattung *Ceratocnestis* als die abgeleitete anzusehen. Denn die Verlängerung der Frucht in einen so auffallenden schnabelartigen Teil, die stets axillären am alten Holze stehenden Blütenstände und die Bedeckung der Frucht mit abfallenden »Brenn«borsten sind doch wohl als Folgezustände zu betrachten. Unter den *Eucnestides* halte ich nun die Sektion 1: *Brevipetalae* für die primitivste, da bei ihr allein die terminalen Blütenstände sich finden, und Kauliflorie jedenfalls ein abgeleiteter Zustand ist. Damit will ich jedoch nicht gesagt haben, daß die kurzen Petalen dieser Sektion primitiv seien, im Gegenteil, diese müssen einen abgeleiteten Zustand darstellen. Denn es ist unerfindlich, daß eine so stark auf Insektenbestäubung eingestellte Blüte, wie es die heterostyl-trimorphe Blüte der *Connaraceen* und auch von *Cnestis* § *Brevipetalae* ist, primär einen so schwach entwickelten Schauapparat gehabt haben sollte. Es haben sich also in der Untergattung *Eucnestis* die Sektion *Brevipetalae* durch Aus-

bildung kurzer Petalen, die Sektion *Aequipetalae* durch Ausbildung von Kauliflorie vom vermutlichen Typus schon entfernt, und letzterer Weg hat zur Weiterentwicklung nach *Ceratocnestis* geführt. Der Urtypus selber ist nicht erhalten.

Von der Untergattung *Ceratocnestis* ist die Sektion *Macrosepalae* abgeleitet, der petaloide Kelch ist m. E. sekundär erworben.

Da *Cnestis* dem Urtypus der Familie jedenfalls sehr nahe steht, können wir aus der Charakteristik dieser Gattung noch einige weitere Merkmale als für die Familie wahrscheinlich primitiv ableiten, wobei zur Vermeidung von Trugschlüssen natürlich die Verhältnisse sehr sorgsam abgewogen und die Ergebnisse der Untersuchung der anderen Gattungen in Betracht gezogen werden müssen. Es zeigt sich, daß bei *Cnestis* der Kelch stets die valvate, oder, da es sich in Wirklichkeit um eine ganz schmale Deckung handelt, wohl besser pseudovalvate Ästivation hat, so daß eine solche Ausbildung des Kelches als primitiv bezeichnet werden kann. Ferner sind die Früchtchen von *Cnestis* stets dicht behaart, und unter Berücksichtigung der Tatsache, daß die Fruchtknoten der *Connaraceen* stets behaart sind, diese Behaarung aber bei vielen Gattungen bei der Reife der Frucht mehr oder weniger, z. T. auch völlig verloren geht, kann man Früchtchen, welche dichte Behaarung zeigen als ursprünglicher, als die kahlen oder fast kahlen auffassen.

### Die Gliederung der Gattung *Connarus*.

Ehe ich in die weitere Diskussion der Gliederung der Familie von *Cnestis*-artigen Vorfahren aus eintrete, möchte ich zunächst die Gliederung der Gattung *Connarus* besprechen, weil sich dabei Prinzipien ergeben werden, welche für meine Auffassung der Gruppierung der Familie von Wichtigkeit sind.

Die Gattung *Connarus* ist die artenreichste der Familie und zugleich die einzige Gattung, deren Vertreter in allen Tropen vorkommen. Ihre etwa 125 Arten finden sich sowohl in den Tropen der alten als auch der neuen Welt. Aus dieser pantropischen Verbreitung der Gattung werden sich später wichtige Fingerzeige bezüglich der Wanderungsgeschichte der Familie ableiten lassen, hier interessiert zunächst lediglich das Morphologische.

Die Gattung *Connarus* ist sicher monophyletisch. Es spricht dafür ihr einheitlicher anatomischer Bau, namentlich das Vorkommen von Sekretlücken in allen parenchymatischen Teilen, Sekretlücken, die sonst in der Familie nicht vorkommen. Ferner tragen alle Arten der Gattung in charakteristischer Weise an den Filamenten und Theken kleine Drüsenhaare. Solche Drüsenhaare kommen auch bei anderen Gattungen der Familie vor und außer an den Staubblättern auch an anderen Organen der Arten von *Connarus*, aber sie sind in ihrer Verteilung an den Staubblättern gerade für *Connarus* sehr charakteristisch. Sie kommen dort, abgesehen von den

Staubfäden, wo sie besonders an den längeren Staubblättern ausgebildet sind, während sie an den kürzeren fehlen können, an der Spitze des Konnektivs als kleiner Schopf vor und meist auch am oberen, nach dem Umkippen des Staubbeutels unteren Rande der Theken, wo sie ebenfalls in kleinen Büscheln stehen. Auch der einheitliche Typus der Spaltöffnungen (kronater oder *Ranunculaceen*-Typ) wäre zu erwähnen. In blütenmorphologischer Hinsicht haben alle *Connarus*-Arten Blüten mit einem einzigen Karpell und mit zwei Kreisen von Staubblättern, von denen der innere Kreis häufiger staminodial ausgebildet ist.

Während die meisten Bearbeiter der Gattung, soweit sie sich umfassender mit ihr beschäftigten, wie z. B. PLANCHON, die Arten nach geographischen Gesichtspunkten in *Neogeae* und *Gerontogae* gruppieren, fehlt es doch auch nicht an Hinweisen für eine natürlichere Einteilung der Gattung. So hat RADLKOFER (Sitzber. Bayr. Akad. Wiss. München XIV, 1886, u. XX, 1890) auf den Bau der Haare einer Reihe von amerikanischen Arten hingewiesen. Bei diesen Arten findet sich nicht der sonst für die Gattung charakteristische Haartypus, das einzellige, gelegentlich durch eine Sekundärwand auch zweizellige, ungleich zweiarmige Haar, sondern es gehen aus einer Kombination solcher Haare sympodial verzweigte, mehrzellige, vielästige, bäumchenförmige Haare hervor. Ferner hat RADLKOFER darauf hingewiesen, daß sich aus dem Vorhandensein oder Fehlen einer Behaarung des Endokarps systematische Schlüsse ziehen lassen dürften. MIQUEL hingegen versucht die Arten nach der Zahl der fertilen Staubblätter einzuteilen, wobei er noch andere Merkmale heranzieht. Seine Einteilung lautet (in Fl. Ind. Bat. Suppl., 1861, 529):

- Subgen. I: Species genuinae, decandrae; folliculi antice solum hiantes, semine demissius inserto suberecto.
- Subgen. II: *Erythrostigma* (Hasskarl): Stamina alterna castrata, nunc fere plane abortiva. Carpellum unicum. Folliculus subchartaceus sutura utraque perspicua, antice hiante, postica facile solubili, probabiliter demum etiam aperiunda, valvis coriaceo-chartaceis, intus saepius pilis glandulosis inspersis. Semen suturae medio insertum, basi arillatum.

Diese Einteilung MIQUELS ist nun völlig irrig. Zu seinen »species genuinae« rechnet er *Connarus Diepenhorstii* und *C. polyphyllus*. Beide Arten gehören aber nicht zur Gattung, *C. Diepenhorstii* ist eine *Castanola*<sup>1)</sup> (*Agelaea*), *C. polyphyllus* ist eine *Cnestis* (*C. palata*). Es gibt keinen *Connarus* mit 5 Karpellen und mit basal angehefteten Samenanlagen. Nur MIQUELS zweite Gruppe, »*Erythrostigma*« enthält wirkliche *Connarus*-Arten, *C. semidecandrus*, *C. pyrrocarpus*, *C. lucidus* und *Tricholobus fulvus*. Und dennoch steckt etwas Wahres in MIQUELS Einteilung, auf welche ich erst aufmerksam wurde, nachdem mir das betreffende Kriterium schon lange aufgefallen war.

1) Vgl. S. 234.

Alle Versuche, die ich unternahm, die Arten der Gattung *Connarus* in natürlicher Weise zu gruppieren, scheiterten immer wieder daran, daß auf Grund der gewählten Merkmale ganz unnatürlich anmutende Kombinationen sich ergaben. So führten Versuche der Einteilung nach dem Haartypus, nach dem Vorhandensein von Staminodien, nach der Behaarung der Petalen oder des Endocarps, nach der Form der Frucht, ob asymmetrisch oder subsymmetrisch, nicht zum Ziele. Da fiel mir auf, daß bei einzelnen Arten sich die Frucht leicht spalten läßt, so daß sie in zwei Hälften zerfällt, während bei anderen Arten eine solche Halbierung nur unter Anwendung erheblicher Gewalt möglich war und auch dann nicht zu einer Spaltung, sondern zu Zerreißen an der Dorsalseite führte. Im Verlaufe weiterer Untersuchungen in dieser Richtung stellte ich fest, daß solche leichte Spaltbarkeit sich nur bei *Connarus*-Arten findet, während bei allen anderen Gattungen der Familie und bei einem Teil der *Connarus*-Arten die Früchtchen an der Rückenlinie nicht zu spalten waren. Darin liegt das Richtige der Beobachtung MIQUELS, daß wenigstens bei vielen *Connarus*-Arten längs des Mittelnerven des Fruchtblattes »sutura . . . postica facile solubili, probabiliter demum etiam aperiunda« ist.

Ich sehe in der Ausbildung einer Dehiszenzlinie längs des Rückens des Früchtchens, in der Ausbildung einer Hülse (legumen) also, eine entscheidende Progression. Während die Fruchtform ohne solche Dehiszenz, d. h. die Balgfrucht (folliculus) ursprünglich bei mehrkarpelligen, apokarpen Gynözeen sich findet und zuweilen bei einkarpelligen erhalten ist, bedeutet die Ausbildung einer Hülse gewissermaßen die Folgerung aus der Einkarpelligkeit und deren Fixierung und Durchbildung. Sie bedeutet eine Erweiterung der Einrichtung zur Samenausbreitung insofern, als bei zahlreichen Früchtchen die von Tieren abzuholenden Samen in den radial nach außen gebogenen und nur an der Bauchseite aufspringenden Follikeln auf einer Fläche den Tieren dargeboten werden, während bei einem einzigen, oft aufgerichteten Karpell der einzige Same tunlichst von allen Seiten sichtbar sein muß. Diese Sichtbarmachung des Samens läßt sich allerdings auch durch andere Behelfe erreichen, so u. a. durch das Herausschieben und die Drehung des Samens, wie es sich z. B. bei *Byrsocarpus* findet, durch Abfallen der unregelmäßig einreißenden Fruchtwandung über den stehenbleibenden Samen, was bei *Santaloides* vorkommt, doch scheint mir die Ausbildung erweiterter, regulärer Öffnungsmöglichkeiten der Frucht der fortgeschrittenere Weg zu sein, dem gegenüber die anderen Wege als Behelfe zu werten sind.

Wir haben also bei der Gattung *Connarus* zwei große Gruppen zu unterscheiden, eine Gruppe von Arten mit Balgfrüchten und eine zweite mit Hülsen. Sehen wir uns einmal die geographische Verbreitung beider Gruppen an.

Die erste Gruppe mit den Balgfrüchten, ich nenne sie *Connarellus*, ist verbreitet im tropischen Amerika, sie fehlt in Afrika und tritt in einer

Reihe zerstreut vorkommender Arten im tropischen Asien, Papuasien und Melanesien wieder auf. So gehören die einzige australische Art der Gattung, *C. conchocarpus*, und die am weitesten nach Osten reichende Art, *C. Pickeringii* der Fidschi-Inseln in dieser Gruppe. Da die Gattung *Connarus* sicher monophyletisch ist und somit auch für die ursprünglichere Untergattung mit Balgfrüchten monophyletischer Ursprung angenommen werden muß, so ergibt sich, wie später auszuführen sein wird, daß die Gattung, und damit eine der höchsten Progressionsstufen der Familie eine sehr alte sein muß.

Die altweltlichen Arten der nach IRMSCHERS Terminologie (Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg V, 1922) in Großdisjunktion nach I, III verbreiteten Untergattung *Connarellus* sind als Ganzes betrachtet deutlich, wenn auch geringfügig von den neuweltlichen verschieden, und im einzelnen in verschiedenen Richtungen progressiv entwickelt. Die neuweltlichen Arten der Untergattung dagegen erscheinen wenig abgewandelt und in sich ziemlich einheitlich. Sollte man nicht darin den Ausdruck erblicken für die Tatsache, daß eine Gruppe an ihrem Entstehungsherd ziemlich konstant bleibt, während sie in neu eroberten Gebieten unter geänderten Außenbedingungen größere Neigung zu Abänderungen zeigt?

Zum Verständnis des Folgenden muß ich nun etwas näher auf den Bau der Fruchtwandung von *Connarus* eingehen. Unter der Epidermis des Perikarps befindet sich eine unterschiedlich starke Lage parenchymatischen Gewebes, in welches zahlreiche in den nach der Rückenseite zu verschobenen oder sogar geschnabelten Gipfel der Frucht verlaufende, vielfach anastomosierende Leitstränge eingelagert sind. Je nach der Stärke und der Konsistenz des parenchymatösen Mesokarps treten nun diese Stränge beim Trocknen der Frucht mehr oder weniger stark an der Außenseite als streifiges Netzwerk hervor. Ist das Mesokarp dick und wenn auch nicht direkt fleischig, so doch verhältnismäßig weich, oder ist es holzig, so treten diese Stränge wenig hervor, anders bei dünnem Mesokarp. Das Endokarp besteht aus einer sklerenchymatischen Gewebelage, es ist pergamentartig zäh. An der Bauchseite und zuweilen auf einem kleinen oberen Teil der Rückenlinie ist diese sklerenchymatische Endokarplage unterbrochen, so daß hier leicht ein Aufspringen der Frucht erfolgen kann, während sonst diese Lage dem Spalten der Frucht erheblichen Widerstand entgegensetzt. Bei den Arten mit hülsenartigen Früchtchen ist nun auch längs der ganzen Rückenlinie die sklerenchymatische Endokarpschicht nicht oder nur schwach entwickelt, so daß auch hier eine glatte Trennung leicht möglich ist. Das Fehlen der sklerenchymatischen Schicht an der Dorsalseite kennzeichnet sich dem bloßen Auge als Depression oder Furche, an der Außenseite meist als stärkere Kielbildung längs des Rückens.

