© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über die Entwicklung der Blüten und Blütenstände von Euphorbia L. und Diplocyathium n. g.

Von

Heinrich Schmidt, Hamburg.

Mit Tafel II—V und 6 Abbildungen im Text.

Einleitung.

„Es ist ein Bedürfnis des menschlichen Geistes, sich eine Vorstellung zu bilden über die Bedingung der Formgestaltung wachsender Organismen im allgemeinen", mit diesem Satz hat ein hervorragender Botaniker das Grundproblem der heutigen Morphologie gekennzeichnet. In dem Teil dieser Wissenschaft, der sich mit dem Bau der Pflanzen beschäftigt, wurde die in dem angeführten Satze vertretene Auffassung in früherer Zeit nicht anerkannt; man kümmerte sich nicht um die Bedingungen, unter denen die einzelnen Glieder einer Pflanze entstanden, sondern suchte fast ausschließlich durch vergleichende Betrachtungsweise der fertigen, bei den verschiedenen Pflanzengruppen mannigfach gestalteten Organe diese auf gemeinsame Grundformen zurückzuführen. Daß die Morphologie bei diesen zum großen Teil glücklich durchgeführten Versuchen der Systematik wichtige Dienste leistete und eine Stütze der Descendenztheorie wurde, liegt auf der Hand, aber die Erfolge, welche bei dieser Richtung schließlich erreicht wurden, entsprachen nicht den Erwartungen, denn die Feststellung der Verwandtschaftsverhältnisse im Bereiche der höher organisierten Pflanzen gelang nur in der unvollkommensten Weise.

Um diesem Endziel näher zu kommen, geht die moderne Morphologie von einem andern Standpunkt aus. Unter der Annahme, daß die Folge der Erscheinungen, welche uns in der ontogenetischen Entwicklung der Lebewesen entgegentreten, dem Aufeinanderfolgen ihres Auftretens in der phylogenetischen Entwicklung entspricht, kann man zuweilen aus dem Vergleich der Entwicklung von verschiedenen Pflanzen Schlüsse auf ihre Stellung zu einander ziehen. Ferner gewinnen wir aus dem Studium der Entwicklung einer Pflanze eine genauere Übersicht über die Stellung der einzelnen Teile und Organe zu einander, als es bei Betrachtung der fertigen Pflanze der Fall ist, und eine solche ist die Vorbedingung zur Erklärung und Deutung mancher Pflanzenteile und damit zur richtigen Auffassung der ganzen Pflanze überhaupt. Weiterhin bietet sich auch vielleicht die Möglichkeit, aus einer vergleichenden Betrachtungs-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weise der ungleichen Entwicklungen ähnlich gebauter Pflanzen eine Vorstellung über die Bedingung dieser Verschiedenheit der Entwicklung zu gewinnen und hieraus weiter auf die Bedingungen der Formgestaltung zu folgern. Zu diesem Zweck ist es vor allem notwendig, die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen, welche sich so als ein wichtiger Zweig der Morphologie darstellt, näher zu erforschen und mit größter Genauigkeit zu verfolgen.

Diesen allgemeinen Entwicklungsgang in der Art morphologischer Betrachtungsweise finden wir auch in der Reihe der Untersuchungen, welche über den Blütenstand der Gattung *Euphorbia* L. angestellt worden sind. Die älteren Autoren gaben fast ausschließlich Beschreibungen des fertigen Cyathiums, stellten dann Vergleiche mit ähnlichen Blütenständen an und suchten so jene Frage zu lösen, welche seit Linné's Zeiten schon die Botaniker beschäftigte und bald nach dieser, bald nach jener Richtung beantwortet wurde, ob wir nämlich in dem Cyathium, diesem blütenähnlichen Gebilde, eine wirkliche Zwitterblüte oder einen Stand eingeschlechtiger Blüten zu sehen haben. In der Mitte des vorigen Jahrhunderts wurde dann von Payer zuerst das Problem mit Hilfe der Entwicklungsgeschichte zu lösen versucht, und ihm schlossen sich die anderen Autoren an, welche zur Lösung der Frage einen Beitrag geliefert haben. Besonders Baillon, Budde, Warming, Hieronymus, Pedersen und Schumann waren es, welche die Entwicklung des Cyathiums genauer verfolgten, dabei aber zu den verschiedensten Ergebnissen und daher auch zu verschiedenen Auffassungen kamen. Man kann fast sagen, daß von jedem Forscher, der sich mit der Frage beschäftigt hat, auch eine neue Theorie über die Auffassung des einen oder anderen Teiles des Cyathiums aufgestellt worden ist. Für mich entstand daher die Aufgabe, die bisherigen Beobachtungen der verschiedenen Forscher aufs genaueste mit Hilfe einer exakten Untersuchungsmethode nachzuprüfen und zu vervollständigen, um dann über die Berechtigung der verschiedenen Ansichten zu entscheiden. Aus der Tatsache, daß die bisherigen Bearbeiter der Frage zu durchaus verschiedenen Resultaten gekommen sind, zog ich den Schluß, daß die Entwicklung der Blütenstände bei den einzelnen Arten der Gattung *Euphorbia* nicht übereinstimmt — bisher hatte man so sicher geglaubt, das Gegenteil annehmen zu können, daß einzelne Forscher es nicht einmal für nötig hielten, die von ihnen untersuchten Arten näher zu bezeichnen. Um die Berechtigung meiner Schlußfolgerung nachweisen zu können, habe ich Arten aus verschiedenen Untergattungen zur entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung gewählt, und auf diese Weise ist es mir denn auch gelungen, den scheinbaren Widerspruch in den Beobachtungen hervorragender Botaniker zum Teil wenigstens zu lösen; allerdings muß ich auch recht viele mitgeteilte Beobachtungen als unrichtig zurückweisen.

Die Arbeit wurde im Frühjahr 1905 im botanischen Institut der Universität Göttingen begonnen, nachdem ich mich im vorhergehenden Winter bereits mit dem Studium der Samenanlagen einiger Euphorbien beschäftigt hatte. Von meinem hochverehrten Lehrer,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Herrn Prof. Dr. A. Peter, bin ich auf die Untersuchung der Euphorbiaceen hingewiesen worden. Im Verlauf der Arbeit habe ich von ihm wertvolle Ratschläge erhalten und reiche Anregung erfahren, auch bin ich durch ihn bei der Beschaffung des nötigen Materials in weitgehender Weise unterstützt worden. Ich erfülle eine angenehme Pflicht, wenn ich ihm an dieser Stelle für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, sowie für die mir zuteil gewordene Förderung überhaupt meinen größten Dank ausspreche.

Literaturverzeichnis.

Baillon, M. H., Étude générale du groupe des Euphorbiacées. Paris 1858.
—, Histoire des plantes. Paris 1873.
Boissier, *Euphorbiaceae*. In De Candolle. Prodromus XV. Paris 1862. 66.
Braun, Alex., Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältnis zur Spezies. (Abh. d. Kgl. Ak. d. Wsch. z. Berlin. 1853. pag. 81.)
Brown, Rob., General remarks on the botany of Terra Australis in Flinder's Voyage to Terra Austr. Vol. II. London 1814.
—, Observations on the natural family of plants called *Compositae*. Transact. of Linnean Soc. London. 1818.
Budde, W., De *Euphorbiae Helioscopiae* L. floris evolutione. Diss. Bonn 1864.
Celakovsky, Noch ein Versuch zur Deutung der *Euphorbia*-Blüte. (Flora. 1872.)
Eichler, A. W., Blütendiagramme. Leipzig 1878.
Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. III. 4. u. 5.
Ernst, A., Ein weiterer Beitrag zur Bildung der *Euphorbia*-Blüte. (Flora 1872.)
Goebel, K., Die Grundprobleme der heutigen Pflanzenmorphologie. Vortrag, geh. in St. Louis. Biol. Zentralbl. 25. 1905. (Einleitung).
Hegelmaier, F., Zur Kenntnis der Polyembryonie bei *Euphorbia dulcis*. (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Berlin 1901 (vorläuf. Mitteilung) und 1903.)
Hieronymus, G., Einige Bemerkungen über die Blüte von *Euphorbia* und zur Deutung sog. axiler Antheren. (Bot. Ztg. 1872.)
Jussieu, A. L. de, Genera plantarum. Paris 1789.
Jussieu, Adr. de, Considérations sur la famille des Euphorbiacées. (Mém. du Mus. d'Hist. nat. Paris. 1823.)
—, De *Euphorbiacearum* generibus. Paris 1824.
Klotzsch, Linné's natürl. Pflanzenfamilie *Tricoccae*. (Abh. d. Kgl. Ak. d. W. zu Berlin. 1859.)
Kunth, C. S., Nova genera et species plantarum. Paris 1817.
Lamarck, Encyclopédie méthodique. II. Paris 1786.
Linné, Systema vegetabilium. Göttingen 1797.
Müller, J., Bestätigung der R. Brown'schen Ansicht über das Cyathium der Euphorbiaceen. (Flora. 1872.)
—, *Euphorbiaceae* in Martius, Flora Brasiliensis.
Payer, Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.
Pedersen, R., Koppens Udvikling hos Vortemaelken. (Botan. Tidskrift. 1873/74.)
Reichenbach, Flora Germanica excursoria. Leipzig 1830/2.
Röper, Joh., Enumeratio *Euphorbiarum*. Göttingen 1824.
—, Vorgefaßte botan. Meinungen. Rostock 1860.
Schleiden, Grundzüge der wissensch. Botanik. Leipzig 1846.
Schmitz, Fr., Zur Deutung der Euphorbienblüte. (Flora. 1871.)
Schumann, K., Untersuchungen über den Blütenanschluß. Leipzig 1890.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Schumann, Morph. Studien. II. Leipzig 1899.
Strasburger, E., Coniferen und Gnetaceen. Jena 1872.
Visiani, Rob. de, Flora Dalmatica. Leipzig 1842.
Warming, Eug., Über die Entwicklung der Blütenstände von *Euphorbia*, (Flora. 1870.)
—, Er Koppen hos Vortemaelken (*Euphorbia* L.) en Blomst eller en Blomsterstand? Diss. Kjobenhavn 1871, u. das franz. Résumé in Adansonia. X. 1871/73.
—, Über Pollenbildende Phyllome und Kaulome. (Hanst. bot. Abh. 2. 1875.)
—, Forgreningsforhold hos Fanerogamerne. (Videnskabernes Selsk. Skrift. X. 1875.)
—, Recherches et remarques sur les Cycadées. (Danske Videnskab Selsk. Forhandlinger. 1877.)
Weber, C. O., Beiträge zur Kenntnis der pflanzl. Mißbildungen. (Verh. d. naturhist. Ver. der Preuß. Rheinl. und Westph. XVII. 1860.)
Wydler, H., Über dichotome Verzweigung der Blütenachsen dikotyledonischer Gewächse. (Linnaea. XVII. 1843.)
—, Morphologische Beiträge. (Flora. 1845.)
—, Zur Morphologie, hauptsächlich der dichot. Blütenstände. (Pringsheims Jahrbücher. XI. 1877.)