Bei den amerikanischen Arten von *Connarellus* nun ist das Mesokarp stark entwickelt, es ist fast fleischig. Am trockenem Früchtchen, das einen

dunkelbraunroten Farbton aufweist, treten die Nerven wenig hervor, die Frucht ist fast glatt, oder unabhängig von den Nerven durch Eintrocknen leicht gerunzelt. Bei den asiatischen Arten dagegen ist das Mesokarp weniger stark entwickelt, es scheint nicht halb fleischig zu sein, der Farbton des reifen Früchtchens ist mehr ein ockergelber, lederbrauner bis umbrabrauner, die Nervatur tritt deutlich in Erscheinung; oder das Mesokarp ist mehr holzig, die Frucht ist dann völlig glatt, da keine Schrumpfung eintreten, die Nerven also nicht vortreten können. Das sind gewiß geringe Unterschiede, sie zeigen aber doch, daß innerhalb der Untergattung in beiden Verbreitungszentren verschiedene Entwicklungswege eingeschlagen worden sind. Dazu kommt dann noch, daß, wie schon erwähnt, bei den asiatischen Arten mannigfache Progressionen auftreten. So finden wir hier Arten mit verzweigten Haaren, solche mit Reduktion im Andrözeum und schließlich solche, die unter Beibehaltung des Follikels als Fruchtart in der Fruchtform eine Progression zeigen.

Auch hier muß ich etwas weiter ausholen. Wie ich schon weiter oben andeutete, ist es bei Vorhandensein von fünf reifenden Früchtchen für die Samenausbreitung von Vorteil, wenn sich diese Früchtchen radiär nach außen biegen, und für diese Krümmungen, welche kausal wohl durch Platzmangel im Inneren der Blüte bei fünf schwellenden Fruchtknoten bedingt sind, ist es von Vorteil, wenn jedes Karpell an seinem Grunde verschmälert ist und gewissermaßen auf einem Stiel aus dem Zentrum der Blüte herausgehoben wird. Ist nun ein einziges Früchtchen vorhanden, einerlei ob trotz Vorhandensein von 5 Karpellen ständig nur eines ausreift oder ob nur 4 Karpell in der Blüte vorhanden ist, so ist eine Auswärtskrümmung der Frucht nicht erforderlich, da ja im Zentrum der Blüte keine weiteren Früchtchen den Raum beengen; das einzelne Früchtchen kann also in der Fortsetzung der Blütenachse aufgerichtet sein. Während im Falle der Außenkrümmung die Früchtchen schief, d. h. zygomorph werden, können sie im zweiten Falle radiär bleiben, so wie es der Fruchtknoten auch annähernd war.

Bei der Gattung *Connarus* haben wir nun Arten, welche zygomorphe Früchtchen entwickeln, andererseits auch solche mit nahezu radiären. Den radiären Bau für den primitiveren zu halten, weil er der Gestalt des Karpells am nächsten kommt, wäre m. E. ein Trugschluß. Es wäre in diesem Falle die Ausbildung zygomorpher Früchtchen bei einer einkarpelligen Gattung nicht verständlich. Sie wird es aber sofort, wenn wir annehmen — und das kann man ohne weiteres —, daß die Gattung *Connarus* von Ahnen abstammt, bei welchen fünf reifende Karpelle in der Blüte vorhanden waren, Karpelle, die sich bei der Reife nach außen krümmten; und daß diese äußere Gestalt des Einzelfrüchtchens sich auch erhalten hat bei Vorfahren, bei denen nur ein einziges der 5 Karpelle ausreifte und von diesen Vorfahren weiter auf *Connarus* überkommen ist, nachdem bei dieser Gattung die doch nicht mehr reifenden Karpelle in Wegfall gekommen

waren. Dann hat sich sekundär, weil ein Auswärtskrümmen aus Platzfragen nicht mehr erforderlich war (um es teleologisch auszudrücken), diese Krümmung bei einigen Artkomplexen rückgebildet und so sind einigermaßen orthotrope Früchtchen entstanden. Die Richtigkeit dieser Ableitung zeigt sich auch aus der Entwicklung der betreffenden orthotropen, radiären Früchtchen. Im jugendlichen, nicht voll ausgereiften Zustande sind sie stets sichelartig gebogen, wie z. B. besonders schön zu sehen ist bei *C. falcatulus* Bl., von dessen nicht ganz reifen Früchtchen die Art den Speziesnamen hat. Ganz reife Früchtchen — sie sind in den Herbarien selten, BLUMES Originalmaterial zeigt sie nicht — sind fast ganz aufgerichtet und kaum noch bilateral-symmetrisch.

Die Entwicklung orthotroper Früchtchen ist nun bei *Connarus* mindestens zweimal unabhängig voneinander erfolgt, einmal bei den altweltlichen Arten von *Connarellus*, das zweite Mal bei altweltlichen Arten mit Hülsenfrucht. Die amerikanischen Arten mit Balgfrucht und jene mit Hülsen haben diese Progression nicht erreicht, wie auch die Progression der Reduktion im Andrözeum in Amerika nicht erreicht worden ist. Bei den neuweltlichen Arten findet sich als Progression, abgesehen von dem Auftreten von konstanter Dreizähligkeit der Blätter, nur die Bildung von verzweigten Haaren, hier aber nicht bei *Connarellus*, sondern bei Arten mit Hülsenfrucht. Auch die verzweigten Haare sind also mehrfach unabhängig voneinander aufgetreten.

Betrachten wir nun die *Connarus*-Arten mit Hülsenfrucht näher, so zeigt es sich, daß bei den amerikanischen Arten fast durchweg der gleiche Bau der Fruchtschale wiederkehrt, den auch die dortigen Arten von *Connarellus* zeigen, also die dicke parenchymatische Lage des Mesokarps, welche beim Trocknen dunkel-rotbraun wird und die Nerven, wenn überhaupt, so nur undeutlich hervortreten läßt. Nur bei einer Art, bei *C. Lambertii* (DC.) Sagot, ist das Früchtchen deutlich gestreift und heller. Bei den altweltlichen Arten dagegen haben wir, entsprechend den dortigen *Connarellus*-Arten, auch die verschiedenste Ausbildung der Fruchtwandung, die jedoch niemals so trübpurpurn gefärbt ist wie bei den neuweltlichen. Wir haben hier entweder dick-holzige Fruchtwandung ohne hervortretende Nerven, oder dünne, fast pergamentartige Fruchtwandung mit deutlich vortretenden Nerven. Daraus dürfte sich entnehmen lassen, daß die altweltlichen und neuweltlichen *Connarus*-Arten mit Hülsenfrucht nicht einheitlichen Ursprungs sind, sondern daß auf beiden Erdhälften nach der Isolierung dieser Erdteile und der beginnenden Spezialisierung ihrer Flora sich unabhängig voneinander die Hülsenfrucht ausgebildet hat. Während die Gattung als Ganzes und somit auch ihre älteste und primitivste Untergattung *Connarellus* mit Balgfrüchten monophyletisch ist, und daher auch mit einem gemeinsamen Namen belegt werden kann, so wäre eine Gruppe, welche alle jene Arten mit hülsenartiger Frucht umfaßte, polyphyletisch und damit

unnatürlich. Wir müssen mithin eine Dreiteilung der Gattung vornehmen, indem wir den *Connarellus*-Arten mit Balgfrüchten einmal die amerikanischen und zum andern die gerontogenen Arten mit hülsenartigen Früchtchen als koordinierte Gruppen gegenüberstellen. Damit ist die Natürlichkeit der Gruppierung der Entwicklung entsprechend gewahrt, allerdings wohl nur im großen und ganzen, denn es scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein, daß zwar die amerikanische Gruppe der Hülsenträger einheitlich ist, daß aber auf der alten Welt die Entwicklung der Balgfrucht zur Hülse mehrfach vor sich gegangen ist. Doch wenn wir solchen Gedankengängen nachgehen, so verlieren wir uns bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse der einzelnen Arten ins Uferlose, die Schlüsse, die gezogen werden könnten, sind so hypothetisch und anfechtbar, daß mit ihrer Aufstellung nichts gewonnen wäre, im Gegenteil, jede praktische Verwendbarkeit der Einteilung vernichtet würde. Ich halte es daher für angebracht, mich entsprechend unserer derzeitigen Kenntnis mit einer Dreiteilung der Gattung zu begnügen, der Hinweis auf eine mögliche polyphyletische Entstehung der dritten Gruppe muß genügen und soll den Weg weiterer Forschungen andeuten.

Wir kommen also zu folgender Einteilung der Gattung *Connarus*:

- A. Frucht balgfruchtartig. Amerikanische und asiatische Tropen . . . . . Untergatt. 1: *Connarellus*
- B. Frucht hülsenartig.
- a. Amerikanische Arten. Fruchtwandung meist dicklederig, meist ohne deutliche Nervenstreifung, trocken von purpurbrauner Farbe . . . . . Untergatt. 2: *Neoconnarus*
- b. Altweltliche Arten. Fruchtwandung entweder holzig ohne Nerven oder dünner mit deutlich vortretenden Nerven, trocken von mehr gelb- oder sattbrauner Farbe . . . . . Untergatt. 3: *Euconnarus*

(Der Name *Euconnarus* wurde für die dritte Untergattung gewählt, weil die älteste beschriebene Art, *C. monocarpus* L., hierher gehört).

Zu der ersten Untergattung, zu *Connarellus*, habe ich schon weiter oben bemerkt, daß die in sich recht einheitlichen amerikanischen Arten von den altweltlichen abweichen, woraus sich eine Sektionsbildung innerhalb dieser Untergattung ergibt. Es sei noch angefügt, daß auffallenderweise bei sämtlichen amerikanischen Arten von *Connarellus* die Blätter trifoliolat, also in meinem Sinne progressiv sind; es ist also ein Artenausfall von primitiveren Arten mit gefiederten Blättern anzunehmen, es sei denn, daß solche noch nicht bekannt sind. Unter den neuweltlichen Arten von *Neoconnarus* (den neuweltlichen Arten mit Hülsenfrucht also) finden sich reichlich solche mit gefiederten Blättern, wie auch bei den altweltlichen Arten von *Connarellus* und *Euconnarus*.

Ferner habe ich weiter oben erwähnt, daß bei einer Reihe altweltlicher Arten von *Connarellus* das Früchtchen orthotrop ist, und daß hier auch sonst eine ganze Reihe von Progressionen auftreten, wie Reduktion

im Andrözeum, Ausbildung verzweigter Haare. Da wir es bei *Connarellus* mit einer sehr alten Gruppe zu tun haben, von welcher anscheinend nur Splitter auf unsere Tage überkommen sind, so müßte man die Sektion der altweltlichen Arten der Untergattung entsprechend den aufgetretenen Progressionen in eine Reihe von Untersektionen auflösen, z. B. eine Untersektion mit Reduktion im Andrözeum, eine weitere mit verzweigten Haaren und eine dritte endlich mit orthotropen Früchtchen. Da sich aber gezeigt hat, daß die Ausbildung verzweigter Haare zweimal unabhängig voneinander innerhalb der Gattung aufgetreten ist, und daß auch die Reduktion im Andrözeum mehrfach auftreten, so stünde man bei einer solchen Aufteilung wieder wie oben bei *Euconnarus* vor der Frage, ob damit der natürlichen Systembildung gerecht geworden wäre, oder ob man nicht trotz weitgehender Aufteilung der Sektion dennoch Polyphyletisches, von einem Gesichtswinkel aus Gesehenes, in den einzelnen Gruppen vereinigt hätte. Die Bildung verzweigter Haare oder von Staminodien könnte ja wie bei der Gattung auch innerhalb einer Sektion mehrfach aufgetreten sein. Ich halte es daher für zweckmäßiger, vorläufig eine weitere Teilung der altweltlichen Sektion von *Connarellus* nicht zu versuchen, zumal es sich nur um wenige Arten handelt, die ja doch entsprechend den auftretenden Merkmalen im Bestimmungsschlüssel zu gruppieren sein werden, d. h. also für zweckmäßiger, diese Gruppierungen nicht einzeln mit Namen zu belegen. Lediglich die Gruppe mit orthotropen Balgfrüchtchen möchte ich herausstellen, da sie sehr einheitlich und sicher monophyletisch ist. Die Arten dieser Gruppe sind ausgezeichnet durch bei fast allen Arten auf beiden Seiten, bei einer Art, *C. olygophyllus*, nur auf der Außenseite dicht filzige Petalen, durch das innen filzige Früchtchen, dessen Mesokarp schwammig ist und zumal in dem dicken plumpen Stipes schwammiges Gewebe zeigt. Dieses schwammige Gewebe ist so auffällig, daß man an Ausbildung eines Schwammgewebes zu denken versucht ist.

Das Gesagte ergibt folgendes Bild der Gliederung von *Connarellus*<sup>4)</sup>:

- |   |  |
|---|--|
| A. Neuweltliche Arten. Früchtchen trocken dunkel-purpurn, runzelig oder glatt, aber nicht nervig genetzt. Blätter, soweit bekannt, stets dreizählig | Sekt. 4: <i>Neoconnarellus</i>           |
| B. Altweltliche Arten. Früchtchen trocken lederbraun bis dunkelbraun, aber nicht purpurn, mehr oder weniger deutlich (meist deutlich) nervig-netzig | Sekt. 2: <i>Palaeoconnarellus</i>        |
| a. Früchtchen schief, bilateral-symmetrisch . . . . .   | Untersekt. 4: <i>Eupalaeoconnarellus</i> |
| b. Früchtchen fast symmetrisch, spindel- oder keulenförmig . . . . .  | Untersekt. 2: <i>Pseudomphalobium</i>    |

4) Eine zusammenfassende Tabelle der Gruppierung der Gattung werde ich am Schlusse meiner Arbeit geben und diese Tabelle aus Nomenklaturgründen in lateinischer Sprache abfassen. Die Teiltabellen füge ich jeweils ein, um für die weitere Diskussion der Gruppierung der Arten der Gattung die schon besprochenen Gruppen mit dem von mir gewählten Namen belegen zu können und weil sich in Tabellenform diese Namen leichter als in längeren Ausführungen geben lassen (vgl. S. 242).

Ich wähle den Namen *Pseudomphalobium*, weil GAERTNER unter dem Namen *Omphalobium indicum* einen *Connarus* mit gerader Frucht beschrieben hat, es sich bei diesem *Omphalobium indicum* aber um einen Vertreter der Untergattung *Euconnarus*, um *C. monocarpus* L., handelt. Die übrigen Namen sind in ihrer Bildung wohl ohne weiteres verständlich.

In der zweiten Untergattung, *Neoconnarus*, hat ein großer Teil der Arten die durch RADLKOFERS Untersuchungen bekannt gewordenen, schon mehrfach erwähnten verzweigten Haare ausgebildet. Diese Ausbildung muß unabhängig von jener ganz übereinstimmenden bei asiatischen Arten vorkommenden (es sind die beiden von BLUME als *Tricholobus* beschriebenen Arten, zu denen noch zwei weitere treten) vor sich gegangen sein, da diese asiatischen Arten Balgfrüchte haben und somit nach meiner Auffassung in die Untergattung *Connarellus* gehören. Im Bau des Perikarps stimmen die amerikanischen Arten mit verzweigten Haaren gut mit den übrigen Arten dieses Erdteils überein. Es ist zuzugeben, daß sich die verzweigten Haare der amerikanischen Arten mehrfach aus Arten der Untergattung *Neoconnarus*, welche einfache Haare zeigen, entwickelt haben könnten; da wir es aber hier mit einer größeren Gruppe zu tun haben, so ist deren Abtrennung von den übrigen Arten als eigene Gruppe aus rein praktischen Gründen geboten, wobei im Auge behalten werden muß, daß diese Gruppe polyphyletisch und somit unnatürlich sein könnte. Ich teile also die Arten der Untergattung *Neoconnarus* in zwei Sektionen nach dem Bau der Haare ein:

- A. Haare einfach, einzellig, unverzweigt . . . . . Sekt. 1: *Euneoconnarus*  
 B. Haare mehrzellig, bäumchenartig verzweigt . . . . . Sekt. 2: *Pseudotrachelobus*

Den Namen *Pseudotrachelobus* wähle ich, weil die zu dieser Sektion gehörigen Arten verzweigte Haare tragen, wie die BLUMESCHEN *Tricholobus*-Arten, diese aber mit den in Rede stehenden nicht näher verwandt sind.

Am schwierigsten gestaltet sich die Gruppierung der Arten der Untergattung *Euconnarus*. Es handelt sich hier um fast die Hälfte aller bekannten Arten, und in Anbetracht der Tatsache, daß die mannigfachsten Progressionen innerhalb der Gattung immer wieder in gleicher Weise an den verschiedensten Stellen des Stammbaumes sich einstellen, war eine völlig befriedigende Einteilung dieser Arten nicht möglich. Dafür reicht unsere in Gestalt von Exsikkaten in den Herbarien niedergelegte Kenntnis der Familie noch bei weitem nicht aus, viele der Arten sind zu unvollständig bekannt und konnten nur mit Hilfe des sogenannten »systematischen Gefühls« einzelnen Gruppen angeschlossen werden. Einzelne Gruppen meines Schlüssels, so die Arten um *C. ferrugineus*, um *C. monocarpus* und *C. Staudtii*, mögen wirklich natürliche, monophyletische Gruppen sein, bei den anderen Gruppen kann ich dies nicht mit der gleichen Zuversicht behaupten. Doch glaube ich mit meinem Versuch wenigstens den Anfang

einer naturgemäßen Gliederung der Untergattung gegeben zu haben. Da ich bei den anderen Untergattungen die Wichtigkeit des Fruchtbauers zur Systembildung erkannt habe, so lege ich ihn auch der Einteilung der dritten Untergattung zugrunde. Ich koordiniere aber die einzelnen Sektionen, da eine weitere Differenzierung mir zurzeit nicht tunlich erscheint.

Einmal wäre eine Gruppe von Arten auszusondern, deren Fruchtwand dickholzig ist, so daß beim Trocknen die Nerven nicht hervortreten. Es sind dies die Arten, welche ich als Sektion *Xyloconnarus* bezeichne; als Typus dieser Sektion mag der *C. lunulatus* (Bl.) Schellenb. aus Borneo gelten. Zu dieser Gruppe stelle ich dann auch zwei Arten mit eigentümlicher rundlicher, linsenförmiger Frucht, *C. Winkleri* Schellenb. aus Borneo und *C. mindanaensis* Merrill von den Philippinen.

Zwei weitere Gruppen bestehen aus Arten mit zwar holziger Fruchtwandung, die aber nicht so stark ist, daß beim Trocknen nicht die Nerven deutlich sichtbar würden. Bei der einen dieser Gruppen sind die Achsen dicht rostig-filzig, die Frucht ist auch im ausgereiften Zustande stark behaart, was bei allen anderen Arten der Gattung nicht der Fall ist, und die Brakteen unter den Seitenachsen des Blütenstandes sind sehr stark verlängert. Dieser auffallenden Brakteen wegen nenne ich die Gruppe *Bracteoconnarus*. Als Typus nenne ich den *C. ferrugineus* Jack.

Bei der anderen Gruppe mit holzigen, genervten Früchtchen sind die Achsen und Früchtchen nicht dicht-filzig, die Brakteen nicht verlängert. Ich nenne diese Gruppe *Pseudoxyloconnarus* und erwähne hier als Typus den *C. paniculatus* Roxb. aus Bengalien und den *C. trifoliatus* (Turcz.) Rolfe der Philippinen.

Eine weitere Gruppe bilden ferner alle jene sehr zahlreichen Arten, bei denen die Fruchtwand dünn pergamentig ist, natürlich auch deutlich gestreift. Diese Gruppe bezeichne ich als *Neuroconnarus* und nenne als Typus den *C. Griffonianus* Baill. und seine Verwandten in Afrika, den *C. cochinchinensis* (Baill.) Pierre und *C. semidecandrus* Jack aus Asien.

Während alle diese Arten zygomorphen Früchtchen besitzen, haben die beiden folgenden orthotrope oder wenigstens fast orthotrope. Es sind die Arten um *C. monocarpus* L. mit dünner, senkrecht fein gestreifter Fruchtwandung und meist weniggliedrigen Blättern, die ich *Omphalobium* nenne, da dieser Name zuerst für eine Art dieser Gruppe, eben den *C. monocarpus* L. von GAERTNER geprägt worden ist; und als weitere Gruppe der afrikanische *C. Staudtii* Gilg mit mehr holzigen, etwas aufgeblasenen, orthotropen Früchtchen, großem Nabel am Samen, zentral gelegener Radikula und reich gefiederten Blättern; eine nur aus dieser einen Art bestehenden Gruppe, welche ich *Afromphalobium* nenne.

Diese Gruppierung wird aus der folgenden Tabelle deutlicher ersichtlich sein:

## A. Früchtchen schief, zygomorph.

## a. Fruchtwand dick-holzige.

α. Früchtchen glatt, nicht nervig gestreift . . . . . Sekt.: *Xyloconnarus*

## β. Früchtchen nervig gestreift.

I. Achsen und Früchtchen dicht sammtig behaart;

Brakteen lang, auffällig . . . . . Sekt.: *Bracteoconnarus*

II. Achsen und Früchtchen nicht dicht sammtig

behaart; Brakteen nicht auffällig lang . . . . . Sekt.: *Pseudoxyloconnarus*

## b. Fruchtwandung dünn, pergamentartig, deutlich

nervig-gestreift . . . . . Sekt.: *Neuroconnarus*

## B. Früchtchen orthotrop, radiär.

a. Fruchtwand dünn; Blätter meist weniggliedrig . . . . . Sekt.: *Omphalobium*

b. Fruchtwand dicker, Frucht blasig; Blätter reich ge-

fiedert . . . . . Sekt.: *Afromphalobium*

Sehen wir ab von den geographischen Hinweisen, welche die Gliederung der Gattung *Connarus*, die ich soeben dargelegt habe, bietet, da diese geographischen Fragen erst später zu behandeln sein werden, und ziehen wir hier nur die Lehren in morphologischer Richtung. Da muß ganz besonders betont werden, daß die einzelnen Progressionen innerhalb der Gattung mehrfach und völlig unabhängig voneinander aufgetreten sind, daß wir in der Gattung mehrfach auf Parallelentwicklung stoßen. Ausbildung verzweigter Haare findet sich bei *Eupalaeoconnarellus* und bei *Neoconnarus*; Reduktion im Andrözeum findet sich bei *Eupalaeoconnarellus*, *Xyloconnarus*, *Pseudoxyloconnarus*, *Neuroconnarus* und *Afromphalobium*; orthotropes Früchtchen findet sich bei *Pseudomphalobium*, *Omphalobium* und *Afromphalobium*; trifoliolate Blätter und behaarte Petalen treten in fast allen Gruppen auf. Das ist natürlich äußerlich eine Folge des gewählten Einteilungsprinzips nach der Öffnungsweise und nach sonstigen Merkmalen der Frucht, aber es muß nochmals betont werden, daß diese Merkmale allein zu einer einigermaßen befriedigenden Gruppierung der Arten der Gattung führten, während Versuche mit anderen Merkmalen, wie Reduktion im Andrözeum oder Behaarung der Petalen offensichtlich ganz unnatürliche Gruppen ergaben. Ihre Anwendung würde übrigens Parallelentwicklung im Fruchtbau voraussetzen. Von der Frucht genommene Merkmale haben sich, wie vorausgeschickt sei, zur Kennzeichnung der einzelnen Gattungen der Familie als besonders wertvoll erwiesen, eine Erfahrung, die natürlich für mich mitbestimmend war, einen so großen Wert auf solche Merkmale auch innerhalb größerer Gattungen zu legen.

Wir werden also, was mir früher (Diss. 1910) unbekannt war und daher übersehen wurde, bei der Einteilung der Familie ganz besonders auf etwaige Parallelentwicklung acht haben müssen, und solche dort, wo sie auch geographisch gestützt ist, anzunehmen haben.

## Die Gliederung der Unterfamilie *Connaroideae*.

Ich gehe nun dazu über, eine Gliederung der Unterfamilie *Connaroideae* zu versuchen. Dabei kann ich nicht immer so ganz ausführlich werden, wie es vielleicht wünschenswert erscheinen könnte. Wollte ich dies sein, so müßte ich von jeder Gattung eine ganz eingehende Beschreibung geben und bis in die kleinste Einzelheit stets pro und contra meiner Einfügung der betreffenden Gattung in den Stammbaum erörtern, d. h. ich müßte ungewein langatmig vorgehen, wodurch der Umfang der vorliegenden Studie ein ungehörlich großer würde. Ich werde mich also wesentlich kürzer fassen müssen, glaube aber doch verständlich zu bleiben, nachdem ich bei der Gattung *Connarus* die Art und Weise meiner Schlußfolgerungen darlegen konnte.

Die Familie der *Connaraceen*, oder was dasselbe ist, da die Gattung *Jollydora* erst später erkannt und als eigene Unterfamilie abgetrennt worden ist, die Unterfamilie der *Connaroideae*, ist früher stets nach der Deckung der Kelchblätter in Untergruppen geteilt worden, indem man die *Connareae* mit breit deckenden Sepalen und Samen ohne Nährgewebe von den *Cnestideae* mit »valvatem« Kelch und Samen mit oder ohne Nährgewebe unterschied. Ich habe schon früher (Diss. 1910) auf das Unnatürliche einer solchen Einteilung hingewiesen, zumal nachdem sich gezeigt hatte, daß die Gattung *Tricholobus* mit valvatem Kelch als Synonym der Gattung *Connarus* von den *Cnestideae* zu den *Connareae* gestellt werden mußte und nachdem ich ebendort zeigte, daß auch bei *Cnestidium* die Ästivation des Kelches in Wirklichkeit eine imbricate ist. So hatte ich für die Einteilung der Familie das Merkmal der Deckung der Sepalen fallen lassen und als wichtigstes Merkmal das Fehlen (*Connareae*) oder Vorhandensein (*Cnestideae*) von Endosperm vorangestellt.

Inzwischen haben sich aber durch das Studium erweiterten Materials in Bezug auf das Endosperm neue Punkte ergeben. Die Gattung *Pseudoconnarus*, von welcher reife Samen nicht bekannt waren, wurde von mir ihres deutlich breit imbrizierten Kelches wegen zu den *Connareae* gestellt, da bei meinen damaligen *Cnestideae* imbrikater Kelch nicht vorkam. Nun hat aber die Untersuchung reifer Samen, die ich unter von Ule aus Brasilien eingebrachten Alkoholmaterialien im Museum zu Berlin-Dahlem aufand, gezeigt, daß bei dieser Gattung reichliches, fleischiges Endosperm vorhanden ist, während die Kotyledonen flach sind und keine Reservestoffe enthalten.

Ferner zeigte die Untersuchung früher mir nicht bekannter reifer Samen von *Ellipanthus*, daß auch bei dieser Gattung Endosperm vorhanden ist. Es ist hier reduziert, aber lange nicht so stark wie bei *Cnestidium*, wo sich um den Embryo ein nur zwei Zellagen mächtiges, stärkeführendes Häutchen als Nährgeweberest findet; bei *Ellipanthus* ist immerhin eine

noch 1—2 mm dicke Lage stärkehaltiges Nährgewebe vorhanden, in dessen Mitte der Keimling mit dicken, ebenfalls stärkeführenden Kotyledonen liegt. Zu welcher Gruppe sollte hiernach *Ellipanthus* zu stellen sein?

Die ganzen Erwägungen nach der Wichtigkeit der Merkmale Kelchdeckung oder Endosperm verlieren an Bedeutung durch die aus den eben besprochenen Verhältnissen innerhalb der Gattung *Connarus* gewonnene Erkenntnis, daß es innerhalb der Familie offenbar nicht eine einzige Entwicklungsreihe aus dem Urtypus in stets gleichbleibender Richtung gibt, sondern daß wir mehrere Parallelreihen nebeneinander laufend zu unterscheiden haben werden. Wir können überhaupt keine scharfe Zwei- oder Mehrteilung der Unterfamilie der *Connaroideae* vornehmen, sondern können lediglich versuchen, die uns überkommenen Splitter, die Endzweige und Ästchen des Stammbaumes einer offenbar einst viel reicheren Entwicklung der Familie mit dem bis zur Auffindung paläontologischer Daten hypothetisch bleibenden Stamme der Familie zu verbinden.