Allgemeine Vorbemerkungen.

Technik.

Da es galt, die von den bisherigen Bearbeitern als sehr schwierig hingestellten Untersuchungen über die Entwicklung des Cyathiums aufs allergenaueste zu verfolgen, wählte ich die Schnittmethode. Blütenstände jeglichen Alters wurden in Alkohol fixiert und gehärtet, dann in Xylol übergeführt und in Paraffin eingeschlossen. Die Schnitte wurden mit einem Mikrotom in einer Dicke von 10—30 μ meist in der Querrichtung ausgeführt, seltener wurden Längsschnitte angefertigt. Vorzüglich bewährte sich die von Sidney Smith[1]) angegebene Färbungsmethode der Schnitte, bevor das Paraffin aus denselben entfernt ist; durch sie wird das lästige Überführen der Objektträger vom Xylol in die wässerige Farbstofflösung beseitigt und ein Fortschwimmen der Schnitte ausgeschlossen, auch wenn dieselben nicht aufgeklebt sind. Die meist mit Böhmer'scher Hämatoxylinlösung ausgeführte Färbung ergab dann ebenso gute Resultate, wie bei der gewöhnlichen bisher meist üblichen Methode. Auf diese Weise wurden im ganzen etwa 5—600 Cyathien geschnitten und untersucht. In besonders schwierigen Fällen wurden zur besseren Orientierung Plattenmodelle mit Hilfe der Zeichnungen der Schnittserien hergestellt (vgl. Fig. II, S. 30).

Die Abbildungen wurden in der Weise angefertigt, daß die in Betracht kommenden Schnitte mit Hilfe eines Zeichenapparates genau übereinander gezeichnet wurden. Durch dies Verfahren ergab sich sofort die Architektonik der jungen Anlagen, denn je näher die Konturen eines und desselben Höckers zweier aufeinander

[1]) Journal of Anat. a. Physiol. Vol. 34. 1900. pag. 151.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

folgenden Schnitte bei einander lagen, desto steiler stieg derselbe an, und so konnte leicht durch wechselnde Schattiernng, deren Stärke aus der Zeichnung direkt folgte, die Form der einzelnen Primordien wiedergegeben werden. Zu berücksichtigen ist dabei nur, daß die Schnitte durch den Druck des Messers beim Schneiden vielleicht etwas deformiert worden sind, wenn ich auch, um diesen Fehler zu vermeiden, von vornherein möglichst hartes Paraffin benutzte und die Schnitte sofort nach dem Schneiden frei auf dem Wasser schwimmend erwärmte.

Die Photographien wurden im Kgl. botanischen Institut der Universität Göttingen von mir angefertigt.

Nomenklatur.

Das Cyathium der Gattung *Euphorbia* setzt sich in folgender Weise zusammen. Zu äußerst stehen 5 meist in einer sehr stark verkürzten Spirale (nach einigen Forschern in einem Quirl) angeordnete Blätter („Involukralblätter"), welche zu einer gemeinsamen Hülle („Involukrum") verwachsen sind. An den Verwachsungsstellen trägt diese bei den einzelnen Arten verschieden gestaltete Drüsen („Nektarien"). In der Achsel eines jeden Involukralblattes steht eine Gruppe von „männlichen Blüten" von allereinfachstem Bau, zwischen diesen Gruppen — also vor den Verwachsungsstellen und Nektarien — befinden sich in der Regel 2 schuppenartige Gebilde, die im folgenden — wie in der Literatur bisher üblich — kurz als „Schuppen" bezeichnet sind. Die männlichen Blüten stehen innerhalb jeder Gruppe in einer Zickzackreihe, scheinbar in einer Wickel. Die oberste, der Cyathiumachse zunächst stehende („primäre männliche Blüte") wird zuerst angelegt und zwar genau vor dem zugehörigen Involukralblatt, in absteigender Reihe folgen dann noch 1—11 weitere männliche Blüten, sodaß die dem Involukralblatt zunächst stehenden stets die jüngsten sind. Eine „weibliche Blüte" nimmt schließlich die Mitte des Cyathiums ein und schließt so die Achse des ganzen Gebildes ab. (Vgl. die Querschnitte Fig. 16 und Vb pag. 39.)

Spezieller Teil.

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Cyathien verschiedener Arten der Gattung *Euphorbia* L. und über den Blütenstand von *Diplocyathium* n. g.

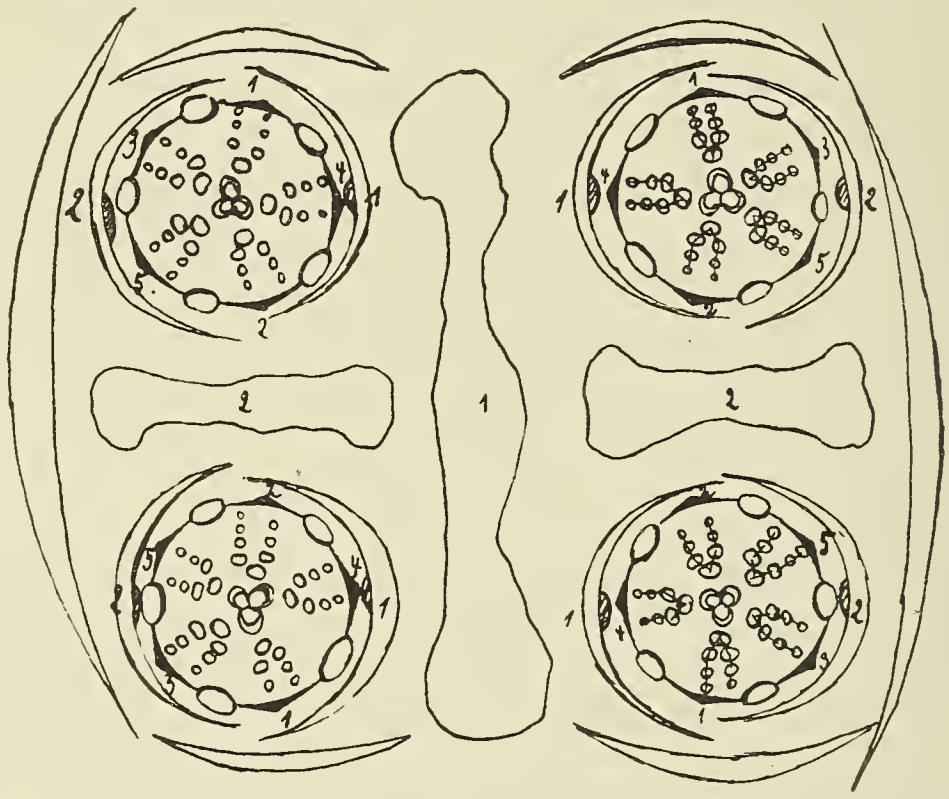
I. Euphorbia L.

1. **Euphorbia splendens** Boj. (Untergattung *Euphorbium* Benth.).

An dem fleischigen, reich verzweigten Stamm dieser im östlichen Afrika und in Indien vorkommenden Art stehen die Laubblätter, welche an ihrer Basis Stipulardornen tragen, in $^2/_5$ Divergenz. In der Achsel der am höchsten stehenden befinden sich Dichasien von Cyathien, die sich — abweichend von den anderen untersuchten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Arten — in der Weise entwickeln, daß das endständige Cyathium der Achse 1. Ordnung und meist auch noch das der Achse 2. Ordnung auf frühem Stadium stehen bleibt, und daß nur Cyathien dritten Grades zur vollen Ausbildung gelangen, denn die in den Vorblättern dieser ausgebildeten Cyathien entstehenden Achselsprosse entwickeln sich ebenfalls nicht vollständig. Zunächst werden jedoch die Cyathien der Achsen 1. und 2. Ordnung regelmäßig angelegt, solange die Cyathien nächsthöherer Ordnung noch in ihrer ersten Anlage als winzige Höcker innerhalb der sie bedeckenden Vorblätter bestehen. In dem Maße aber, wie diese seitlichen Cyathien sich weiter ausbilden, hört das Wachstum in den mittleren auf. Allmählich treten Faltenbildungen in ihren Iuvolukralblättern und männlichen Blüten auf, sodaß sie schließlich als deformierte Massen,



Figur I.

Diagramm eines Dichasialzweiges von *Euphorbia splendens* Boj.

Zwischen den ausgebildeten Cyathien der Achsen dritter Ordnung liegen die Überreste der Cyathien 1. und 2. Ordnung, welche nicht zur vollen Entwicklung gekommen sind.

deren einzelne Teile häufig nicht mehr zu definieren sind, zwischen den sich nun frei entwickelnden Cyathien 3. Ordnung liegen (Fig I. S. 26). Diese machen dann den regelmäßigen Entwicklungsgang durch und wurden daher vornehmlich zum Studium der Entwicklung benutzt.

Die Vorblätter der Cyathien 3. Ordnung von *Euphorbia splendens* entstehen nicht gleichzeitig und in gleicher Höhe an der Achse, sondern sie entwickeln sich nacheinander, und zwar wird dasjenige, welches sich an der Seite der Achse niederer Ordnung befindet, zuerst und tiefer an der Achse sichtbar (Fig. I). Nach Anlage dieser Vorblätter tritt zunächst genau zwischen beiden an der dem Stützblatt des Cyathiums zugewandten Seite eine Ausbuchtung am Primordialkegel auf (Taf. II, Fig. 1), der bald eine ebensolche auf der entgegengesetzten Innenseite in etwas größerer Höhe folgt. Da

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die beiden Vorblätter zu dieser Zeit noch nicht die Größe erreicht haben, daß sie die ganze Anlage umschließen, kommen die beiden Höcker an den von ihnen nicht bedeckten Stellen des Primordiums zu liegen. Das erste Vorblatt vergrößert sich aber bald, zunächst etwas stärker auf der Außenseite, sodaß der 1. Höcker sich scheinbar nach dem Rande desselben hin verschiebt, dann stärker auf der Achsenseite, und beide Höcker liegen nun vor den Rändern des 1. Vorblattes. Während dies geschieht, wölbt sich schon auf der Stützblattseite neben dem ersten ein dritter Höcker vor, welcher vor dem zweiten Vorblatt zu liegen kommt. Diese Entstehungsfolge wird stets beibehalten und nach ihr ist die Richtung der Anlagefolge im ganzen Dichasium geregelt.

Der erste Höcker entsteht immer auf der dem Stützblatt zugekehrten Seite, die Spirale der übrigen Höcker ist von diesem ersten nach dem ersten Vorblatt zu gerichtet, und dieses befindet sich auf der der Achse nächst tieferer Ordnung zugewandten Seite. In den Cyathien gleicher Ordnung ist also die Richtung antidrom. Zum Schluß entstehen dann der 4. und 5. Höcker in fast gleichem Abstande vom 2. vor dem 1. und 2. Vorblatt zeitlich kurz nacheinander (Taf. II, Fig. 2).