Die vier verschiedenen Entwicklungszweige, welche ich zu unterscheiden vermag, lassen sich alle auf die Gattung *Cnestis*, welche wir als die primitivste Gattung erkannt haben, zurückführen. Die Gattung *Cnestis* bildet für sich allein als Stammgattung (oder einer solchen nahestehend) aller übrigen Gattungen eine eigene Tribus, die *Cnestideae*. Wir haben oben gesehen, wie die Gattung sich in verschiedener Weise entwickelt hat, und ich habe diesen Entwicklungen entsprechend die Gattung in zwei Untergattungen zu je zwei Sektionen eingeleitet. Die Untergattung *Ceratocnestis* mit ihren beiden Sektionen *Longipetalae* und *Macrosepalae* stellt einen kurzen Seitenzweig dar, welcher nicht zu weiterer Ausgliederung von Gattungen gelangte. Dagegen haben die beiden Sektionen von *Eucnestis* jede für sich zu verschiedenen Entwicklungslinien geführt. (Wenn ich von der Abstammung einer Gattung von einer anderen rede, so meine ich nicht eine direkte Abstammung der einen aus heute noch lebenden Formen der anderen, sondern will damit nur eine gemeinsame Abstammungsbasis andeuten, welcher die eine Gattung noch sehr nahe steht, während die von dieser »abstammende« Gattung sich schon weiter von dem Urtypus entfernt hat; der Kürze des Ausdruckes wegen nur rede ich von Abstammung einer Gattung von einer anderen). Betont sei nochmals, daß die eine der beiden Sektionen von *Eucnestis*, die Sektion der *Brevipetalae*, sich von der anderen, den *Aequipetalae*, abgesehen von der Petalenlänge namentlich in der Ausbildung des Blütenstandes unterscheidet. Während die *Brevipetalae* terminale Infloreszenzen haben, sind sie bei den *Aequipetalae* axillär und stehen meist am alten Holze.

Als Progressionen in der Familie, als eingeschlagene Entwicklungswege, haben wir, auch dies sei wiederholt, die folgenden kennen gelernt: Axillarinfloreszenzen und Kauliflorie; Reduktion im Gynözeum; Reifen nur eines der 5 Karpelle; Kahlwerden der Früchtchen; Orthotroperwerden des einzigen

Früchtchens; Reduktion des Endosperms; breite Deckung der Kelchblätter; Mitwachsen des Kelches bei der Fruchtreife; überreiche oder geringe Gliederung der Blätter; Reduktionen im Andrözeum; Ausbildung des Arillus zu einer fleischigen Samenaußenschale; Ausgestaltung des Blütenbodens. Behalten wir im Auge, wenn wir nun die Rekonstruktion der Ausgestaltung der Familie versuchen wollen, daß diese Progressionen verschieden kombiniert und zu wiederholten Malen aufgetreten sein können.

Ein sehr wesentliches primitives Merkmal der Gattung *Cnestis* ist das Vorhandensein von Endosperm, und Endosperm haben auch folgende Gattungen der *Connaraceen*. Reichliches Endosperm haben *Manotes*, *Hemandradenia* und *Pseudocconarus*, geringes Endosperm haben *Ellipanthus* und vermutlich auch *Pseudellipanthus*, ganz rudimentäres Endosperm hat *Cnestidium*. Allen anderen Gattungen der Familie fehlt Endosperm völlig. Die 6 Gattungen mit Endosperm sind durch folgende Merkmale charakterisiert:

*Manotes* hat pentamer-pentazyklische Blüten; die Blütenachse ist zu einem Androgynophor ausgebildet. Der Blütenstand ist terminal. Es reifen alle 5 Karpelle, die Früchtchen sind behaart und haben einen besonderen Mechanismus zum Festhalten des Samens ausgebildet, indem sich das Endokarp fast ganz vom Mesokarp löst und den Samen umklammert. Der Arillus bedeckt als fest mit der Samenschale verwachsene Lage diese fast völlig. Das Endosperm ist hornartig, es ist Reservezellulose abgelagert.

*Hemandradenia* weist, soviel bekannt, ähnliche Samen auf, auch hier haben wir durch den angewachsenen Arillus eine fleischige Samenaußenschale und horniges Endosperm. Ein Androgynophor fehlt. In der Blüte sind Reduktionen eingetreten, einmal im Andrözeum, wo der innere Staminalkreis staminodial ausgebildet ist, dann im Gynözeum, wo nur ein einziges Fruchtblatt entwickelt ist. Die Blätter sind auf Einzähligkeit reduziert. Die Gattung ist aber noch recht unzureichend bekannt, vielleicht heterogen. Die eine Art, *H. Manni* Stapf, von welcher allein Früchte bekannt sind, hat axilläre, die andere, nur in Blüten bekannte Art, *H. Chevalieri* Stapf, hat Terminalinfloreszenzen.

*Pseudocconarus* hat pentamer-pentazyklische Blüten. Alle 5 Karpelle reifen aus, die Früchtchen sind kahl. Die Samen führen ein reichliches Nährgewebe, welches fette Öle enthält. Der Arillus ist basal, klein, der Samenschale angewachsen. Die Blütenstände sind axillär. Die Blätter sind konstant dreizählig und durch quer durch das Blättchengewebe verlaufende Spikularzellen und stark papillöse untere Epidermis und kleinen Haaren zwischen den Papillen von charakteristischem anatomischem Bau.

*Ellipanthus* hat nur 5 fertile Staubblätter, dazu 5 Staminodien. Es ist nur ein Fruchtblatt in der Blüte vorhanden. Das Früchtchen ist behaart, meist schief mit langem Stipes. Der Samen enthält eine etwa 1—2 mm dicke Lage von Nährgewebe, die Hauptmasse der Reservestoffe

ist in Gestalt von Stärke in den Kotyledonen abgelagert. Der Arillus ist klein, basal, der Samenschale angewachsen. Die Blütenstände sind axillär, kurz knäuelig. Die Blätter sind unifoliolat.

*Pseudellipanthus* schließt sich eng an *Ellipanthus* an. Samen sind nicht bekannt. Gegenüber *Ellipanthus* unterscheidet sich die Gattung durch Diözie und meist durch Tetramerie.

*Cnestidium* hat pentamer-pentazyklische Blüten. Von den 5 Karpellen reift nur eines aus. Das Früchtchen ist behaart. Der Same enthält ein ganz rudimentäres, aus nur zwei Zellschichten bestehendes, stärkeführendes Endosperm, daneben in den Kotyledonen reichlich Stärke. Der Arillus ist klein, basal, der Samenschale angewachsen. Die scheinbar endständigen Blütenstände sind pseudoterminal, d. h. sie schließen mit einer Laubknospe ab.

Betrachten wir die diagnostischen Merkmale dieser 6 Gattungen näher, so erkennen wir, daß sie nicht zusammengehören können. Die eine Gattung hat das eine Merkmal erworben, das andere dagegen festgehalten, eine andere wieder zeigt gerade umgekehrte Verhältnisse. Da die Gattungen Endosperm haben, stehen sie m. E. nahe der Basis des Stammbaumes oder doch auf basal inserierten Stammbaumzweigen, in ihnen sind aber verschiedene Entwicklungsrichtungen und damit Zweige des Stammbaumes verkörpert.

Nur die Gattung *Manotes* hat von diesen Gattungen wirklich terminale Infloreszenzen. Die Gattung ist von *Eucnestis-Brevipetalae* abzuleiten und stellt bei ihrer hohen Spezialisierung in Nervatur, Samenausbreitung, Blütenachse und Endospermbildung offenbar einen Seitenast der von dieser *Cnestis*-Sektion ausgehenden Entwicklungslinie dar. Eine Art der Gattung *Manotes*, die frühere *Dinklagea macrantha* Gilg, hat axilläre Infloreszenzen entwickelt, ich stelle diese Art daher in einer Untergattung *Dinklagea* den übrigen *Eumanotes*-Arten gegenüber und betrachte sie als abgeleitet.

Auf dem gleichen Seitenast wie *Manotes* inseriert ferner *Hemandradenia*. Auch hier haben wir horniges Endosperm und wenigstens bei einer Art Terminalinfloreszenzen. Die andere Art, sofern wirklich beide Arten zu einer Gattung gehören, hat axilläre Blütenstände erworben. *Hemandradenia* hat nicht die Achse spezialisiert, d. h. kein Androgynophor ausgebildet, hat aber Reduktionen im Andrözeum und Gynözeum eintreten lassen. Der *Manotes* und *Hemandradenia* tragende Ast hat sich also frühzeitig gegabelt und den Grundtypus in zwei verschiedene Richtungen variiert. Die Verweisung von *Hemandradenia* auf den gleichen Ast mit *Manotes* kann aber bei der unvollständigen Kenntnis der Gattung nur eine vorläufige sein.

Die übrigen 4 *Connaraceen*-Gattungen mit Endosperm haben seitliche Infloreszenzen, können also nicht von *Cnestis-Brevipetalae* abgeleitet werden, sondern sind an *Cnestis-Aequipetalae* anzuschließen. Von den endo-

spermlosen Gattungen hat nur *Agelaea* Terminalinfloreszenzen, d. h. jene afrikanischen *Agelaea*-Arten, welche ich früher (Diss. 1910) als Sektion *Euagelaea* bezeichnet habe und die sich durch nicht verschleimte obere Blättchenepidermis, durch Drüsenzotten am Rande der Kelchblätter, durch Büschelhaare und durch Terminalinfloreszenzen kennzeichnen. Wie ich kürzlich (Die *Connaraceen* von Borneo in Engl. Jahrbuch 59, 1924, Beibl. Nr. 131, S. 24) ausführte, müssen die übrigen früheren *Agelaea*-Arten mit verschleimter oberer Blättchenepidermis, Einzelhaaren, axillären Blütenständen und fehlenden Drüsenzotten am Kelche, — es sind die asiatischen Arten der Gattung und dazu die westafrikanische *A. paradoxa* Gilg, Arten, die ich früher als Sektion *Troostwykia* der Gattung *Agelaea* auffaßte, — weil sie anderen Ursprungs sind, generisch abgezweigt werden. Ich habe in jener Arbeit den Namen *Hemiandrina* Hook. f. (1860) für die neue Gattung gewählt, weil ich diesen für den ältesten hielt. Inzwischen hat sich jedoch gezeigt, daß, da LLANOS (in Mem. Acad. Ciencias Madrid II, 2 [1859] 505) eine Art dieser Gattung unter dem Namen *Castanola trinervis* beschrieben hat, *Castanola* der älteste und daher für die neue Gattung anzuwendende Name ist. Die beiden Gattungen sind in zu vielen Merkmalen unterschieden, als daß man trotz habitueller Ähnlichkeit auf gemeinsamen Ursprung schließen könnte. Die Gattung *Agelaea* im engeren Sinne ist gekennzeichnet durch konstant dreizählige Blätter, durch terminale Infloreszenzen, durch 5 reife Karpelle und behaarte Früchtchen. Der Arillus ist kurz, angewachsen wie bei *Cnestis*, Endosperm fehlt aber. Im Fehlen des Endosperms liegt die wesentliche Progression gegenüber *Cnestis*. *Agelaea* ist also im wesentlichen eine *Cnestis* ohne Endosperm, liegt in der direkten Weiterentwicklung von *Cnestis* § *Brevipetalae*. Es fehlen bei *Agelaea* ungewöhnliche Spezialisierungen, die wir bei *Manotes* und bei *Hemandradenia* haben (horniges Endosperm, Reduktionen in den Blüten z. B.), so daß die Verweisung dieser beiden Gattungen auf einen Seitenast gerechtfertigt erscheint.

Ich fasse die eben geschilderten, auf einem von *Eucnestis-Brevipetalae* ausgehenden Aste und seinem Seitenzweige stehenden 3 Gattungen *Manotes*, *Hemandradenia* und *Agelaea* als zweite Tribus der *Connaroideae* unter dem Namen der höchststehenden Gattung als *Agelaeae* zusammen. Charakteristisch für diesen Ast ist der terminale Blütenstand, der nur bei einer Art von *Manotes* aufgegeben ist, wenn wir von der noch zu unbekanntem *Hemandradenia Mannii* Stapf absehen. Außer der Reduktion des Endosperms hat dieser Ast auch insofern noch wesentliche Progressionen aufzuweisen, als die Sepalen von *Agelaea* deutlich imbrikat sind. Ein Mitwachsen der Sepalen bei der Fruchtreife oder ein konstantes Ausreifen von nur einem Früchtchen bei Vorhandensein von 5 Karpellen sind aber auf diesem Aste nicht erreicht worden. Die Gattungen dieser Tribus sind, wie auch ihre in den *Brevipetalae* liegende Basis, rein afrikanisch.

Kehren wir nun zu den übrigen 4 endospermführenden Gattungen zurück. Von diesen hat nur die Gattung *Pseudoconnarus*, wie ich oben ausführte, reichliches Endosperm. Vegetativ gleicht sie mit ihren dreizähligen Blättern recht sehr einer *Agelaea*, sie kann aber nicht die Stammform dieser Gattung sein, da sie axilläre Blütenstände und kahle Früchtchen hat. Die Axillärinfloreszenzen deuten auf Abstammung von *Cnestis-Aequipetalae* hin. Progressiv ist die Gattung hinsichtlich ihrer vegetativen und anatomischen Merkmale, hinsichtlich der Imbrikation des Kelches und dem Kahlwerden der Früchtchen, sonst aber nicht sehr hoch entwickelt. Sie ist im tropischen Amerika beheimatet und stellt einen kurzen, ganz an deren Basis abzweigenden Seitenast einer von den *Aequipetalae* ausgehenden größeren Entwicklungsreihe dar. Die drei übrigen endospermführenden Gattungen hier anzuschließen führt zu Inkonsequenzen, die ich, um nicht zu ermüden, hier nicht einzeln aufzählen will. Das Wesentliche wird bei der späteren Besprechung der Stellung dieser Gattungen klar werden.

Die eigentliche Entwicklung des Astes, der von den *Aequipetalae* ausgeht, und der an seiner Basis seitlich *Pseudoconnarus* auszweigte, geht über die ebenfalls amerikanische Gattung *Bernardinia*. Wir haben bei dieser Gattung pentamere-pentazyklische Blüten, sämtliche 5 Karpelle reifen zu kahlen Früchtchen aus. Der Fruchtkelch ist klein, die Sepalen sind imbriziert. Der Arillus ist klein, basal, der Samenschale angewachsen. Endosperm fehlt völlig. Die Blütenstände sind axillär. Das gleichzeitige Entwickeln der Blüten mit dem jungen Laube bei der einen, laubwechselnden Art der Gattung fällt als rein ökologische Anpassung nicht ins Gewicht.

Die Weiterentwicklung des Astes muß in der Nähe des in Gestalt von *Bernardinia* nach dem amerikanischen Kontinent abgesplitterten Ästchens auf afrikanischem Boden eingesetzt haben, vielleicht etwas unterhalb der Ausgliederung von *Bernardinia* bezüglich *Spiropetalum*, oberhalb *Bernardinia* bezüglich *Roureopsis* und *Paxia*. Diesen drei Gattungen sind gemeinsam, abgesehen von sehr langen, riemenförmigen, in der Knospe spiralig eingerollten Petalen, der bei der Fruchtreife heranwachsende, die Frucht nur lose umfassende Kelch und der niedrige, basale, angewachsene Arillus. *Spiropetalum* unterscheidet sich sehr von den beiden anderen Gattungen durch die behaarten Früchtchen und durch den verwachsenblättrigen Kelch, *Paxia* unterscheidet sich von *Roureopsis* durch den dickledrigen Fruchtkelch und das Ausreifen nur eines Früchtchens, während bei *Roureopsis*, wie auch bei *Spiropetalum*, stets mehrere Früchtchen ausreifen können. Während *Spiropetalum* einen Seitenzweig darstellt, der sich der behaarten Früchtchen wegen vermutlich unterhalb *Bernardinia* an den Hauptast ansetzt und als Spezialisierung Gamosepalie entwickelt hat, als Progression gegenüber *Bernardinia* auch heranwachsende, aber in ihren freien Zipfeln valvate Sepalen, stellt *Paxia* wohl nur eine Weiterentwicklung von *Roureopsis* dar, indem bei *Paxia* das Reifen auf eines

der Früchtchen beschränkt wurde und der Fruchtkelch ledrige Konsistenz annahm. *Roureopsis* ist in einigen Arten im tropischen Asien vertreten, Arten, die der einen afrikanischen Art wenigstens, der *R. Thonneri* (De Wild.) Schellenb., recht nahe stehen. Über die Bedeutung dieser Verbreitung der Arten der Gattung *Roureopsis* werde ich mich erst im weiteren Verlaufe meiner Darstellung zu äußern haben.

Oberhalb des Seitenzweiges *Roureopsis-Paxia* beginnt nun eine weitere Tendenz sich an dem in Rede stehenden Aste des Stammbaumes bemerkbar zu machen, nämlich die becherartige Ausbildung des Fruchtkelches und die starke Vergrößerung des Arillus. Dieser große, mantelartige Arillus kann frei, d. h. der Samenschale nicht angewachsen sein, oder er kann dieser angewachsen sein und eine pseudobaccate Samenschale bilden, wie wir sie bei *Manotes* und *Hemandradenia* auch vorfinden. Frei ist der Arillus bei *Santaloides*, einer Gattung, die wohl in Afrika entstanden, dort aber ziemlich schwach vertreten ist, während sie im monsunalen Asien sich ein weites Verbreitungsgebiet erobert hat. *Santaloides* liegt auf einem eigenen Seitenzweig, der weit oberhalb *Bernardinia* abzweigen muß, denn die Ausbildung des großen Arillus und des becherförmigen Fruchtkelches bei konstanter Reife nur eines Früchtchens entfernt diese Gattung doch ziemlich von ihrem Ursprung. *Santaloides* hat außer dem großen freien Arillus noch eine andere Eigentümlichkeit, welche sonst in der ganzen Gruppe nicht vorkommt. Während alle anderen Gattungen dieses Stammbaumastes, mit Ausnahme von *Pseudoconnarus*, wo die Kotyledonen flach sind, die Kotyledonen neben stärkeführenden Zellen große, schleimhaltige Zellen bergen, fehlen diese der Gattung *Santaloides*, wogegen sich hier mit Gerbstoff erfüllte Zellen so zahlreich finden, daß die Kotyledonen auf dem Querschnitt bräunlich erscheinen.

Großen, den Samen fast einhüllenden, der Samenschale aber angewachsenen Arillus, sogenannte pseudobaccate Samenschale, haben die beiden letzten Gattungen des Astes, *Byrsocarpus* und *Jaíndea*. Ich habe mich über die Unterschiede zwischen beiden einander offenbar nahe stehenden Gattungen früher (Engl. Jahrb. LV, 1919, 457) verbreitet, möchte hier nur kurz zusammenfassen, daß bei *Byrsocarpus* der Arillus den Samen meist nicht völlig einhüllt, sondern eine mehr oder weniger große apikale Partie frei läßt. Bei *Jaíndea* dagegen hüllt er den Samen völlig ein und ist nur an einer schmal-keilförmigen, von der Mitte der Dorsalseite bis an den Gipfel reichende Region nicht entwickelt. Auffallend ist auch, daß bei *Jaíndea* einigermaßen terminale Blütenstände sich finden, die aber offensichtlich sekundärer Natur sind und aus dem Zusammenrücken axillärer Infloreszenzen unter Rückbildung der Blätter entstanden sind. Ähnliche Bilder kann man auch bei *Roureopsis*, *Paxia* oder *Spiropetalum* erhalten, dort sind aber die blattarmen, infloreszenzbedeckten Zweige mehr in die Länge gestreckt und nehmen ein mehr flagellenartiges Aussehen an, wäh-

rend sie bei *Jaindea* gestauchter sind und daher an Terminalinfloreszenzen erinnern. Beide Gattungen, *Jaindea* und *Byrsocarpus*, haben einen ähnlich becherförmigen Kelch wie *Santaloïdes*.

Ich nenne die auf dem geschilderten Aste der *Connaroïdeae* entwickelte Tribus nach einer typischen Gattung *Byrsocarpeae*. Charakteristisch für diese Tribus sind die in den meisten Fällen kahlen Früchtchen, der mitwachsende Kelch, stets axilläre Blütenstände und fast immer große Schleimzellen in den Kotyledonen. Es gehören in die Tribus fast ausschließlich afrikanische oder doch in Afrika vertretene Gattungen, nur *Pseudoconnarus* und *Bernardinia* sind rein amerikanisch. Es gehören in die Tribus fast alle Gattungen der Familie mit vergrößertem Fruchtkelch, alle derartigen Gattungen, die in Afrika ausschließlich beheimatet sind oder wenigstens dort Vertreter haben.

Ein dritter Ast der Unterfamilie der *Connaroïdeae* umfaßt fast rein asiatische Gattungen. Die Infloreszenzen dieser Gattungen sind streng axillär, so daß der Anschluß bei *Cnestis Aequipetalae* gesucht werden muß. Von dieser Sektion von *Cnestis* kommen zwei Vertreter im monsonalen Asien vor, *C. palala* (Lour.) Merrill (= *C. ramiflora* Griff.) und *C. diffusa* (Blanco) Merrill. Bei allen Gattungen des in Rede stehenden Stammbaumastes sind die Früchtchen behaart. Der Arillus ist niedrig und mit der Samenschale verwachsen.

Der Hauptast gipfelt in der Gattung *Castanola*<sup>1)</sup> [die asiatischen Arten der Gattung *Agelaea* und die westafrikanische *C. paradoxa* (Gilg) Schellenb.]. Diese Gattung ist gekennzeichnet durch kleinbleibenden, aber imbrizierten Kelch. Die Blätter sind konstant dreizählig, die Seitenblättchen sind schief, zumal bei der afrikanischen Art der Gattung. Diese Art stimmt mit den asiatischen Arten in morphologischer und anatomischer Hinsicht völlig überein, so daß kaum anzunehmen ist, daß wir es bei dieser Art mit einer Parallelbildung zu den asiatischen *Castanola*-Arten zu tun haben. Ich halte es für wahrscheinlicher, daß die afrikanische Art asiatischen Ursprungs ist und zu Zeiten anderer klimatischer Bedingungen im heutigen nordafrikanisch-indischen Wüstengürtel, etwa zur Zeit der Einwanderung der Siwalikfauna nach Afrika, nach dem Westen Afrikas einwanderte.

Eine Art der Gattung *Castanola*, *C. villosa* (Zoll.) Schellenb., hat Reduktionen im Andrözeum und Gynözeum erworben; sie hat nur 5 fertile Staubblätter (der innere Staminalkreis ist völlig abortiert) und nur 3 Karpelle.

Der Hauptast gliedert zwei Seitenzweige aus. Einmal weiter oben ein Zweiglein, auf welches sich die Gattung *Taeniochlaena* einfügte. Diese Gattung ist gekennzeichnet durch den Besitz von 5 Karpellen, mehrere ausreifende, behaarte Früchtchen und valvaten, bei der Fruchtreife mäßig mitwachsenden Kelch. *Taeniochlaena* hat also als Progression mitwachsenden

1) Vgl. S. 234.

Kelch im Gegensatz zu *Castanola*, sie hat aber valvate Ästivation der Sepalen, während *Castanola* imbrikate zeigt. Die Petalen von *Taeniochlaena* sind ziemlich lang und auffallend spitz. Auf Grund der langen Petalen hatte ich früher (Diss. 1910) die Gattung mit *Roureopsis*, *Paxia* und *Spiropetalum* zu einer Gruppe vereinigt, es führte mich auch der bei diesen 4 Gattungen gleiche Bau der Stomata zu einer solchen Gruppierung. Die Petalen von *Taeniochlaena* sind aber doch nicht so auffallend lang, wie jene der anderen 3 Gattungen, sie sind im Gegensatz zu diesen sehr spitz und ähneln mehr Petalen von manchen *Cnestis* § *Longipetalae*- und *Castanola*-Arten. Der Bau der Spaltöffnungen kann in einer Familie, wo die verschiedensten Typen von stomatären Bildungen vorkommen, nicht ausschlaggebend sein, er ist auch nicht so besonders stark abweichend von anderen Fällen, daß nur an eine einheitliche Entstehung gedacht werden könnte. Die Gattungen *Agelaea* und *Castanola* haben ebenfalls einen gleichen Stomabau, sie haben beide als einzige Gattungen der Familie Spaltöffnungen mit drei Nebenzellen im spärlichen Dreieck, und doch sind diese beiden Gattungen, wenn auch äußerlich durch die Dreizähligkeit der Blätter ähnlich, in der Ausbildung der Blütenstände, im Bau der Blüte und im anatomischen Bau weit verschieden, die äußere Ähnlichkeit ist eine Konvergenzerscheinung.

Wohl ziemlich nahe seiner Basis gibt der Hauptast, der hier besprochen wird, einen weiteren Seitenzweig ab, auf welchem die Gattungen *Ellipanthus* und *Pseudellipanthus* stehen. Letztere ist sicher von ersterer abgeleitet und, wie schon oben erwähnt, nur durch Diözie (und häufige Tetramerie) von ersterer unterschieden. Ob auch in der Samenbildung, in der Art der Ausbildung des Endosperms ein Unterschied zwischen *Ellipanthus* und *Pseudellipanthus* vorhanden ist, kann zur Zeit wegen Mangels reifer Samen von *Pseudellipanthus* nicht entschieden werden, ist aber wenig wahrscheinlich. Einkarpelligkeit der Blüte, behaartes, meist mit einem Stipes versehenes Früchtchen und Endosperm in Gestalt einer etwa 1—2 mm dicken Lage um den fleischigen Embryo charakterisieren wohl beide Gattungen. Der Kelch ist kleinbleibend, in der Knospe valvat, die Blätter sind unifoliolat, nur die Hälfte der Staubblätter ist fertil.

Ich nenne die auf diesem dritten Aste stehende Tribus *Castanoleae*. Die Tribus erscheint etwas heterogen, weil offenbar sehr früh der *Ellipanthus* tragende Seitenzweig sich abspaltete. Man könnte versucht sein, *Ellipanthus* als Progression von *Castanola* aufzufassen, weil ja auch bei dieser Gattung Vereinfachung der Blattgestalt und Reduktionen im Andrözeum und Gynözeum vorkommen. Der valvate Kelch von *Ellipanthus* und dessen rudimentäres Endosperm verbieten aber solchen Anschluß, da sonst diese primitiven Merkmale wieder erworben sein müßten. *Ellipanthus* muß schon bald den Hauptast verlassen haben und eigene Entwicklungsbahnen unter Beibehaltung gewisser anzestraler Merkmale eingeschlagen

haben, während die anderen Gattungen des Astes sich in Bezug auf Reduktionen in der Blüte und im Blatte zwar nicht so weit entwickelten, aber andererseits die anzestralen Merkmale in Kelch und Samen aufgaben.

Die letzte zu besprechende Gattung mit Endosperm oder wenigstens Endospermrest ist *Cnestidium*. Die Blütenstände sind bei dieser sonst nicht hoch entwickelten Gattung weder terminal noch deutlich axillär; der Blütenstand schließt mit einer Laubknospe ab, so daß zur Blütezeit eine pseudoterminal Infloreszenz vorliegt. Der Kelch ist valvat und bleibt klein, das einzige ausreifende Früchtchen ist behaart. Auf Grund des Blütenstandes kann man *Cnestidium* weder direkt an *Eucnestis* § *Brevipetalae* noch an *Eucnestis* § *Aequipetalae* anschließen, sondern wird die Basis des *Cnestidium* enthaltenden vierten Astes der *Connaraceen*-Entwicklung zwischen diesen beiden Sektionen von *Cnestis* zu suchen haben, wenn auch näher an den *Brevipetalae* als an den *Aequipetalae*.