Diese 5 primären Ausbuchtungen am Primordium sind nicht, wie man annehmen könnte, die Anlagen der Involukralblätter, sondern sie entwickeln sich zu den primären männlichen Blüten einer jeden Gruppe; die Blätter des Involukrums werden erst nach ihnen sichtbar. Sobald nämlich die primären männlichen Blüten angelegt sind, tritt auf der Achsenseite verstärktes Wachstum ein, sodaß nach kurzer Zeit der 2., 4. und 5. Höcker die beiden äußeren, den 1. und 3., an Größe bei weitem übertreffen. Dieses gesteigerte Wachstum mag mit dem schnelleren Entwicklungsgang auf der Innenseite in Zusammenhang stehen, denn es bildet sich hier, und zwar zuerst am Grunde des 2., gleich darauf auch am Grunde des 4. und 5. Höckers eine Ausbuchtung, welche den zuerst entstandenen Höcker, der die Form einer Kugelhaube hat, als ringförmige Wulst umgibt (Taf. II, Fig. 3). Die ganze Entstehungsweise deutet darauf hin, daß wir es hier mit einem Sproß und dem zugehörigen Stützblatt zu tun haben. Die Tatsache, daß das Blatt später sichtbar wird als der Sproß, spricht nicht gegen diese Auffassung, ist sie doch auch in der floralen Region anderer Pflanzen beobachtet worden. Nach kurzer Zeit entstehen auch am Grunde der anderen Sprosse die zugehörigen Stützblätter, und nun wachsen alle 5 als geschlossene Hülle um die Anlagen der primären männlichen Blüten empor.

Sind alle diese Organe angelegt, so nimmt der ganze Komplex rasch an Größe und besonders an Umfang zu. Auch die primären männlichen Blütenanlagen verbreitern sich, sodaß ein Zwischenraum zwischen ihnen, wo ein solcher nicht schon vorhanden ist, nicht gebildet wird. Durch dieses Wachstum wird die Entstehung der 2. männlichen Blüten eingeleitet. Diese entwickeln sich in jeder Gruppe desselben Cyathiums scheinbar gleichzeitig aus dem Gewebe der primären männlichen Blüten in der Weise, daß die eine Seite

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des verbreiterten Höckers, der diese darstellt, im Höhenwachstum zurückbleibt, sich dagegen nach der Seite hin ausdehnt und sich so allmählich vom 1. Höcker abspaltet (Taf. II, Fig. 4). Dieser 2. Höcker liegt bei allen 5 Sprossen im Cyathium stets an derselben Seite des 1., sodaß die Verzweigung innerhalb des Cyathiums homodrom ist. Bei 2 Cyathien gleicher Ordnung ist dieselbe jedoch antidrom. In der Folge löst der 2. Höcker sich in seinem oberen Teil vom 1. los und wird hier selbständig, bleibt aber am Grunde auch weiterhin mit dem 1. verbunden.

Nachdem sich dann der noch bestehende Größenunterschied zwischen den Doppelhöckern der Innen- und Außenseite (Fig. 4) vollständig ausgeglichen hat, werden die Gebilde angelegt, welche als „Schuppen" bezeichnet worden sind. Dies geschieht in der Weise, daß sich von den beiden Höckern, welche die 1. und 2. männliche Blüte bilden, nach der Seite hin je eine neue Wulst abgliedert (Taf. II, Fig. 5, s). Auf diese Weise werden zwischen jeder Gruppe von männlichen Blüten 2 nebeneinanderstehende Schuppen gebildet, die im Querschnitt die Gestalt eines gestreckten Rechtecks besitzen. Ihre Entstehung aus dem Gewebe der männlichen Blüten ist deutlich zu verfolgen, muß aber schnell von statten gehen, da sie nur an wenigen von den vielen in diesem Entwicklungsstadium untersuchten Cyathien zu beobachten war. Die Schuppen verwachsen dann mit der an diesen Stellen verdickten Hülle oder sie wachsen vielmehr gemeinsam mit dieser empor, sodaß es in späteren Stadien nicht mehr festzustellen ist, wie weit die Schuppen von Abzweigungen der männlichen Blüten gebildet sind und wie weit vom Involukrum aus. In ihrer weiteren Entwicklung erfahren sie dann eine mannigfache Verzweigung; es erheben sich Längsleisten auf ihnen, welche sich zwischen die männlichen Blüten schieben, während faserartige Zweige den Raum des Cyathiums über den männlichen Blüten ausfüllen und so ein vorzeitiges Emporwachsen dieser verhindern, ehe die weibliche Blüte mit fremdem Pollen bestäubt ist.

Bevor jedoch die Schuppen sich in dieser Weise ausbilden, zweigt sich von der primären männlichen Blüte, welche jetzt schon anfängt, eine Anthere an ihrem oberen Ende auszugliedern, in derselben Weise wie es bei der 2. geschah — nur auf der andern Seite — eine 3. ab; dieselbe liegt etwas mehr nach dem Involukralblatt zu, gleicht jedoch sonst in ihrer Entstehung und Form ganz der 2. männlichen Blüte. Die primäre männliche Blütenanlage hat sich also dichasisch verzweigt und dadurch einer 2. und 3. Blüte mit ihren Deckblättern, den Schuppen, den Ursprung gegeben. Nicht so deutlich ist die Entstehung der folgenden männlichen Blüten innerhalb jeder Gruppe zu verfolgen. Mit Sicherheit ist bei *Euphorbia splendens* nur festzustellen, daß die 4. am Grunde der 2., die 5. am Grunde der 3., die 6. am Grunde der 4. u. s. f. entsteht (Taf. II, Fig. 6), und daß die Blüten, an denen sich neue Anlagen bilden, wenigstens einen Teil des Gewebes für dieselben liefern. Die jungen Blüten sind zunächst schräg nach außen gerichtet und wenden sich erst später steil nach oben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Von ihrer weiteren Entwicklung wäre noch die Entstehung der Gliederung bemerkenswert. Da jedoch die Entstehung dieses Gebildes bei allen untersuchten Arten im wesentlichen übereinstimmt, wird dieselbe bei einem günstigeren Objekt, nämlich bei *Euphorbia palustris* L. genauer beschrieben werden. Hier sei nur erwähnt, daß die Gliederung erst sehr spät auftritt, lange nachdem ein-Anthere angelegt ist und sich in dem Antherenträger ein Gefäßə bündel gebildet hat.

Die weibliche Blüte beginnt sich zu differenzieren, wenn die 2. männliche Blüte sich von der 1. abzweigt (Fig. 4), also die in der Achsel der Involukralblätter stehenden Sprosse sich zu verzweigen beginnen. Die 3 Fruchtblätter werden in gleicher Höhe und zu gleicher Zeit angelegt, und zwar eins nach der dem Stützblatt zugekehrten Seite, die beiden anderen im Winkel von 120° zu dieser Richtung, sodaß das eine Karpell sich genau vor der 3., das andere zwischen der 1. und 4. primären männlichen Blüte befindet. Die bei manchen Arten stark entwickelte Ringwulst am Grunde des Fruchtknotens tritt bei *Euphorbia splendens* nur als eine schwache Auftreibung des Stieles der weiblichen Blüte hervor.

2. **Euphorbia meloformis** Ait. (Untergattung *Euphorbium* Benth.).

Diese Art besitzt nur ein beschränktes Verbreitungsgebiet in den Wüsten Südafrikas. Aus dem kugeligen, succulenten Stamm erheben sich in der Achsel der reduzierten Blätter einfache Dichasien von Cyathien. Das endständige Cyathium dieser Seitenäste kommt zuerst zur vollen Ausbildung, die seitenständigen, an denen die folgenden Beobachtungen gemacht wurden, entwickeln sich nicht immer bis zur Reife, während die jungen Anlagen in den Achseln der Vorblätter dieser Cyathien 2. Ordnung stets auf niedriger Entwicklungsstufe stehen bleiben.

Die Entwicklung der Cyathien ist bei dieser Art sehr eigentümlich. Während bei den anderen untersuchten Arten die primären männlichen Blüten eines Cyathiums vor den zugehörigen Involukralblättern sichtbar werden, treten bei *Euphorbia meloformis* zunächst die Involukralblätter als relativ große und breite Höcker auf. Das 1. Involukralblatt liegt hier auf der der Achse niederer Ordnung zugekehrten Seite (Fig. 7), etwas vor dem Rande des einen der beiden Vorblätter, welche bei dieser Art in gleicher Höhe angelegt zu werden scheinen. Nachdem der Achselsproß desselben sich gebildet hat (Fig. 8), entwickelt sich das 2. Involukralblatt mit seinem Sproß in derselben Weise auf der dem Stützblatt des Cyathiums zugewandten Seite, dann folgt in quincuncialer Reihenfolge das 3., 4. und 5. Blatt mit den entsprechenden Achselsprossen (Fig. 9). Die 5 Hüllblätter schließen sich bald nach ihrer Anlage durch gemeinsames Emporwachsen zu einer Hülle zusammen.

Die primären Staubblatthöcker beginnen stark in die Breite zu wachsen (Fig. 10) und schnüren auf der einen Seite (Fig. 11) eine 2. männliche Blüte mit ihrem Deckblättchen, auf der anderen zunächst nur eine Schuppe ab, in deren Achsel — etwas nach außen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verdrängt — sich aber alsbald eine 3. männliche Blüte von der 1. abgliedert. Diese Verzweigung der primären Blüte ist bei *Euphorbia meloformis* besonders deutlich als eine dichasische zu erkennen. Die 2. männliche Blüte bildet den ersten, tiefer an der Abstammungsachse inserierten Seitenzweig, der noch die ihm zukommende Lage inne hat, und dessen Stützblatt deutlich ausgebildet ist, während die 3. männliche Blüte, der 2. höher an der Achse stehende Seitenzweig, aus der Achsel seines reduzierten Deckblättchens etwas nach außen verschoben ist. Der Grund hierfür ist aus Figur 11 sofort zu erkennen. Man sieht, daß nach Anlage der 2. männlichen Blüte und deren Stützblattes alle männlichen Blüten in einem Kranz von quergespaltenen Höckern die weibliche Blüte umgeben, und zwar berühren die Höcker sich gegenseitig, sodaß zwischen ihnen für die Entstehung weiterer Organe kein Platz vorhanden ist. Daher wird die 3. männliche Blüte etwas mehr an der Außenseite angelegt und steht der 2. nicht genau

Fig. II.

Verlauf der Gefässbündel am Grunde einer Gruppe von männlichen Blüten von *Euph. meloformis* Ait. Die Zahlen geben die Stellung der Blüten an. (Photographie eines Plattenmodells).

gegenüber. Doch auch diese wird im Laufe der weiteren Entwicklung nach außen gedrängt, denn schon für die Anthere, welche sehr frühzeitig entsteht, ist an der Seite kein Platz vorhanden. Ihr Stützblatt spaltet sich häufig schon auf ganz jungem Stadium in 2 Zipfel, welche dann die Anthere umschließen. Die 4. und 5. männliche Blüte entsteht durch seitliche Sprossung aus der 2. bezw. 3. männlichen Blüte, und zwar ist es bei dieser Art deutlich zu verfolgen, daß das Gewebe der neuen Anlagen allein von den älteren Blüten geliefert wird. Auch noch am Grunde der 4. und 5. männlichen Blüte ist ein Blättchen zu erkennen, das sich seitlich aus dem Gewebe des zugehörigen Sproßes abgliedert; allerdings stehen diese Stützblätter den entsprechenden Gebilden am Grunde der 2. und 3. männlichen Blüte an Größe bedeutend nach, denn diese wachsen bald mit dem Involukrum, das sich inzwischen an den Stellen zwischen den Gruppen von männlichen Blüten verdickt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hat, zusammen empor, erreichen so eine ansehnliche Höhe und gehen an ihren oberen Enden eine reiche Zerfaserung ein.