*Cnestidium* ist im blühenden Zustande kaum von *Rourea* zu unterscheiden. Im fruchtenden Zustande zeigen der heranwachsende Kelch von *Rourea*, das Fehlen eines Endospermrestes und das Vorhandensein von fetten Ölen und von Gerbstoffen und nicht von Stärke wie bei *Cnestidium* in den Kotyledonen sofort die Unterschiede zwischen beiden Gattungen. Auch ist bei den meisten Arten von *Rourea* das Früchtchen kahl oder doch nur wenig behaart, nur selten ist die Behaarung auffälliger. Wir haben in *Rourea* also eine direkte Progression von *Cnestidium* unter Imbrikation des Kelches, Vergrößerung des Fruchtkelches, Verkahlen der Frucht, Ausreifen nur eines Karpells und völligem Schwund des Endosperms.

Einen ganz anderen Entwicklungsweg schlug die Gattung *Connarus* ein. Hier ist der kleinbleibende, häufig kaum imbrizierte Kelch beibehalten, bei vielen Arten der Gattung ist aber eine deutliche Imbrikation des Kelches erreicht. Das Früchtchen ist, wie bei *Rourea*, meist ganz kahl, häufig aber doch auch mehr oder weniger, oft sogar sehr stark behaart. Der fundamentale Unterschied aber, die andere Entwicklungsrichtung, zeigt sich bei *Connarus* in der Reduktion der Fruchtblätter auf ein einziges Karpell. Der kleinbleibende Fruchtkelch zeigt, daß *Connarus* nicht in direkte Fortsetzung von *Rourea* zu stellen ist, sondern auf einen Seitenast, der etwas oberhalb *Cnestidium* abzweigt. Die Gliederung der artenreichen Gattung *Connarus* habe ich oben besprochen. Angefügt sei noch, daß für *Connarus* und nur für diese Gattung, die Ausbildung von harzführenden Sekretrücken in allen parenchymatischen Geweben charakteristisch ist.

Ich nenne diese 5. Tribus der Familie *Connareae*. Sie ist gekennzeichnet durch pseudoterminal Blütenstände, welche sich bei *Cnestidium* und *Rourea* stets, bei *Connarus* häufig finden. Bei *Connarus* kommen auch typische axilläre Infloreszenzen vor, andererseits Blütenstände, die anscheinend rein terminal sind. Auch dies deutet auf eine Insertion des Astes der *Connareae* in der Nähe der *Cnestis* § *Brevipetalae*. Kennzeichnend

für die Tribus der *Connareae* sind ferner die verkahlenden, aber doch fast immer noch mit einiger Behaarung oder Resten von im Jugendzustande stärkerer Behaarung bedeckten Früchtchen. Die ganze Gruppe ist amerikanischen Ursprungs, und in der Gattung *Connarus* dann über alle Tropen verbreitet.

Aus der vorstehenden Besprechung der Gliederung der Familie ergibt sich in graphischer Darstellung der auf Tafel VIII dargestellte Stammbaum (I. *Jollydoroideae*. II. *Connaroideae*. 1. *Cnestideae*. 2. *Agelaceae*. 3. *Byrsocarpeae*. 4. *Castanoleae*. 5. *Connareae*.)

Wie alle phylogenetische Einteilung, so ist auch diese in Tabellenform nur schwer zu geben und für praktische Zwecke nicht verwertbar. Wenn ich es überhaupt unternehme, den hier gegebenen Stammbaum der *Connaraceen* in eine Tabelle zu bringen, so geschieht dies nur, um die aufgestellten Triben mit lateinischen Diagnosen veröffentlicht zu haben. In Florenwerken wird zur Bestimmung der Gattungen ein künstlicher Schlüssel gegeben werden müssen.

#### Conspectus familiae *Connaracearum*.

- |  |   |
|--|---|
| A. Semina in folliculo indehiscenti bina evoluta. Carpellum solitarium. Arbores parvae, comosae, inflorescentiis e truncq vel e ramis veteribus erumpentibus . . . . .   | Subfam. I: <i>Jollydoroideae</i> Gilg       |
| B. Semen unum tantum in folliculo dehiscenti evolutum. . . . .   | Subfam. II: <i>Connaroideae</i> Gilg        |
| a. Flores pentameri-pentacycli. Sepala valvata, sub fructu haud accreta. Folliculi plures maturantes, velutini. Semen arillo basali humili, adnato ornatum; endospermium copiosum. Inflorescentiae terminales vel axillares . . . . .  | Trib. 1: <i>Cnestideae</i> Planch. (emend.) |
| b. Inflorescentiae terminales, rarius axillares. Flores pentameri-pentacycli, rarius stamina 5, carpellum unum tantum evoluta. Sepala valvata vel imbricata, sub fructu haud accreta. Folliculi velutini, plures maturantes. Semen arillo parvo, basali vel testa pseudobaccata instructum; endospermium copiosum, corneum, vel nullum. . . . .  | Trib. 2: <i>Agelaceae</i> Schellenb.        |
| c. Inflorescentiae axillares vel rarius pseudoterminales. Flores pentameri-pentacycli. Sepala imbricata, rarius inter sese connata et valvata. Folliculi plures vel unum tantum maturantes, glabri vel rarius velutini. Arillus basalis, humilis, adnatus, vel saepe magnus, liber vel adnatus testamque pseudobaccatam formans. Sepala sub fructu plerumque accreta. Endospermium nullum, rarius copiosum . . . . . | Trib. 3: <i>Byrsocarpeae</i> Schellenb.     |

- d. Inflorescentiae axillares. Flores pentameri-pentacycli vel staminibus interioribus carpellisque pluribus reductis oligomeri, rarius dioici. Sepala valvata vel imbricata, plerumque sub fructu haud accreta, rarius mediocriter accreta. Arillus basalis, humilis, adnatus. Endospermium aut deficiens, aut exiguum . . . . . Trib. 4: *Castanoleae* Schellenb.
- e. Inflorescentiae plerumque pseudo-terminales, rarius axillares. Flores pentacycli-pentameri vel carpello uno tantum evoluti oligomeri. Stamina interiora saepe staminodialia. Sepala valvata vel subvalvata, sub fructu haud accreta, vel imbricata, sub fructu accreta. Folliculus velutinus vel plus minus glabratus, unus tantum evolutus. Arillus basalis, humilis, adnatus vel liber. Endospermium nullum vel tenuissimum . . . . . Trib. 5: *Connarcae* Schellenb. (emend.)

Ich schlieÙe hier auch gleich die tabellarische Aufstellung der Gliederung der Gattungen *Cnestis* und *Connarus* an.

Conspectus generis *Cnestidis*.

- A. Folliculi pyriformes, apicin versus haud in processum corniformem producti, setulis acutis velutini, setis majoribus deficientibus vel sparsis. Petala sepalis aut aequilonga, aut circ. dimidio breviora; sepalia nunquam petaloidea. Inflorescentiae aut terminales aut axillares
- a. Petala sepalis circ. dimidio breviora. Inflorescentiae terminales, interdum inflorescentiis axillaribus ex axillis foliorum superiorum orientibus auctae, rhachibus plus minus validis . . . Subgen. I: *Eucnestis* Schellenb.
- b. Petala sepalis aequilonga vel rarius paulo longiora. Inflorescentiae axillares, racemosae, plerumque glomeratae, saepius ex ramis anni praeteriti orientes, rhachibus gracilibus . . . Sect. 1: *Brevipetalae* Schellenb.
- Sect. 2: *Aequipetalae* Schellenb.
- B. Folliculi apice in processum corniformem producti, setulis obtusis vel mucronatis velutini, setis caducis densius intermixtis. Petala sepalis aut longiora vel rarius eis subaequilonga, aut sepalis petaloideis aequilonga. Inflorescentiae axillares . . . Subgen. II: *Ceratocnestis* Schellenb.
- a. Petala sepalis longiora vel rarius eis subaequilonga; sepalia haud petaloidea . . . Sect. 3: *Longipetalae* Schellenb.
- b. Petala sepalis petaloideis aequilonga . . . Sect. 4: *Macrosepalae* Schellenb.

Conspectus generis *Connari*.

- A. Fructus follicularis, i. e. sutura ventrali tantum dehiscens, sutura dorsali maxime apicin versus dehiscens, ceterum indehiscens et ibi haud linea notatus . . . Subgen. I: *Connarellus* Schellenb.
- a. Folliculus obliquus, non hamatus, mesocarpio crasse parenchymatico, subcarnoso nec non lignoso (instructus) siccitate haud bene nervoso-striatus, sed plus minus rugulosus, rubiginosus. Petala glabra vel pauciglanduligera. Folia trifoliolata. Spec. neogae . . . . . Sect. 1: *Neoconnarellus* Schellenb.
- b. Folliculus obliquus, interdum hamatus, pericarpio bene nervoso-striato, siccitate fusco vel rufescenti, lignoso vel sublignoso; vel folliculus subsymmetricus, ellipsoideus vel fusiformis, pericarpio sublaevi. Folia plerumque imparipinnata. Spec. gerontogae, nec non Africanae . . . Sect. 2: *Palaeoconnarellus* Schellenb.
- α. Folliculus obliquus. Petala glabra vel tantum pauciglanduligera, interdum tomentosa . . . . . Subsect. 4: *Eupalaeoconnarellus* Schellenb.
- β. Folliculus subsymmetricus. Petala utrinque, rarius extus tantum tomentosa. Endocarpium tomentosum . . . . . Subsect. 2: *Pseudomphalobium* Schellenb.
- B. Fructus leguminaceus, i. e. sutura ventrali atque dorsali dehiscens vel dorso minime intus linea dehiscentiali bene notatus, obliquus, mesocarpio parenchymatico subcarnoso instructus, siccitate plerumque haud bene nervoso-striatus, sed rugulosus, rubiginosus. Species neogae . . . . . Subgen. II: *Neoconnarus* Schellenb.
- a. Pili unicellulares, simplices . . . . . Sect. 3: *Euneoconnarus* Schellenb.
- b. Pili multicellulares, sympodialiter ramosi . . . . . Sect. 4: *Pseudotricholobus* Schellenb.
- C. Folliculus leguminaceus ut in praecedenti, obliquus vel subsymmetricus, pericarpio lignoso haud striato vel nervoso-striato; vel pericarpio tenui, bene nervoso-striato, vel (in speciebus folliculis subsymmetricis notatis) sublaevi. Species gerontogae . . . . . Subgen. III: *Euconnarus* Schellenb.
- a. Fructus obliquus pericarpio crasse lignoso, haud striato, maturitate glabro . . . . . Sect. 5: *Xyloconnarus* Schellenb.
- b. Fructus obliquus pericarpio lignoso, maturitate tomentoso. Inflorescentiae axes tomentosae. Bractee elongatae . . . . . Sect. 6: *Bracteoconnarus* Schellenb.

- c. Fructus obliquus, pericarpio lignoso, striato, maturo haud velutino. Bractea haud insigniter elongata . . . Sect. 7: *Pseudoxyloconnarus* Schellenb.
- d. Fructus obliquus, pericarpio tenui, bene nervoso-striato . . . . . Sect. 8: *Neuroconnarus* Schellenb.
- e. Fructus subsymmetricus, pericarpio tenui, tenuiter striato. Semen hilo parvo ornatum. Radicula apicalis vel dorsalis, superficialis. Stamina quoad cognita 40 fertilia. Folia plerumque tri- vel unifoliolata, rarius bijuga . . . . . Sect. 9: *Omphalobium* Gaertn. (pro spec.)
- f. Fructus subsymmetricus, subinflatus, pericarpio sublignoso. Semen hilo magno ornatum. Radicula cotyledonibus subpeltatis circumdata, ventrem vel rarius dorsum versus spectans. Stamina 5 interiora staminodialia. Petala perangusta, tomentosa. Folia imparipinnata . . . . . Sect. 10: *Afromphalobium* Schellenb.

### Die Entstehung des heutigen Verbreitungsbildes der Familie.

Wie ich oben gezeigt zu haben glaube, ist die Sektion *Brevipetalae* der Gattung *Cnestis* diejenige, welche dem Typus der *Connaraceen* noch am nächsten steht. Die sechs Arten dieser Sektion sind ausschließlich im westlichen tropischen Afrika beheimatet. Ziemlich primitiv sind ferner die Gattungen *Cnestidium*, *Pseudoconnarus* und *Bernardinia*; diese drei Gattungen, je in nur zwei Arten bekannt, sind Bewohner des tropischen Südamerika. Daraus ist zu schließen, daß die Urheimat der *Connaraceen* entweder auf dem Ostrande Südamerikas, etwa auf der alten guyanischen Platte, auf einem Verbindungskontinent zwischen Südamerika und Afrika oder am Westrande Afrikas gelegen sein muß. Vielleicht ist die erste Ansicht die zutreffendere, doch steht der positive Beweis so lange aus, als nicht entsprechende Formen fossil nachgewiesen worden sind. Man kann sich vorstellen, daß die Urformen der *Brevipetalae* auf der Guyanaplatte beheimatet gewesen sind, daß sie auf der Wanderung nach Osten zu *Cnestis* sich umbildeten, während sie in Amerika den drei Gattungen *Cnestidium*, *Pseudoconnarus* und *Bernardinia* den Ursprung gaben. Man müßte also diese drei Gattungen im Stammbaume nicht an *Cnestis* anschließen, sondern ihnen eine mit *Cnestis* gemeinsame Basis geben. Doch eine solche Auffassung würde die graphische Darstellung nur komplizieren und unübersichtlich machen; es ist ganz selbstredend, daß nur in den seltensten Fällen, z. B. bei *Ellipanthus* und *Pseudellipanthus*, ein direkter Zusammenhang zwischen zwei Gattungen anzunehmen ist, daß vielmehr stets die heutigen Gattungen nicht auf der Entwicklungslinie, sondern seitwärts auf kleine Ästchen eingetragen werden müßten. Das gilt in gleichem Maße für alle

Stammbäume, verstärkt für Stammbäume, welche den genetischen Zusammenhang der Pflanzenfamilien darstellen wollen, da ja jede Familie an sich schon einen nach verschiedenen Richtungen variierten Ast darstellt.