Diese Verzweigungsart der männlichen Blütenstände ist auch sehr gut am Gefäßbündelverlauf zu verfolgen. Aus dem Modell, welches ich mit Hilfe der Schnitte konstruierte, und das nebenstehend abgebildet ist, sehen wir die Verzweigungsart, wie sie oben beschrieben worden ist, vollständig bestätigt. Primäre, 2. und 3. männliche Blüte bilden ein Dichasium, 2., 4., 6. . . . und 3., 5., 7. . . . männliche Blüte bilden je eine Wickel oder Schraubel, sodaß wir in jeder Gruppe eine Doppelwickel oder Doppelschraubel zu sehen haben. Ob es sich hier um eine Wickel oder Schraubel handelt, ist aus der Verzweigung nicht mehr zu erkennen. Aus Gründen, welche ich im allgemeinen Teil besprechen werde, möchte ich eher eine Doppelwickel annehmen. Von einer einfachen Wickel, wie sie die früheren Autoren zum Teil annahmen, kann jedenfalls nicht die Rede sein.

Von der Entstehung der weiblichen Blüte ist noch hervorzuheben, daß die Karpelle sich sehr frühzeitig entwickeln; die ersten Anlagen sind schon zu erkennen, wenn alle 5 Involukralblätter mit ihren Sprossen soeben angelegt sind. Die Gliederungen an den Antherenträgern entstehen wie sonst sehr spät. Nachdem dieselben ausgebildet sind, entwickeln sich an dem Teil unterhalb der Gliederung einfache Haare in reichlicher Menge, während der obere Teil kahl bleibt.

3. **Euphorbia globosa** Sims (Untergattung *Euphorbium* Benth.).

Die Cyathien stehen bei der in Südafrika verbreiteten *Euphorbia globosa* in einfachen Dichasien, meist kommt — bei dem kultivierten Exemplar wenigstens — nur das der Achse 1. Ordnung zur vollen Ausbildung. An den Seitensprossen dieser Achse legen sich zunächst noch 2 Paare von Vorblättern an (Fig. 12), bevor an der Spitze ein Cyathium entsteht. An diesem wurden die folgenden Beobachtungen gemacht.

Die Achse des Cyathiums ist so stark gestaucht, daß die 5 primären Höcker fast in gleicher Höhe und scheinbar gleichzeitig angelegt werden (Fig. 12). An der der Achse niederer Ordnung zugewandten Seite stehen 2 Höcker dicht nebeneinander, während die anderen 3 fast genau vor der Mitte der beiden Vorblätter resp. zwischen beiden liegen. Alsdann hebt sich allseitig um diese 5 Sproße die Hülle und beginnt bald nach ihrer Entstehung an den Verwachsungsstellen ihrer Blätter Verdickungen auszubilden (Fig. 13, 14). Die Verzweigung der primären männlichen Blüten geschieht in ähnlicher Weise wie bei *Euphorbia splendens*, indem der primäre Sproß erst nach der Seite hin eine 2. männliche Blüte, dann nach der andern Seite hin etwas nach außen zu eine 3. abgliedert.

Bevor jedoch diese angelegt wird, hat sich schon an der Seite, an der sie entsteht, ein winziges Schüppchen von der 1. männlichen Blüte abgezweigt, während gleichzeitig auch seitlich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

an der 2. ein ähnliches Gebilde auftritt (Fig. 14). Diese Stützblätter sind bei *Euphorbia globosa* sehr rudimentär, denn sie verbinden sich bei dieser Art nicht mit dem Involukrum, sondern bleiben, nur gering ausgebildet, als winzige Erhebungen zwischen den männlichen Blüten am Grunde des Cyathiums zurück. Da aber das Involukrum an den Stellen zwischen den Gruppen der männlichen Blüten in seinem unteren Teile verdickt ist, sind diese Gruppen dennoch durch eine innen niedrige, nach außen zu höher werdende Scheidewand getrennt, die aber hier allein von der Hülle aus ohne Hinzunahme der Schuppen gebildet wird.

Von der weiteren Entwicklung ist nichts Abweichendes hervorzuheben, auch die Gliederung an den männlichen Blüten wird durchaus in derselben Weise angelegt wie bei den anderen Arten.

4. **Euphorbia hypericifolia** L. (Untergattung *Anisophyllum* Haw.).

Die Cyathien dieser amerikanischen Art stehen in gedrängten Dichasien, deren Achsen stark verkürzt sind. Die Vorblätter treten nach einander auf, das 1. steht bei den Cyathien 3. und 4. Ordnung, an denen die Beobachtungen ausgeführt wurden, auf der der Achse niederer Ordnung zugekehrten Seite tiefer an der Achse. Jedes Vorblatt besitzt noch 2 kleine Nebenblätter, die meist mit dem Vorblatt selbst und mit den Nebenblättern des entsprechenden gegenüberstehenden Vorblattes verwachsen sind.

Die Spirale der primären Blüten, welche auch hier früher als die Involukralblätter entstehen, ist vornumläufig. Der 1. Höcker wird auf der Achsenseite angelegt vor dem Rande des 1. Vorblattes, der 2. Höcker liegt genau zwischen beiden Vorblättern an der Stützblattseite, der 3. vor dem inneren Rande des 2. und der 4. und 5. ungefähr in Mitte je eines Vorblattes. Die Involukralblätter treten zuerst auf der der Achse niederer Ordnung zugekehrten Seite auf vor dem 1. und 3. Höcker, bald darauf auch an der 2., 4. und 5. primären männlichen Blüte; sie erheben sich geschlossen um ihre Achselsprosse, welche sich alsbald in der charakteristischen Art verzweigen. Im ganzen werden innerhalb jeder Gruppe 3—5 männliche Blüten gebildet. Das Involukrum beginnt entsprechend seiner Größenzunahme zwischen den Gruppen von männlichen Blüten sich zu verdicken. Dies geschieht in der Weise, daß die hier befindlichen Stellen des Cyathiumbodens mit der Hülle verbunden emporwachsen, und zwar nach der Achse hin in immer geringerem Maße, sodaß jede Gruppe von männlichen Blüten durch eine schräge Scheidewand von der benachbarten getrennt erscheint. Eine Entstehung von Blättchen am Grunde und aus dem Gewebe der männlichen Blüten konnte hier nicht festgestellt werden; die Schuppen bilden sich vielmehr allein vom Involukrum aus.

Die weitere Entwicklung ist regelmäßig. Die Antheren werden wie bei den anderen Arten frühzeitig angelegt, das Leitbündel in den Antherenträgern und ebenso die Gliederung an denselben erst auf spätem Stadium. Letztere entsteht in der bei *Euphorbia palustris* beschriebenen Weise.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

5. **Euphorbia corollata** L. (Untergattung *Adenopetalum* Benth.).

Die Entwicklung des Cyathiums dieser in Nordamerika vorkommenden Art kann ich leider nur unvollständig wiedergeben, da an dem wenigen Material, das mir zur Verfügung stand[1]), die jüngsten Anlagen nicht beobachtet werden konnten. Wenn ich dennoch auf die Beschreibung dieser Art nicht ganz verzichte, so geschieht dies einmal, weil mir besondere Abweichungen in der Entstehung der Schuppen bei den Untersuchungen auffielen, und dann, weil *Euphorbia corollata* neben *jacquiniiflora* den einzigen für mich zu erlangenden Vertreter der Untergattung *Adenopetalum* bildete.

Aus den Untersuchungen der jüngsten erreichbaren Stadien ergaben sich — wie gesagt — keine sicheren Resultate über die Anlage der primären Sprosse; doch scheint es mir nicht ausgeschlossen, daß hier wiederum wie bei *Euphorbia splendens* der 1. Sproß auf der der Achse niederer Ordnung zugewandten Seite angelegt wird, die Spirale also hintumläufig ist. Sind alle 5 primären Höcker gebildet, so erhebt sich die Hülle simultan um dieselben. An den Verwachsungsstellen weist sie schon von Anfang an Verdickungen auf, die sich den primären Sprossen anschmiegen und so die Lücken zwischen diesen fast vollständig ausfüllen (Fig. 15). Das noch übrig bleibende geringe Stück zwischen dem Involukrum und der Achse wird alsbald von den Schuppen eingenommen. Die Anlagen der primären männlichen Blüten wachsen nämlich in die Breite und gliedern allmählich nach beiden Seiten hin schmale, schuppenartige Blättchen ab, die dann mit der Hülle zusammen aufwärts wachsen. Das, was wir im ausgebildeten Cyathium als Schuppe bezeichnen, wird bei dieser Art also zum größten Teil von den Involukralblättern gebildet, nur der am weitesten nach innen gelegene Teil — in Fig. 16 etwa von der Spaltung ab — setzt sich aus Gebilden zusammen, die am Grunde der primären männlichen Blüten aus diesen entstanden sind.

Der zum Involukralblatt gehörende Sproß gliedert dann schnell hintereinander eine 2. und 3. männliche Blüte ab, während die Hülle in die Höhe wächst und über den männlichen Blüten die Nektarien mit ihren merkwürdig korollinisch gestalteten Anhängseln anlegt. Auf diesem Stadium beginnen auch die Fruchtblätter sich auszubilden. In der weiteren Entwicklung wachsen Involukrum, Schuppen und Stiel der weiblichen Blüte zusammen empor, sodaß es zu einer Bildung von Fächern kommt, in denen die Gruppen von männlichen Blüten stehen. Beim fertigen Cyathium ist noch in $^1/_3$ der Höhe des Bechers die Hülle durch die Schuppen mit der Achse verbunden; darüber erst werden die Schuppen und der Stiel der weiblichen Blüte frei und die Fächer öffnen sich.

---

[1]) 1 Exemplar aus dem Hamburger botan. Garten, welches ich dem Entgegenkommen des Herrn Prof. Dr. Zacharias verdanke.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

6. **Euphorbia palustris** L. (Untergattung *Tithymalus* Scop).

An der reich mit Seitenzweigen versehenen Achse dieser in Europa heimischen Pflanze stehen die Laubblätter in einer nach oben zu enger werdenden Spirale von $^2/_5$ Divergenz. Die Cyathien stehen an den dichasisch verzweigten Seitenästen bezw. am Ende der Achse 1. Ordnung und kommen hier alle zur vollen Entwicklung, die höher stehenden früher als die unteren. Die Beobachtungen wurden meist an den Cyathien der Achsen 3. Ordnung ausgeführt.

Die Vorblätter werden hier nicht in gleicher Höhe angelegt, sondern das erste entsteht an der der Achse niederer Ordnung zugewandten Seite, das 2. liegt diesem gegenüber, ist höher inseriert und etwas schwächer entwickelt als jenes. Nach Anlage dieser Blätter entstehen 5 Höcker am Primordium in quincuncialer Reihenfolge zeitlich kurz nach einander. Der erste liegt (Fig. 17) vor dem Rande des 1. Vorblattes auf der der Achse 2. Ordnung zugewandten Seite, der 2. genau zwischen beiden Vorblättern auf der Stützblattseite, der 3. vor dem Rande des 2. Vorblattes auf der Innenseite, der 4. in der Mediane des 1. Vorblattes und der 5. zwischen dem 2. und 3. Höcker etwas mehr nach der Außenseite hin (Fig. 18). Die 1. und 2. dieser Anlagen befindet sich so tief an der Achse, daß sie fast in gleicher Höhe mit den Achselsprossen der Vorblätter stehen. Erst wenn alle 5 Sprosse angelegt sind, bilden sich die zugehörigen Stützblätter. Ich stimme Schumann, der die Entwicklung dieser Art in seinem „Blütenanschluß" näher beschrieben hat, vollständig zu, daß die Anlage dieser Involukralblätter bei *Euphorbia palustris* sehr schwer zu erkennen ist, denn unter den 80 Cyathien dieser Art, welche ich in Schnittserien zerlegte, fand sich nur ein einziges, aus dem Schlüsse auf die Entstehungsfolge der Involukralblätter zu ziehen waren. Bei diesem war unter dem 1., 2., 3. und 4. Sproß eine Blattanlage zu erkennen (Fig. 19), und zwar war dieselbe auf der Innenseite also vor dem 1. und 3. Sproß am stärksten ausgebildet, am 5. war dagegen eine solche noch nicht vorhanden. Ich muß also die Beobachtung Schumanns, daß bei der 5. und 4. primären männlichen Blüte zuerst Sproß und Stützblatt differenziert sind, ebenso entschieden verneinen, wie die Angabe desselben Forschers, daß die „Sepalen" zeitlich vor den zugehörigen Sprossen angelegt werden. — Ich möchte hier betonen, daß die Schnittmethode, die Schumann an anderer Stelle (Morph. Studien II) als unnötig und überflüssig bezeichnet, doch wohl nicht zu unterschätzende Vorzüge gegenüber den Untersuchungen der Objekte in toto bei Oberlicht besitzt — Vorzüge, die gerade bei entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen eine allgemeine Anwendung derselben wünschen lassen. —

Die primären Höcker wachsen nach Anlage der Involukralblätter schnell in die Breite und gliedern in derselben Weise wie bei *Euphorbia splendens,* doch etwas mehr nach außen zu, eine 2. Blüte ab, der bald eine 3. noch mehr nach außen folgt. Die Lage

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dieser beiden Blüten ist also etwas anders wie bei *Euphorbia splendens*, aber auch hier ist an Längsschnitten deutlich zu erkennen, daß sie zum allergrößten Teil aus dem Gewebe der primären männlichen Blüte gebildet werden, während der Boden des Cyathiums sich an ihrem Aufbau kaum beteiligt. Auch die Schuppen werden — was ihre Stellung und die Zeit ihrer Entstehung betrifft — in anderer Weise angelegt. Nachdem die Hülle sich allseitig um die Anlagen der männlichen Blüten gehoben hat, werden von diesen am Grunde der 1. und 2. und 1. und 3. die Schuppen abgegliedert (Fig. 20), die sich dann in der für diese Gebilde typischen Weise ausbilden, wie es bei *Euphorbia splendens* näher beschrieben wurde. Die weitere Entwicklung der männlichen Blüten vollzieht sich bei *Euphorbia palustris* in der für die untersuchten Arten allgemein giltigen Weise, und es soll daher hier insbesondere die Entstehung der Gliederung an den Antherenträgern näher beschrieben werden.

Nachdem in jeder Gruppe 8—10 männliche Blüten angelegt worden sind und die weibliche Blüte fast vollständig ausgebildet ist, sieht man ungefähr in $^2/_3$ der Höhe am Antherenträger der primären Blüte eine Verdickung auftreten und unterhalb derselben die Periblem- und Pleromzellen sich verkürzen, dadurch daß hier eine Anzahl von Querscheidewänden gebildet wird, ohne daß die Zellen in die Länge wachsen (Fig. 21). Das Ganze sieht der Ausbildung eines Folgemeristems sehr ähnlich, umsomehr, da diese Zellen auch fernerhin dünnwandig bleiben. Da dieselben sich später nur wenig vergrößern, während die Nachbarzellen oben und unten bedeutend an Volumen zunehmen, kommt hier allmälich eine Einschnürung am Antherenträger zustande, durch welche die gut ausgeprägten Zellreihen jedoch nicht unterbrochen werden (Fig. 22). Das Gefäßbündel nimmt an der ganzen Umwandlung scheinbar keinen Anteil. Die Veränderung entsteht, kurz bevor die männlichen Blüten aus dem Involukrum herauswachsen, und da sich nach der vollen Ausbildung sowohl der Teil unterhalb wie der oberhalb der Gliederung vergrößert hat, scheint es mir nicht ausgeschlossen, daß es sich hier wirklich um ein meristematisches Gewebe handelt, welches nach unten und oben sich rasch vergrößernde Zellen abgibt und so mit zu dem schnellen Wachstum der männlichen Blüten beiträgt. Ist die Anthere geplatzt und der Pollen verstäubt, so stirbt der Teil oberhalb der Gliederung ab und löst sich an dieser von dem unteren los; darauf schrumpft auch die Stelle um die Gliederung zusammen, ohne daß eine besondere Vernarbung an derselben wahrzunehmen wäre. An den anderen Blüten spielt sich der Vorgang in derselben Weise ab, doch wird die Gliederung an ihnen relativ früher angelegt wie an der primären männlichen Blüte.

Die Lage der 3 Karpelle der weiblichen Blüte ist hier dieselbe wie bei *Euphorbia splendens*: eins ist nach dem Stützblatt zu gerichtet, die beiden anderen schräg nach der Abstammungsachse hin, sodaß sich bei dieser selbst eine Lücke befindet (Fig. 20). Aus der weiteren Entwicklung ist die Eigentümlichkeit hervorzuheben, daß regelmäßig in jeder Samenanlage mehrere Embryosäcke

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

angelegt werden (Fig. 23). Meist liegen deren 2 bei ihrer Anlage neben einander, doch wurden auch 3 und 4 beobachtet. Ihre Lage deutet darauf hin, daß sie getrennt aus mehreren Embryosackmutterzellen gebildet werden, doch habe ich ihre Entstehung leider nicht genauer verfolgen können. Von allen angelegten Embryosäcken kommt nur einer zur vollen Ausbildung.

7. **Euphorbia Peplus** L. (Untergattung *Tithymalus* Scop.).

Die Blätter stehen bei *Euphorbia Peplus,* einer in Europa weit verbreiteten Pflanze, an der Hauptachse in $^2/_5$ Divergenz; die oberen tragen in ihren Achseln dichasisch verzweigte Sprosse, an deren Enden Cyathien stehen. An den Cyathien der Achsen 2. und 3. Grades wurden die Untersuchungen angestellt.

Die Vorblätter haben dieselbe Stellung wie bei *Euphorbia palustris* und anderen Arten, das erste befindet sich an der der Achse niederer Ordnung zugekehrten Seite. Auch in der Anlage der primären Höcker stimmt diese Art mit der vorher beschriebenen vollständig überein. Sind dieselben gebildet, so erhebt sich das Involukrum als geschlossene Hülle um die 5. Sprosse; es ist am Grunde des 1. und 2. zuerst wahrzunehmen, erscheint aber gleich darauf auch beim 3., 4. und 5. Sproß. Die 2. und 3. männliche Blüte gliedert sich in der beschriebenen Weise von der 1. ab, beide liegen hier sehr nahe bei einander zwischen Involukralblatt und primärer männlicher Blüte. Die Hülle, welche auf diesem Stadium noch keine Verdickungen aufweist, beginnt jetzt in der Regel zwischen den Gruppen der männlichen Blüten solche auszubilden. Seltener wurde der Fall beobachtet, daß am Grunde des Involukrums überhaupt keine Verstärkungen entstehen, daß sich vielmehr erst in einiger Höhe über dem Boden des Cyathiums vom Involukrum ein schuppenartiges Gebilde abzweigt, welches an seinem oberen Ende frei wird und zwischen den Gruppen von männlichen Blüten dicht neben der weiblichen Blüte aufwärts wächst.

Außer diesem Gebilde entstehen aber noch andere Schuppen in der für die meisten untersuchten Arten charakteristischen Weise durch Abzweigung von den männlichen Blüten. Diese sind allerdings stark reduziert; sie bilden winzig kleine Erhebungen in den engen Räumen zwischen den Gruppen von männlichen Blüten, aber ihre Anlage ist so charakteristisch, daß ich nicht zögere, die kleinen Höcker, welche auch später kein weiteres Wachstum aufweisen, mit den ansehnlichen Bildungen zu identifizieren, wie wir sie bei anderen Arten gefunden haben.

Die weitere Entwicklung geht in regelmäßiger Weise vor sich, sodaß ich hier nicht weiter auf dieselbe eingehe.

8. **Euphorbia helioscopia** L. (Untergattung *Tithymalus* Scop.).

Die Entwicklung des Cyathiums dieser Art, welche zu den Charakterpflanzen der Mittelmeerflora gehört, sich aber auch sonst

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in Europa findet, besitzt große Ähnlichkeit mit der von *Euphorbia Peplus*, sodaß ich nur in aller Kürze dieselbe zu besprechen brauche.

Die Beobachtungen wurden meist an Cyathien 3. Ordnung gemacht. Die Spirale der primären Höcker ist vornumläufig und auch hier vom 1. Höcker nach der Achse niederer Ordnung zu gerichtet. Die Involukralblätter entstehen entsprechend der Reihenfolge der vorhandenen zugehörigen Sprosse, zuerst am Grunde des 1. und 2., dann am 3., 4. und 5. Höcker. Die 2. und 3. männlichen Blüten jeder Gruppe liegen dicht nebeneinander zwischen der primären Blüte und dem Hüllblatt. Mehr als 3 männliche Blüten werden in einer Gruppe selten angelegt.

Die Schuppen entstehen hier allein vom Involukrum aus, indem sie vor den Verwachsungsstellen der Involukralblätter — mit denselben von Anfang an verbunden — aus dem Boden des Cyathiums emporwachsen. Aus diesem Grunde befindet sich zwischen jeder Gruppe von männlichen Blüten auch nur eine ungeteilte Schuppe, die am Grunde mit dem Involukrum verbunden ist, sich weiter oben aber von demselben loslöst und frei neben den männlichen Blüten aufwärts wächst, ohne in Verzweigung einzugehen.

Von der Entwicklung der übrigen Teile des Cyathiums ist nichts Bemerkenswertes zu erwähnen.