Eine Entstehung der Familie am Westrande Afrikas und die Westwärtswanderung der genannten drei amerikanischen Gattungen liegt aber auch durchaus im Bereiche der Möglichkeit. Man kann sich sehr wohl vorstellen, daß sich auf dem afrikanischen Kontinent aus den Urformen *Cnestis* herausgebildet hat, daß dann aus diesem oder aus den Urformen bei der Westwanderung sich die drei amerikanischen Gattungen herausdifferenziert haben, von denen sich *Pseudoconnarus* nicht weiter entwickelt hat, *Cnestidium* den Ursprung von *Rourea* und *Connarus* gab, und *Bernardinia* ein Seitenast ist, der nach Amerika in einem nicht weiter differenzierten Ästchen gelangt ist, während sich aus den Urformen zu *Bernardinia* in der afrikanischen Heimat selbst die zahlreichen Gattungen der *Byrsocarpeae* entwickelt haben. Ähnliches gilt natürlich auch für die Annahme einer Entstehung der Familie auf einem untergegangenen, hypothetischen Brückenkontinent, einer Atlantis.

Das auf das westliche Afrika beschränkte Vorkommen des alten Familiensplitters *Jollydora* braucht nicht als Beweis der afrikanischen Heimat der Familie aufgefaßt zu werden. Es ist leicht vorstellbar, daß die mannigfachen Progressionen, die unter Beibehaltung des primitiven Merkmals der Zweisamigkeit zu *Jollydora* geführt haben, auf der Wanderung von Urformen aus Amerika nach Osten erworben sein können. Wir hätten also bei Annahme Amerikas als Urheimat der Familie eine mehrfache Wanderung amerikanischer Formen nach Osten anzunehmen, was durchaus im Bereiche der Möglichkeit liegt.

Daß wenigstens eine Ostwanderung von Amerika aus nach der alten Welt stattgefunden hat, ist sicher aus der Verbreitung von *Connarus* zu erweisen, während sichere Westwanderungen nur in einigen Fällen von Asien nach Afrika hin stattgefunden haben dürften und nicht ganze Gattungen, sondern nur einzelne Arten betreffen. Diese Westwanderungen sind also wohl geologisch viel jünger als die ursprünglichen Ostwanderungen der heutigen Gattungen.

Ziehe ich das Ergebnis reiflicher Überlegungen in dieser Richtung, so möchte ich den Ostrand Südamerikas für die Heimat der Familie ansehen, wohlverstanden nicht der heutigen Familienglieder, sondern von deren Urformen.

Da die Gattung *Connarus* bei ihrer Verbreitung über alle Tropenländer besonders geeignet erscheint, Fragen über die Wanderungen der Familienglieder zu beantworten, so will ich auch hier wieder das Verbreitungsbild von *Connarus* zuerst besprechen, um dann die von dieser Gattung gewonnene Anschauung auf die übrigen Gattungen zu übertragen.

Ich glaube weiter oben erwiesen zu haben, daß jene *Connarus*-Arten, welche Follikel entwickeln, die Untergattung *Connarellus* also, ursprünglicher sind als die Untergattungen *Neoconnarus* und *Euconnarus* mit ihren hülsenartigen Früchtchen. Ich habe auch schon erwähnt, daß die Untergattung *Connarellus* in zwei getrennten Arealen, einmal in Südamerika, dann in Ostasien verbreitet ist, habe ferner darauf hingewiesen, daß die Gattung *Connarus* und zumal ihre Untergattung *Connarellus* sicher monophyletisch ist. Ferner habe ich *Connarus* als Gattung von *Cnestidium* abgeleitet. Da *Cnestidium* amerikanisch ist, so wäre auch *Connarus* amerikanischen Ursprungs, es wäre die Sektion *Neoconnarellus* als die ursprünglichste anzusehen, wofür ihre Einheitlichkeit sprechen könnte.

Es fragt sich nun, ob die altweltlichen Arten von *Connarellus* von Amerika westwärts über den pazifischen Ozean oder ostwärts über Afrika, wo Arten der Untergattung heute fehlen, wandernd nach dem östlichen Asien gelangt sind.

Gegen den westlichen Weg über den Pazifik sprechen eine ganze Reihe von Gründen. Die *Connaraceen* fehlen auf der Westküste Süd- und Mittelamerikas fast völlig. Es kommen dort nur das in ganz Zentralamerika, auch an der Ostküste verbreitete *Cnestidium rufescens* Planch. vor (Panama, Insel Taboga), dann die auf der Ostküste von den brasilianischen Südstaaten bis Veracruz verbreitete *Rourea glabra* H. B. K., welche auf der amerikanischen Westküste von Panama bis Tepic verbreitet ist; beide Arten sind offenbar über nicht aus der tropischen Klimazone herausgehende mittelamerikanische Andenpässe in den westandinen Raum gelangt. Dann kenne ich aus Equador einen *Connarus*, eine noch unbeschriebene Art, welche bei Balao, also an der Küste, durch EGGERS gesammelt worden ist. Sie gehört aber nicht zu *Neoconnarellus*, sondern zu *Neoconnarus*, ist also eine jüngere Bildung.

Ein weiterer Grund gegen die westliche Wanderstraße ist das Fehlen der Gattung und der Familie auf den östlichen, vulkanischen Inseln des Pazifiks. Weder auf Tahiti und auf den Marquesas-Inseln, noch auf den Sandwich- oder Hawaii-Inseln finden sich Vertreter der Familie, obwohl klimatisch ihr Gedeihen dort unbedingt möglich wäre und gerade die Hawaii-Inseln in ihrer Flora vielfach von Amerika beeinflußt sind. *Connaraceen* treten (von Amerika aus gerechnet) erst auf den Samoa- und den Fidschi-Inseln auf, Inselgruppen, die in ihrer Flora durchaus asiatischen Grundcharakter tragen und sicher von Osten und Südosten her besiedelt worden sind.

Bei der oben (S. 214) geschilderten Unmöglichkeit der Verbreitung der *Connaraceen*-Samen über weite ozeanische Strecken kämen für die Westwanderung der Gattung nur feste Landbrücken zwischen Amerika und Asien in Frage, und bei der rein tropischen Verbreitung der Familie nur Landbrücken, welche klimatisch entsprechend gelegen wären. Eine solche tropisch-

pazifische Brücke wird von einigen Paläographen postuliert (v. IBERING: wäre sie als Wanderstraße der *Connaraceen* in Frage gekommen, so wäre das Fehlen der Familie auf der amerikanischen Westküste und im östlichen Teil des Pazifiks nicht zu erklären. Ich halte die tropisch-pazifische Brücke für sehr zweifelhaft und lehne sie als für die Verbreitung der *Connaraceen* in Betracht kommend unbedingt ab.

Nehmen wir nun als Verbreitungsweg der Gattung *Connarus* den östlichen an, so fällt die Tatsache auf, daß die Untergattung *Connarellus*, von welcher hier zunächst allein die Rede ist, in Afrika fehlt. Wir haben also auch hier, wie im Ostpazifik, eine empfindliche Lücke im Verbreitungsbild. Die afrikanische Lücke fällt aber nicht schwer ins Gewicht, da wir wissen, daß gerade auf diesem Kontinent häufig ein Artenausfall sich zeigt. Kürzlich hat IRMSCHER (Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente: Mitt. Inst. allgem. Bot. Hamburg V, 1922) noch auf diese Verhältnisse hingewiesen und sie aus mit Polwanderungen in Verbindung stehenden Klimaschwankungen zu erklären gesucht. Ohne mich zunächst für oder gegen diesen Erklärungsversuch auszusprechen, muß ich betonen, daß jedenfalls der Artenausfall in Afrika eine feststehende Tatsache ist. Der Annahme der Ausbreitung der Untergattung *Connarellus* aus ihrem südamerikanischen Entstehungszentrum nach Osten über Afrika bis an die Verbreitungsgrenze auf den Fidschi-Inseln liegt also nichts im Wege, sie wird im Gegenteil durch zahlreiche parallele Verbreitungsbilder im Pflanzenreiche auf das beste gestützt.

Für diese Wanderungen müssen bei der Organisation der *Connaraceen* festes Land oder wenigstens keine bedeutenden Wasserschraken vorhanden gewesen sein, und es ist zunächst Auffassungssache, ob man zur Herstellung der Landverbindung zwischen Amerika und Afrika eine atlantische Brücke oder mit WEGENER ein Anliegen der südamerikanischen Scholle an Afrika annehmen will. Ich möchte aber darauf hinweisen, daß die WEGENERSche Theorie durch Aneinanderschieben der Schollen nur die Tiefscegebiete überbrückt, nicht aber Flachsee, welche als Transgression die Schollen bedecken kann und bedeckt hat, und daß es bei hinreichender Breite für die Wirkung eines Meeres als geographische Schranke gleichgültig ist, ob dieses Meer etwa nur 40 m oder ob es Tausende von Metern tief ist. So wird durch die WEGENERSche Theorie der geologisch gesicherte, erhebliche breite Ostausgang des Mittelmeeres, der Thetis oder Mediterranik, zwischen Vorder- und Hinterindien nicht überbrückt, weil dieser Flachsee darstellt. Dieser Ostausgang war aber breit genug, um die Wanderung von auf Landverbindung angewiesenen Pflanzen, wie es die *Connaraceen* sind, erheblich zu erschweren, wenn nicht unmöglich zu machen.

Es wäre übrigens, wie ich hier einschalten möchte, wohl wünschenswert, daß das jeweilige Weltbild, welches die WEGENERSche Theorie unter Vernachlässigung der Transgressionen entwirft, gerade unter Berücksichtigung

dieser überprüft würde. Z. B. erscheint die Amazonik, jener Meeresbusen, der sich zeitweilig im Gebiete des heutigen Amazonasstromes ausbreitete, bei Annahme der WEGENERSchen Theorie im Untereozän völlig von aller ozeanischen Verbindung abgeschnitten zu sein. Dann wäre aber die Amazonik damals ein flaches Binnenbecken geworden, welches im Salzgehalt derartige Veränderungen nach der einen oder anderen Seite erlitten haben müßte, daß sich Anzeichen dafür in ihrer damaligen Lebewelt gezeigt haben müßten, was anscheinend nicht der Fall ist. Allerdings wird für das Eozän das Vorhandensein einer Amazonik von mancher Seite in Abrede gestellt, von anderer Seite ein Westausgang nach dem Pazifik vermutet, wodurch normale Salzverhältnisse sich ergeben würden.

Schwierigkeiten für die WEGENERSche Theorie scheinen mir auch bei dem Aufstoßen der australischen Scholle auf die asiatische vorhanden zu sein. Mit diesem Aufeinanderprallen von Schollen braucht doch noch durchaus kein fester Landzusammenhang zu entstehen, da ja vor dem über das Meer aufragenden Teile der Schollen noch der untergetauchte Schelfrand liegt. Man müßte da ein förmliches Verschweißen der Schollen unter Hebung ihrer Schelfe infolge des Zusammenstoßens annehmen. Wie sollten dann aber die Tonga- und Fidschi-Inseln ihre doch im großen ganzen asiatische Flora erhalten haben? Diese beiden Inselgruppen gehören nach WEGENER mit den südlich anschließenden Kermadec-Inseln und den beiden Neuseeland-Inseln zu einer schon vor dem Zusammenstoßen der asiatischen Scholle mit der Australischolle von dieser losgelösten Girlande; der nördliche Teil dieser Girlande, eben die Tonga- und Fidschi-Inseln, welche durch die Polflucht der Australischolle in Äquatornähe geraten sind, wären also zur Zeit des Aufprallens gar nicht mehr mit Australien verbunden gewesen und hätten kaum ihre heutige so stark asiatisch betonte Flora erhalten können. Übermeerische Besiedlung unter Überbrückung doch recht ansehnlicher Meeresteile ist in dem oft angenommenen Umfange sicher übertrieben und kommt für *Connarellus*, welcher in einer Art auf den Fidschi-Inseln (*C. Pickeringii* A. Gray) vorkommt, ganz bestimmt nicht in Frage. Wie sollten ferner die Samoa-Inseln zu ihrer *Connaraceen*-Flora gekommen sein (einer Art der Gattung *Santaloides*), wenn nicht auf festem Landwege von Asien her? Samoa gehört doch wohl als jenseits der Tonga-Rinne (Schlepprinne im Sinne WEGENERS) liegend mit zu jenen pazifischen Inseln, welche als Brocken im Sima des Pazifiks nach Aufreißen der pazifischen Spalte im Karbon stecken geblieben sind. Es müßte also die Gesamtflora Samoas, wie auch diejenige der weiter östlich gelegenen Vulkan-Inseln (Marquesas, Tahiti, Hawai) übermeerisch, und zwar für die ersteren von Asien her, für letztere teilweise von Amerika aus erfolgt sein, denn die Phanerogamenflora ist ja erst in der Kreide, also lange nach der karbonischen Isolierung dieser Inseln aufgetreten. Das halte ich in diesem Umfange für völlig undenkbar. Ein Untersuchung der Flora der Marquesas

und von Tahiti unter dem Gesichtspunkte der Verbreitungsmöglichkeit ihrer Gewächse wäre wohl eine dankbare Aufgabe, die Licht in diese Verhältnisse bringen würde; doch sie liegt außerhalb des Rahmens dieser Arbeit. Die jungen Atolle der Südsee sind natürlich übermeerisch besiedelt worden, zeigen aber auch eine relativ artenarme Flora.

Kehren wir nach diesen Abschweifungen zum eigentlichen Thema, zur Entstehung des Verbreitungsbildes der Gattungen der *Connaraceen* zurück.