9. **Euphorbia dulcis** Jacq. (Untergattung *Tithymalus* Scop.).

Von Hegelmaier wurde nachgewiesen, daß in den Embryosäcken dieser besonders in Mitteleuropa verbreiteten Art Nucellarembryonen gebildet werden. In Kombination mit diesem Verhalten wurde eine bei den verschiedenen Individuen mehr oder weniger weitgehende Reduktion des pollenbildenden Apparates gefunden. Bei den von mir untersuchten Exemplaren im Göttinger Bot. Garten wurde in jedem Cyathium höchstens eine, meistens aber überhaupt keine männliche Blüte gefunden, und für mich entstand die Frage, ob dieselben hier gar nicht zur Anlage kommen, oder ob sie zunächst regelmäßig entstehen und dann in der Entwicklung zurückbleiben.

An den Cyathien 3. Ordnung, welche ich zur Untersuchung benutzte, fand ich letztere Vermutung bestätigt. Sind beide Vorblätter in gleicher Höhe angelegt, so bildet sich auf der dem Stützblatt zugewandten Seite der 1. primäre Höcker, dem die anderen 4 in quincuncialer Reihenfolge, die vom 1. Höcker nach der Achse niederer Ordnung hin gerichtet ist, folgen. Es werden also alle primären männlichen Blüten in derselben Weise angelegt wie bei den meisten anderen Arten. Die Involukralblätter folgen in ihrer Entstehung der Spirale ihrer Sprosse, sie sind von Anfang an verwachsen und erheben sich als geschlossene Hülle um die primären Blüten. Diese wachsen in die Breite und gliedern seitlich je 2 kleine Schuppen ab, nur der 1. Höcker macht hiervon eine Ausnahme, indem er vorher noch seitlich eine 2. männliche Blüte aus seinem Gewebe bildet. Die Schuppen wachsen dann mit dem Involukrum zusammen aufwärts, die männlichen Blüten dagegen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

entwickeln sich nicht weiter, sodaß man im ausgebildeten Cyathium nur ganz geringe Überreste von ihnen erkennen kann.

Anhang.

Von einigen Arten der Gattung *Euphorbia* habe ich die Entwicklung der Cyathien meist aus Mangel an Material nur unvollständig verfolgen können, jedoch stellte ich fest, daß dieselbe nicht wesentlich von den anderen untersuchten Arten verschieden ist. Ich möchte daher an dieser Stelle nur einige Besonderheiten erwähnen, welche vielleicht für die Deutung der einzelnen Teile des Cyathiums von Bedeutung sein können.

Fig. III.

Cyathienstand von *Euphorbia jacquiniiflora* Hook. (Phot.)

Bei den in Mittelamerika vorkommenden *Euphorbia jacquiniiflora* Hook. und *pulcherrima* Willd. ist der Stand der Cyathien ein abweichender.

Aus Fig. III und IV ersehen wir deutlich, daß dieselben hier in Doppelwickeln stehen. Bei *Euphorbia pulcherrima* kommt hierzu noch die Besonderheit, daß auch die Stützblätter der 4. und 5. männlichen Blüten jeder Gruppe noch angelegt werden, wie ich es auch schon bei *Euphorbia meloformis* beschrieben habe. Dasselbe ist in weit höherem Maße bei *Euphorbia canariensis* L. der Fall. Bei dieser Art sind die Schuppen vollständig in einzelne Blättchen aufgelöst, in deren Achseln die männlichen Blüten stehen, wie wir aus Fig. 24 (Taf. V) erkennen können, außerdem aber werden noch schuppenartige Gebilde vom Involukrum aus angelegt.

Von der Entwicklung des Cyathiums der im Mittelmeergebiet heimischen *Euphorbia Myrsinites* L. ist hervorzuheben, daß in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

jeder Gruppe von männlichen Blüten nur deren 2 angelegt werden während die Schuppen bei dieser Art vollständig fehlen.

Fig. IV.

Stand der Cyathien von *Euphorbia (Poinsettia) pulcherrima* Willd. (Phot.)

Von *Euphorbia jacquiniiflora* hat Baillon in seiner Monographie (Taf. I, Fig. 17) der Euphorbiaceen eine unrichtige Ab-

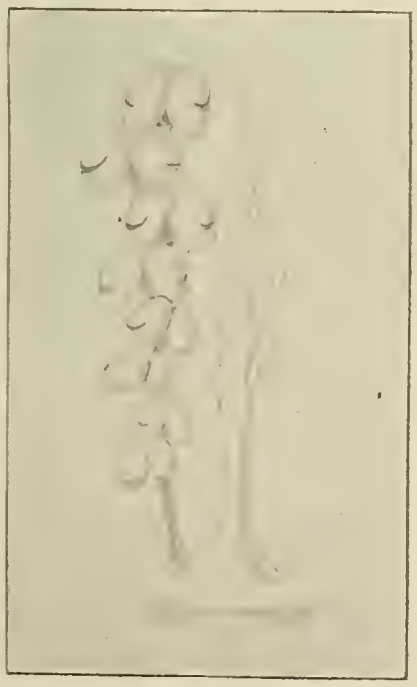


Fig. Va.

Zeigt die Baillon'sche Figur (Erklärung im Text).

Fig. V b.

Photographie eines Querschnittes durch den unteren Teil des Cyathiums von *Euphorbia jacquiniiflora.* Vergr. 16.

bildung veröffentlicht, welche ich nebenstehend wiedergegeben habe Dieselbe zeigt nach Baillon: „une portion d'une fleur adulte: les

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

étamines forment une colonne bien distincte de celle qui porte les lamelles, qu'on a regardée comme formant des calices aux fleurs mâles monandres." Daneben habe ich die Photographie eines Querschnittes durch den unteren Teil des Cyathiums derselben Art abgebildet, aus welcher die Unrichtigkeit der Baillon'schen Figur sofort hervorgeht. Wir haben hier keine einheitliche Säule, welche oben Antheren trägt, vor uns, sondern die Stiele der männlichen Blüten laufen neben einander her, und die Schuppen stehen in innigster Verbindung mit dem Involukrum, während sie nach Baillon frei aus dem Boden des Cyathiums emporwachsen. Auch Figur 12 und 14 derselben Tafel sind unrichtig, wie ich nachher noch erwähnen werde (pag. 58).

II. Diplocyathium (n. g.) capitulatum (Rchb.).

(Euphorbia capitulata Rchb.)

Die Pflanze besitzt ein engbegrenztes Verbreitungsgebiet auf der Balkanhalbinsel und wird auch hier nur auf höheren Bergen angetroffen. An den unverzweigten Stengeln, welche sich zu vielen dicht gedrängt aus dem Rhizom erheben, stehen die Laubblätter in $^2/_5$ Divergenz, und zwar oben enger bei einander als unten. In der fertilen Region am Ende der Achse geht die Spirale unvermittelt in $^3/_8$ Divergenz über. Anstatt der Blätter werden aber zunächst die zugehörigen Sprosse, also die primären männlichen Blüten, sichtbar und gleich darauf erscheinen die entsprechenden Involukralblätter. Noch bevor alle acht Sprosse angelegt sind, hat der erste von ihnen bereits eine zweite männliche Blüte abgegliedert (Fig. 25), in aufsteigender Reihenfolge geht das gleiche bei den anderen Sprossen vor sich.

Die acht zuerst entstandenen Involukralblätter wachsen als eine gemeinsame Hülle auf und bilden an ihren Verwachsungsstellen Nektarien aus in derselben Weise, wie dies bei den Arten von *Euphorbia* geschieht. Die Spirale setzt sich aber noch weiter fort und geht wieder in $^2/_5$ Divergenz über. So entstehen fünf weitere Sprosse mit ihren zugehörigen Blättern, letztere verwachsen jedoch entweder überhaupt nicht oder nur am Grunde miteinander, bilden aber trotzdem meistens an ihrem oberen Rande Nektarien aus, welche ebenso geformt sind wie die am äußeren Involukrum, höchstens an Größe diesen nachstehen. Aber auch mit diesem zweiten, inneren Involukrum hat die Spirale noch nicht ihr Ende erreicht. Es wird vielmehr noch eine weitere, bei den einzelnen Blütenständen verschiedene Zahl von Sprossen mit ihren Deckblättern abgegliedert (Fig. 26), die sich allerdings nur ausnahmsweise weiter entwickeln, indem sie sich verzweigen und Antheren an ihren Enden ausbilden (Fig. 29). Zuletzt entstehen drei Karpelle gleichzeitig und in gleicher Höhe an der Achse und bringen die Spirale der Blätter zum Abschluß. In den Achseln der acht Blätter des äußeren Involukrums bilden sich meist je vier bis

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sieben männliche Blüten, indem sich eine zweite und dritte aus dem Gewebe der ersten abgliedert, und dann eine vierte am Grunde der zweiten, eine fünfte an der dritten u. s. f. entsteht. Die Blätter der dann folgenden Hülle stützen noch je drei bis vier männliche Blüten, welche auf dieselbe Weise entstehen, bei den obersten Involukralblättern dagegen sind die Sprosse meist nur angelegt und werden nicht weiter ausgebildet. Nur in einem Falle (Fig. 29) sah ich in der Achsel derselben gleichfalls noch mehrere, allerdings relativ klein ausgebildete männliche Blüten stehen.

Die äußere Hülle beginnt, nachdem die dritte männliche Blüte in den Achseln ihrer Blätter angelegt ist, sich an den Verwachsungsstellen zu verdicken, d. h. der Boden des Cyathiums zwischen den Gruppen von Blüten wächst mit dem äußeren Involukrum zusammen aufwärts und bildet so die Schuppen, welche später als einheitliche, wenig zerspaltene Wände die Gruppen der männlichen Blüten von einander trennen. Selten nur bildet sich am Grunde der zweiten männlichen Blüte einer Gruppe ein kleines Blättchen, welches mit dem Involukrum verwächst; in der Regel werden die Schuppen bei dieser Pflanze allein vom Involukrum aus gebildet, als dessen Kommissuralbildungen man sie vielleicht auffassen kann. Eine Stütze findet diese Ansicht in der Tatsache, daß die Schuppen innerhalb der fünf oberen, nicht miteinander verwachsenen Blätter vollständig fehlen.

Nachdem ungefähr das in Figur 26 abgebildete Stadium erreicht ist, treten auch in den Achseln der oberen, dem äußeren Involukrum zunächst stehenden Laubblätter Sprosse auf, welche sich alsbald dichasisch verzweigen und an ihren Enden Cyathien ausbilden. Von dem mittleren Cyathium zweiter Ordnung entsteht zunächst auf der der Achse erster Ordnung zugekehrten Seite ein Höcker, an dessen äußerem Rande man bald das erste Involukralblatt sich anlegen sieht; die zweite primäre Blüte entsteht mit dem zugehörigen Deckblatt bald darauf an der Außenseite genau zwischen beiden Vorblättern, und so setzt sich die Spirale fort. Sind alle fünf Sprosse mit den zugehörigen Involukralblättern angelegt, so treten Faltenbildungen in diesen Teilen auf und der ganze Komplex schrumpft zusammen. Auch die jungen Sprosse in den Achseln der Vorblätter entwickeln sich fortan nicht weiter.

Nur in einem einzigen Falle (von mehr als 100) sah ich ein Cyathium an einer Achse zweiter Ordnung fast vollständig ausgebildet. Dasselbe war gebaut wie der äußere Becher des endständigen Blütenstandes, nur bestand es aus 5 Blättern, enthielt aber männliche Blüten, Schuppen, Nektarien und eine normale weibliche Blüte, und kam in seinem Aufbau einem Cyathium von *Euphorbia Peplus* z. B. ganz gleich. Vollständig reif und blühend fand ich jedoch in keinem einzigen Falle ein solches seitliches Cyathium.

Nicht nur bei den Exemplaren, welche im Göttinger botanischen Garten kultiviert werden, habe ich die Untersuchung angestellt, sondern auch an Herbarmaterial[1]), welches an einem Standort der Pflanze

[1]) Aus dem Herbarium Haußknecht, Weimar: *Euphorbia capitulata* Rchb., gesammelt von Pichler 1870 auf dem Mte. Orien, Dinarische Alpen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in Dalmatien gesammelt wurde. Die Beschreibungen, welche bisher von der Pflanze gegeben wurden, berichten nichts von dem eigentümlichen und abweichenden Bau der Inflorescenz. Reichenbach, der die Art aufstellte und die erste Diagnose in seiner „Flora germanica excursoria . . .“ gab, spricht ausdrücklich von einem „capitulo simpliciter involucrato“, während Visiani (Flora Dalmatica) die inneren Involukralblätter wohl bereits erkannte, aber falsch deutete. Aus seiner Beschreibung sei folgendes angeführt: „Flores in capitulo terminali solitario digesti, foliis ramulis inordinatim stipato, involucri 16-lobi. Lobis exterioribus in glandulas transverse oblongas utrinque rotundatas rubras, integras vel medio marginatas, saepius substipitatas incrassatis, interioribus oblongis erectis, membranaceis nervosis, dentatis, fissis, ciliatisve. Flores masculi plures squama membranacea oblongo-spathulata denticulata suffulti, filamento superne articulato persistente, anthera biloculari, loculis globosis, decidua.“ Mit den „squamis membranaceis“, von denen mehrere männliche Blüten gestützt sein sollen, meint Visiani offenbar die innere Hülle, welche ja auch in der Tat zwischen männlichen Blüten steht. Übersehen hat er dabei, daß sich unterhalb der „squama“ ein Achsenstück befindet, und daß die Blüten unterhalb und oberhalb des Blättchens nicht derselben Gruppe angehören. In de Candolle's Prodromus ist die Beschreibung der Inflorescenz von Boissier folgendermaßen gegeben: „ . . . . involucro terminali sessili foliis summis involucrato hemisphaerico intus parce hirtulo lobis oblongis ciliatulis denticulatis, glandulis purpureis substipitatis transverse oblongis, stylis brevissimis apice incrassato bilobis, capsula . . . .“ und weiter „. . . . . bracteolae inter flores masculos lobis involucri similes, saepe 2—3 inter se margine coalitae, glandulas eis involucri similes apice ferentes et eius naturam egregie illustrantes. Species inflorescentia semper monocephala et involucro multifolio insignis.“ Also hat auch Boissier die Natur der „mit Nektarien versehenen Schuppen“ nicht erkannt. Wie eine Durchsicht des Just'schen Jahresberichtes zeigte, ist auch später eine neue richtige Beschreibung der Pflanze nicht gegeben worden.

Da nun der als Cyathium bezeichnete Blütenstand für die Gattung *Euphorbia* charakteristisch ist, darf man die bisher als *Euphorbia capitulata* Rchb. beschriebene Art nicht zu dieser Gattung zählen. Der beschriebene Blütenstand ist durchaus vom Cyathium verschieden und auch nicht durch Übergänge, für welche man die bei einigen Arten beobachteten, sogenannten durchwachsenen Cyathien halten könnte, mit diesem verknüpft, wie wir später noch sehen werden. Nun werden ja allerdings auch richtige Cyathien bei der Pflanze angelegt, aber dieselben sind so stark reduziert — der eine mitgeteilte Fall muß als Abnormität betrachtet werden —, daß sie nicht als eigentliche Blütenstände der Pflanze gelten können, als solchen muß man allein das endständige Köpfchen betrachten. Daher ist es meiner Ansicht nach wohl angebracht, die Pflanze in einer besonderen, neuen Gattung „*Diplocyathium*“ unterzubringen. Eine Übersicht über den Bau der Inflorescenz von *Diplocyathium capitulatum* (Rchb.) *mihi* gibt die folgende Beschreibung:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Acht der oberen Blätter an der einachsigen Pflanze sind zu einer Hülle verschmolzen, die an den Verwachsungsstellen rötliche, runde Drüsen trägt. In den Achseln dieser Blätter stehen Gruppen von männlichen Blüten, zwischen diesen befindet sich mit der Hülle genetisch verbunden je eine Schuppe. Die nächsten fünf, höher an der Achse stehenden Blätter sind schuppenförmig (Fig. 29) und nicht miteinander verschmolzen, sie tragen häufig Drüsen an ihrem oberen Rande und stets männliche Blüten in ihren Achseln. Die zwei bis fünf letzten Blätter vor den Karpellen werden meistens mit ihren Achselsprossen nur angelegt, selten entwickeln sich diese weiter und bilden noch männliche Blüten aus. Die Achse erster Ordnung wird abgeschlossen durch eine weibliche Blüte, die aus einem dreifächerigen Fruchtknoten besteht. Ein Kelch fehlt, ebenso wie bei den männlichen Blüten. Die Frucht, eine dreifächerige Kapsel, ist mit großen, hohlen, blasenförmigen Warzen besetzt. Der ganze Blütenstand wird von den obersten Laubblättern eingehüllt, welche in ihren Achseln Dichasien von einfach gebauten Cyathien anlegen, die niemals zur vollen Ausbildung kommen.

Allgemeiner Teil.

Kritische Übersicht über die bisherigen Arbeiten auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen.

Einleitung.

Die Frage, ob das Cyathium, dessen Entwicklung bei den einzelnen Arten der Gattung *Euphorbia* im vorigen Abschnitt näher beschrieben worden ist, eine Zwitterblüte oder ein Blütenstand sei, wurde schon in den Zeiten vor Linné aufgeworfen. Während Tournefort in seinen „Institutiones Rei Herbariae“ die Sexualorgane der Gattung *Tithymalus* als Zwitterblüten beschreibt, gibt bereits Lamarck in seiner „Encyclopédie méthodique“ die Möglichkeit zu, daß diese „Blüten“ auch eine Anhäufung kleiner Blütchen sein könnten. Die Schuppen wären dann nach ihm „les calices propres d'autant de fleurs mâles qu'il y a de faisceaux“, jedes Bündel von Staubgefäßen also eine männliche Blüte und der Fruchtknoten jener Zwitterblüte eine einfache weibliche Blüte. A. L. de Jussieu war der erste, welcher diese Ansicht nach der noch heute von vielen Forschern anerkannten Richtung modifizierte, daß nämlich innerhalb des Involukrums viele, in einzelne Gruppen zusammengedrängte männliche Blüten eine zentrale weibliche umgeben. Den Beweis für diese Anschauung suchte Rob. Brown zu liefern, nachdem inzwischen Linné das Cyathium wieder als einfache Blüte beschrieben hatte. Rob. Brown weist auf die Analogie mit einer nahe verwandten, damals noch nicht veröffentlichten australischen Gattung hin, bei welcher sich eine kelchartige Bildung an der Gliederung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der männlichen Blüte und an der weiblichen dicht unterhalb des Fruchtknotens befindet, und auf das Vorkommen der letzteren bei einigen Euphorbien, so z. B. bei *Euphorbia punicea*. Die Gliederung bei *Euphorbia* ist daher nach ihm die Grenze zwischen dem Stiel der perianthlosen männlichen Blüte und dem Filament des einzigen Staubgefäßes derselben, und die entwicklungsgeschichtliche Tatsache, daß die Anthere zunächst sitzend ist und das Filament sich erst später ausbildet, scheint ihm diese Ansicht zu bestätigen. Die Schuppen sind nicht die Kelche von Blüten, sondern Brakteen innerhalb des Blütenstandes.

Dieser Ansicht schlossen sich Kunth, Adr. de Jussieu, Röper, Wydler und Alex. Braun an, indem sie weitere Anhaltspunkte zur Stütze derselben zu liefern suchten. So führte Jussieu noch mehrere Arten von *Euphorbia* an (*palustris* L., *caespitosa* Lam.), bei welchen der „Kelch" der weiblichen Blüte besonders stark ausgebildet ist, auch bringt er eine Abbildung von einer einzigen männlichen Blüte mit der zugehörigen Braktee, die zwar keinen Anspruch auf Genauigkeit machen kann, aus der aber hervorgeht, daß nach seiner Ansicht die Brakteen — unsere Schuppen also — nicht an der Hauptsache des Cyathiums inseriert sind, sondern an den Seitenachsen, den Stielen der männlichen Blüten. Die Gliederung an den Filamenten und die Analogie mit den verwandten Gattungen, besonders mit *Anthostema* sind weitere Tatsachen, die ihm die Auffassung des Cyathiums als Blütenstand wohl berechtigt erscheinen lassen. Eine weitgehende Förderung unserer Kenntnisse vom Bau des Cyathiums verdanken wir Johannes Röper, dem unter den Autoren, welche zur Aufklärung der Frage beigetragen haben, ein Ehrenplatz gebührt. In seiner sorgfältigen Weise gibt er uns in der „Enumeratio Euphorbiarum . . . . . ." eine genaue Schilderung des gesamten Aufbaues der verschiedenen einheimischen Euphorbien und sucht gleichzeitig die einzelnen Befunde zu erklären und miteinander in Zusammenhang zu bringen. Das Involukrum besteht nach ihm aus fünf Blättern, die mit den Stützblättern der endständigen Scheindolde bei *Euphorbia helioscopia* u. a. wohl zu vergleichen sind. Die Stellung der männlichen Blüten ist richtig geschildert. Die primäre männliche Blüte ist nach ihm der normale Achselsproß des zugehörigen Involukralblattes, die anderen Blüten sind Beisprosse und die Schuppen deren Deckblätter — eine Ansicht, die noch heute von den meisten Autoren geteilt wird. Jede einzelne männliche Blüte besteht nach ihm aus drei in einem Quirl stehenden Staubgefäßen, deren Filamente verschmolzen und deren Antheren bis auf eine zurückgebildet sind. Er kommt zu dieser Auffassung dadurch, daß er in manchen Fällen zwei bis drei Antheren an einer männlichen Blüte vorfand, ohne daß es sich hier um eine Verwachsung mehrerer männlicher Blüten gehandelt hätte. Denn wo eine solche stattgefunden hatte, war die Verdoppelung der Filamente auch später noch deutlich erkennbar, während in jenen anderen Fällen keine Spur einer solchen sichtbar war. Die Gliederung an den männlichen Blüten ist seiner Ansicht nach eine Gelenkbildung, durch welche die eigentliche

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Blüte von ihrem Stiel abgeschnürt wird. Dadurch ist zugleich das späte Hervortreten derselben erklärt, denn auch sonst sehen wir im Pflanzenreich an Blattstielen z. B., daß solche Gelenkbildungen später entstehen als die Organe, welche durch sie zum Abfall gebracht werden sollen. Die Anschwellung unterhalb des Fruchtknotens ist in Analogie mit *Anthostema* als Kelch zu deuten.