Die Untergattung *Connarellus* ist also die älteste Untergattung von *Connarus*, sie ist amerikanischen Ursprungs, d. h. *Neoconnarellus* steht der Basis der ganzen Gattung am nächsten. Vertreter der Untergattung wanderten auf dem Ostwege über Afrika nach Asien. Der Landweg Südamerika-Afrika war nach Ansicht aller Geologen und auch WEGENERS in der oberen Kreide und im ältesten Tertiär (Eozän) vorhanden. Die Weiterwanderung von Afrika nach Osten, d. h. zunächst nach Vorderindien, muß über Madagaskar und die lemurische Brücke gegangen sein, diese bestand aber nur noch in der oberen Kreide (Senon), im Eozän war sie schon abgebrochen. Auch der Ostausgang des Mittelmeeres, der Mediterranik, war im Eozän offen, in der oberen Kreide jedoch bestand in der Gegend der Gangesebene Landverbindung zwischen Vorder- und Hinterindien. *Connarellus* kann also spätestens in der oberen Kreide, speziell im Senon, aus Südamerika eingewandert sein und müßte in dieser Erdperiode den ganzen Weg über Afrika, Madagaskar, Vorderindien bis nach Hinterindien zurückgelegt haben. Da ein Vertreter der Untergattung auf Australien, ein anderer auf den Fidschi-Inseln vorkommt, muß die Untergattung also schon vor dem Eozän, seitdem die Fidschi-Inseln nicht mehr landfest sind, so weit vorgedrungen sein. Da nun Wanderungen bei *Connaraceen* nur schrittweise erfolgen können, so wird man große Zeiträume für die Wanderung der Untergattung von Südamerika auf dem Ostwege bis zu den Fidschi-Inseln anzunehmen haben, d. h. *Connarellus* dürfte schon in der mittleren Kreide, im Cenoman, mit der Wanderung begonnen haben. Freilich wissen wir nichts über die Dauer der einzelnen Abschnitte der Kreidezeit.

Nun ist die Gattung *Connarus* eine der progressivsten der *Connaraceen*. Bis zu ihrer Entwicklung war schon ein großer Zeitraum erforderlich, woraus hervorgeht, daß die Familie als solche auf ein hohes Alter zurückblickt, daß die Entstehung der ganzen Familie in die untere, spätestens in die mittlere Kreide anzusetzen ist. Interessant ist bei dem hohen geologischen Alter der Familie, daß damals schon ein so ausgesprochen an Insektenbestäubung angepaßter Blütentypus, wie es der heterotrimorphe, ein Charakteristikum der Familie, ist, ausgebildet gewesen sein muß.

Das weitere Schicksal der Gattung *Connarus* möchte ich nicht im einzelnen verfolgen, weil ich glaube, daß eine solche Darstellung bei der heutigen, doch noch recht mangelhaften Kenntnis der Gattung, ihrer Arten und der einschlägigen geologischen Vorgänge, reichlich hypothetisch würde.

Ich möchte aber doch darauf hinweisen, daß aus der Verbreitung einzelner Arten und Artgruppen sich sehr schön der allmähliche Zerfall der hinterindisch-malayischen Platte verfolgen läßt, und daß diese Beobachtungen sich mit der Annahme der Geologen über diesen Zerfall decken. So ergibt sich ein verhältnismäßig früher Abbruch von Java, ein längeres Festsein von Borneo und Sumatra, eine innige Verbindung von Borneo und den Philippinen, ein sehr langes Zusammenhalten der Malakka-Halbinsel mit dem Lingga-Archipel, Banka und Billiton, länger als der Zusammenhang mit Sumatra. Einige dieser Verhältnisse habe ich kürzlich bei Besprechung der *Connaraceen* von Borneo angedeutet (Engl. Jahrb. 59, 1924, Beibl. Nr. 434). Die Gattung *Connarus* hat sich, wie auch andere Gattungen der Familie, zumal *Santaloides*, einmal in den malayischen Raum gelangt, dort reich entwickelt, sie ist dort in ein Gebiet von seit langen geologischen Perioden gleichgebliebenen klimatischen Faktoren gelangt.

Anders in Vorderindien, wo die Gattungen *Connarus* und *Santaloides* wohl durch Klimaschwankungen und Einsetzen trockener Perioden in ungünstige klimatische Bedingungen gerieten und es nur zu wenigen Formen gebracht haben.

Die Betrachtung der Gattung *Santaloides*, welche nach meiner Ansicht in Afrika aus gemeinsamen Urformen mit *Byrsocarpus* entstand, lehrt, daß auch diese Gattung, die immerhin schon eine recht erhebliche Progression gegenüber dem Urtypus der Familie aufweist, auf ein relativ hohes geologisches Alter zurückblicken muß. Ein Vertreter der Gattung kommt auf Samoa vor, wahrscheinlich ein weiterer auf den Fidschi-Inseln (ASA GRAY erwähnt in U. S. Explor. Exped. I, 1854, 375 ein Früchtchen), Gebiete, welche die Gattung vor dem Eozän besiedelt haben muß. Die Entstehung dieser Gattung ist somit spätestens ins Senon anzusetzen, vermutlich noch früher.

*Santaloides* kommt nur in einigen Arten in Afrika, seinem vermutlichen Ursprungslande vor, eine weitere Art findet sich, wenn ich mich nicht täusche, auf Madagaskar. BAKER hat von dort eine *Rourea platysepala* beschrieben, die ich nicht gesehen habe, von welcher der Autor aber angibt, daß sie der »*Rourea santaloides*« [dem *Santaloides minus* (Gaertn.) Schellenb.] sehr ähnlich sei. Diese letztere Art wächst auf Ceylon und an der Malabarküste. So haben wir bei *Santaloides* noch die Etappen der Wanderung deutlich vor Augen.

Die *Cnestides* § *Aequipetalae*, von denen eine Art auf Malakka und den malayischen Inseln und eine zweite, der ersten sehr nahe stehende Art auf den Philippinen vorkommt, ist auf Madagaskar in einigen Arten vertreten, auf Ceylon und in Vorderindien fehlt die Sektion jedoch.

Von *Connarus*, subgen. *Connarellus* habe ich angegeben, daß diese Untergattung in Afrika und auf Madagaskar fehlt, dagegen ist sie in einer Art, *C. Wightii* Hook. fil., an der Malabarküste vertreten. Die afrikanischen Arten von *Connarus* gehören sämtlich zu *Euconnarus* und sind zum

größten Teil progressiv, sei es durch die Kapselform, sei es durch Reduktion im Andrözeum. Ich bin der Ansicht, daß die afrikanischen *Euconnarus*-Arten nicht dort aus ausgestorbenen Arten von *Palaeoconnarellus* entstanden, sondern daß sie asiatischen Ursprungs sind und mit der Siwalikfauna in Afrika einwanderten. Auf demselben Wege dürfte, wie schon angedeutet, die einzige afrikanische Art der in Asien entstandenen Gattung *Castanola* [*C. paradoxa* (Gilg) Schellenb.] nach Afrika gelangt sein. Daher auch das Fehlen dieser Gattungen bzw. Untergattungen auf Madagaskar, welches sonst einen reichen Teil afrikanischer, nach Asien ausgewanderter Formen konserviert hat.

Die afrikanischen Formen der Familie bedürfen noch einige Worte der Besprechung. Es ist auffallend, daß gerade dieser Kontinent die einzige auch im Habitus subtropische Art der Familie, *Cnestis natalensis*, hervorgebracht hat, während doch auf den anderen Kontinenten ebenso leicht die Möglichkeit zur Auswanderung tropischer Arten in die Subtropen gegeben wäre. Ferner muß auffallen, daß Afrika und das floristisch dazu gehörige Madagaskar und die Malabarküste so auffallend reich an Formen sind, welche dem trockneren Klima der Baumsteppe angepaßt sind. (Analoge Formen sind allerdings auch auf den Campos und Llanos Brasiliens und Guyanas entstanden.) Andererseits ist die Familie in Afrika aber auch durch zahlreiche Formen des Urwaldes, meist allerdings der Urwaldränder und der Galerien, vertreten, Formen, welche in der Regel ein sehr beschränktes Verbreitungsgebiet haben, mithin offenbar jüngeren Ursprungs sind. Die Savannen-Arten dagegen sind meist über große Räume verbreitet, also offenbar höheren geologischen Alters.

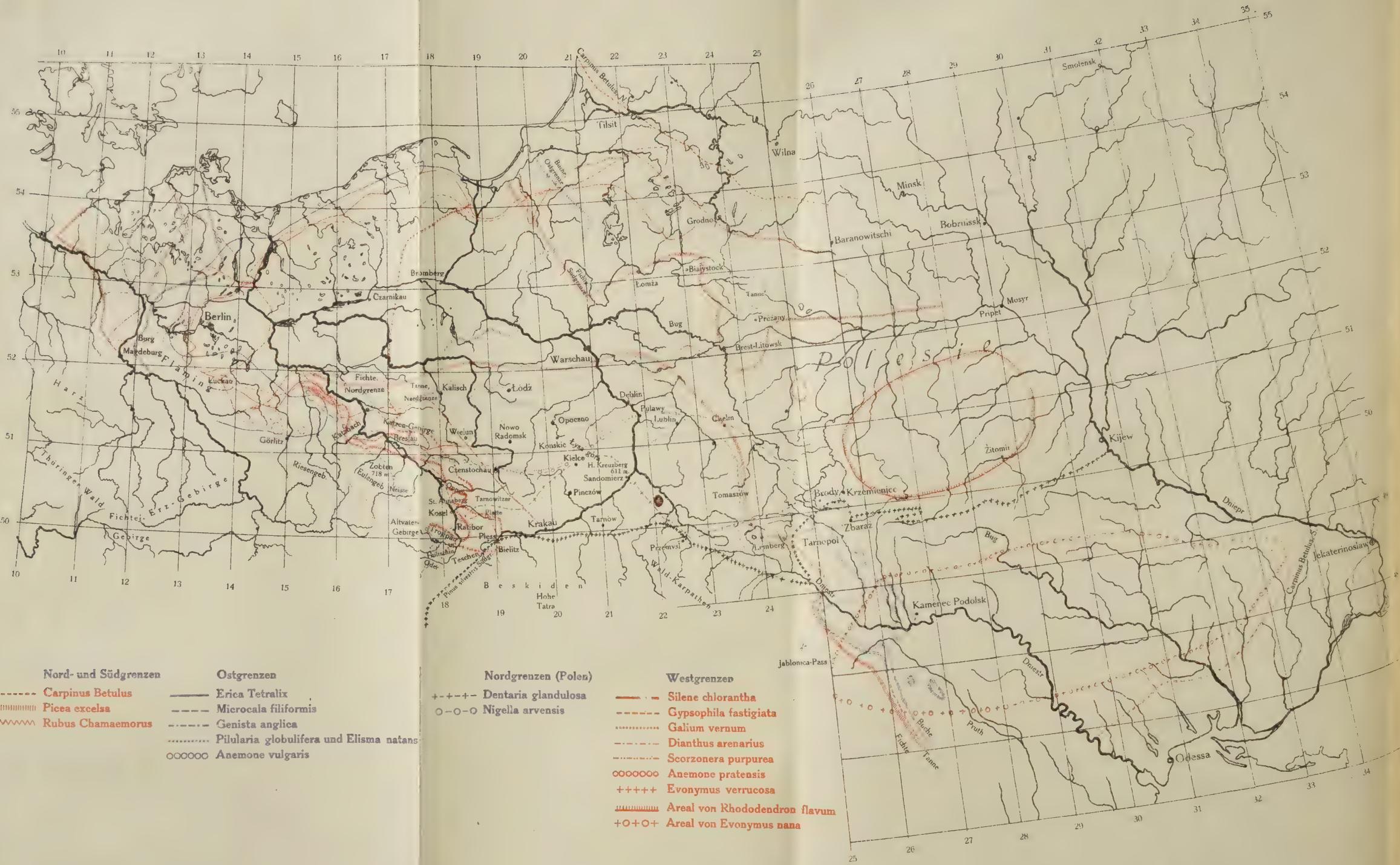
Diese Verhältnisse dürften in der klimatologischen Entwicklung Afrikas ihre Begründung finden. In starken Trockenperioden (ich erinnere an die an Hand der WEGENERschen Polverschiebungen durch IRMSCHER konstruierte Klimagürtelverschiebungen) sind ursprünglich alle tropischen Vertreter der Familie in Afrika ausgestorben (*Connarellus*) oder zu Steppenarten (*Byrsocarpus*, *Agelaea* z. B.) umgewandelt worden. Nach Einsetzen günstigerer klimatischer Verhältnisse sind von diesen Steppenformen aus wieder Waldformen entstanden, die entsprechend ihrem geologisch jungen Alter noch nicht weit verbreitet sind (*Cnestis* und *Eucnestis* z. B.). Die Steppenformen dagegen sind entweder über weite Räume verbreitet (*Roureopsis obliquifoliata*, *Cnestis ferruginea*, *Jaïndea pinnata*, *Santaloides gudjuanum*) oder sie sind durch das Ungleichmäßigwerden des Klimas und den rezenten Zerfall und Rückgang des Urwaldes in Lokalrassen zerfallen (*Agelaea*, *Byrsocarpus*, *Connarus Griffonianus*).

Ich bin am Ende meiner Ausführungen. Rückblickend gestehe ich mir zu, daß viele meiner Angaben, da sie sich lediglich auf das Studium von Herbarmaterial gründen, einigermaßen hypothetisch sind. So wäre es denkbar, daß ich in meiner Aufteilung der Familie noch nicht weit genug gegangen bin, sondern noch viel mehr Untergruppen hätte annehmen sollen. Denn wir haben ja nur Splitter eines offenbar doch sehr alten Entwicklungskreises vorliegen, deren rückwärtige Verknüpfung an Hand des bisher Bekannten ein gewisses Moment der Unsicherheit enthalten muß, um so mehr, als ganz offensichtlich vielfach in paralleler Entwicklung äußerlich recht ähnliche Formen erreicht worden sind. Ich glaube aber, daß meine Ableitung des hohen Alters der Familie aus der Progression innerhalb der Gattung *Connarus* von Formen mit Follikeln zu solchen mit Hülsen, in Verbindung mit dem geforderten östlichen Wanderungswege von Amerika aus einwandfrei ist, und daß die daraus sich ergebenden Anschauungen über Wanderungen, die ich freilich nur skizzierte, nicht allzu weit von den wirklichen Verhältnissen abweichen.

---



THE LIBRARY  
OF THE  
UNIVERSITY OF ILLINOIS



Maßstab 1:2 250 000

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie](#)

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: [60](#)

Autor(en)/Author(s): Schellenberg Gustav

Artikel/Article: [Die phylogenetische Entwicklung und die Wanderungen der Connaraceen. 207-251](#)