Diesen Ansichten Röpers schloß sich auch Wydler im allgemeinen an, nur inbetreff der Stellung und des Baues der männlichen Blüten ist er anderer Meinung. Die Hypothese vom verschmolzenen Staminalquirl hält er für unnötig und unrichtig. Die absteigende, einer Zickzackreihe entsprechenden Aufblühfolge und die Stellung der kleinen Vorblätter an der Basis der männlichen Blüten scheinen ihm ferner darauf hinzudeuten, daß diese in einer einfachen Wickel stehen, und merkwürdig erscheint es ihm, daß bei dieser Annahme „die Anordnung der männlichen Blüten demselben Stellungsgesetz gehorcht, welches wir auch für die Laubzweige von *Euphorbia* erkannt haben, da dieselben von der Dichotomie ausgehend in Wickelbildung enden". Meiner Ansicht nach ist diese Tatsache nicht merkwürdig, sondern sehr natürlich, denn die Verzweigung der ganzen Pflanze wird dadurch einheitlich, und wir werden unten sehen, daß die Analogie der Stellung der männlichen Blüten mit der der ganzen Cyathien zu einander noch eine größere ist als Wydler seinerzeit annahm. Der Wydler'schen Auffassung neigt auch Alex. Braun in seiner Abhandlung über das Individuum der Pflanze zu, in der er die männlichen Blüten als Sproßindividuen von denkbar geringster Ausbildung anführt.

So hatten sich alle Forscher der zuerst von Lamarck und A. L. de Jussieu ausgesprochenen, dann später von Rob. Brown genauer begründeten Auffassung angeschlossen, daß man in dem Cyathium der Gattung *Euphorbia* eine Inflorescenz und keine Einzelblüte vor sich habe, wenn auch im Einzelnen die Ansichten von einander abwichen. Da erschien eine Reihe von Arbeiten von Payer und dessen Schüler Baillon, welche mit einer bis dahin noch nicht angewandten Methode, nämlich mit Hilfe der Entwicklungsgeschichte, an das Problem herantraten und dabei zu einem durchaus anderen Ergebnis kamen. Beide stellten genaue Untersuchungen über die Entwicklung des Cyathiums an, aus denen sie zu dem Schlusse kamen, daß das Cyathium eine Blüte sei. Manche dieser Beobachtungen waren nun sicher unrichtig, andere wenigstens ungenau, aber geraume Zeit dauerte es, bis dies mit voller Sicherheit nachgewiesen werden konnte. Da indessen in allen diesen Arbeiten so viele verschiedene Deutungen und Theorien über die einzelnen Teile des Cyathiums aufgestellt worden sind, wäre es unübersichtlich, wie bisher die einzelnen Arbeiten der Reihe nach durchzugehen und die darin ausgesprochenen Ansichten auf ihre Berechtigung hin zu prüfen. Wir wollen vielmehr hierbei nach den einzelnen Teilen des Cyathiums vorgehen, und dieselben in folgender Reihenfolge besprechen:

1. primäre männliche Blüten und Involukralblätter.
2. Stellung und Bau der männlichen Blüten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3. Die Schuppen und ihre Beziehung zu den männlichen Blüten.
4. Die weibliche Blüte, und zum Schluß wird
5. das Doppelcyathium, wie wir es schon im speziellen Teil bei *Diplocyathium capitulatum* beschrieben haben, zur Besprechung kommen und mit dem regelmäßigen Cyathium verglichen werden.

1. Primäre männliche Blüten und Involukralblätter.

Die Untersuchungen, welche über diese Teile des Cyathiums angestellt sind, weichen sehr von einander ab und sind zum größten Teil unrichtig. Payer hat nicht herausfinden können, ob die „Kelchblätter" gleichzeitig oder nach einander entstehen, doch bildet er sie bei *Euphorbia Lathyris* in gleicher Höhe ab. Aus diesen Figuren, die schon von Warming als unrichtig zurückgewiesen sind, geht hervor, daß nach Payers Beobachtungen die Involukralblätter zeitlich vor den primären männlichen Blüten angelegt werden, denn in Figur 3, Tafel 107 seiner „Organogénie de la fleur" sehen wir fünf Höcker in gleicher Höhe, die Anlagen der Kelchblätter, in Figur 4 über diesen fünf weitere Höcker ebenfalls gleich hoch an der Achse, die primären männlichen Blüten. Gedeutet wurden diese Bildungen als zwei Blattkreise, der untere, zuerst entstandene wird zum fünfblättrigen verwachsenen Kelch, der obere zu einem Staminalquirl, und in der Tat würden die Beobachtungen, falls sie richtig gewesen wären, für die Auffassung des Cyathiums als eine hermaphrodite Blüte sprechen. Baillon schloß sich in allen seinen Ansichten ganz der Auffassung seines Lehrers an. Auch nach seinen Beobachtungen entstehen die Involukralblätter vor den primären männlichen Blüten, wenn er auch bei *Euphorbia illyrica* die Stellung der ersteren „dans l'ordre quinconcial" gesehen zu haben glaubt. Nun hat zwar Baillon etwa dreißig Arten der Gattung *Euphorbia* untersucht, ohne allerdings dieselben in seiner Abhandlung genauer zu bezeichnen, aber eine Verschiedenheit in der Entwicklung scheint ihm nicht aufgefallen zu sein, da er die von ihm mitgeteilten entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen für alle Arten gelten läßt. Die Anlage der Involukralblätter vor den zugehörigen Sprossen, den primären männlichen Blüten — eine Tatsache übrigens, die bei der Deutung wenig in betracht kommt — habe ich nur bei einer einzigen Art, nämlich bei *Euphorbia meloformis* Ait. gefunden, bei allen anderen geht die Anlage in umgekehrter Reihenfolge vor sich, wie dies ja auch schon Warming richtig angegeben hat. Andererseits stehen bei *Euphorbia globosa* die Anlagen der primären Blüten in so wenig verschiedener Höhe an der Achse, daß man selbst bei genauerer Betrachtung noch einen Quirl vor sich zu haben glaubt. Ob nun Baillon gerade bei *Euphorbia globosa* oder einer anderen Art, welche sich ähnlich verhält, seine Beobachtungen machte, lasse ich dahingestellt, aus seinen Abbildungen geht nur hervor, daß *Euphorbia jacquiniiflora, palustris, hiberna, pulcherrima, illyrica, canariensis* und *mammillaris* zu den von ihm untersuchten dreißig Arten gehören.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gegen die französische Schule wandte sich alsbald Röper in seiner Schrift „Vorgefaßte botanische Meinungen", in welcher er auf Grund seiner früheren Untersuchungen die Ansichten Payers und Baillons zu widerlegen suchte. Wenn es sich bei unseren Involukralblättern und primären männlichen Blüten um zwei Blattkreise handelte, müßten nach ihm beide miteinander alternieren. Dies ist ja aber nicht der Fall, vielmehr steht jede primäre Blüte dicht über einem Involukralblatt, und aus diesem Grunde glaubt er an seiner früheren Ansicht festhalten und beide als einen Sproß mit seinem zugehörigen Involukralblatt deuten zu müssen. — Eine abweichende und isolierte Stellung in der Deutung des Involukrums nehmen Schleiden und mit ihm Schacht ein, indem sie die Ansicht vertreten, daß dasselbe aus zehn Blättern zusammengesetzt ist, nämlich aus einem äußeren Kreis von fünf Blättchen mit Nektarien an ihrem oberen Rande und einem inneren Kreis von fünf schuppenförmigen Phyllomen. Auch Budde schließt sich in einer lückenhaften Arbeit über die Entwicklung des Cyathiums bei *Euphorbia helioscopia* der Schleiden'schen Ansicht an, ändert dieselbe aber dahin ab, daß die mit Nektarien versehenen Blätter den inneren Kreis und damit eine Corolla bilden sollen. Wie er zu dieser Auffassung kommt, ist mir ebenso wenig verständlich, wie die Angabe, welche er über die Entstehung der männlichen Blüten gemacht hat. Nachdem das Involukrum angelegt ist, konnte er nicht einmal eine Anlage der männlichen Blüten erkennen, vielmehr entwickeln sich nach ihm diese erst nach der weiblichen Blüte, und diese Anlagefolge scheint ihm dann der beste Beweis gegen die Linné'sche Auffassung des Cyathiums als Zwitterblüte zu sein. Ich bedaure, den frommen Wunsch, den Budde am Ende seiner Dissertation äußert: „ . . posteriores, qui hanc rem fortasse denuo tractabunt, ea, quae inveni, confirmaturos esse spero", nicht erfüllen zu können, denn auch seine anderen Untersuchungen muß ich als vollständig unrichtig bezeichnen.

Auf diese unvollkommene Arbeit Buddes folgte nach einigen Jahren eine um so genauere Abhandlung, welche auch mehrere Arten umfaßt, von dem dänischen Botaniker Warming. Den Untersuchungen dieses Forschers, der in seiner Dissertation zugleich eine Preisaufgabe der Königlichen dänischen Gesellschaft der Wissenschaften: „Er Koppen hos Vortemaelken (*Euphorbia* L.) en Blomst eller en Blomsterstand?" bearbeitete, kann ich mich im allgemeinen anschließen, wenigstens was die einheimischen Arten betrifft, die Warming ausschließlich untersucht hat. Da er nun bei diesen die Entwicklung ziemlich übereinstimmend fand, glaubte er das Ergebnis seiner Beobachtungen auf das ganze Genus *Euphorbia* L. ausdehnen zu können. Wie meine Untersuchungen zeigen, ist diese Verallgemeinerung nicht erlaubt. Es treten sogar beträchtliche Abweichungen, z. B. bei den untersuchten succulenten *Euphorbien* auf, und daher müssen die Untersuchungen, die Warming für die ganze Gattung gelten läßt, bei vielen Arten eine recht erhebliche Einschränkung erfahren Nach ihm stehen die Vorblätter bei allen untersuchten Arten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(*Peplus* L., *helioscopia* L., *exigua* L., *Lathyris* L., *Esula* L., *Cyparissias* L., *Graeca* Boiss., *Lagascae* Spr., *pilosa* L., *falcata* L.. *segetalis* L., *trapezoidalis* Vi., *medicaginea* Boiss., *Terracina* L.) außer bei *Euphorbia Lathyris* in verschiedener Höhe an der Achse. die Knospen in den Achseln zweier Vorblätter sind antidrom, Nach Anlage derselben entsteht dann an der der Abstammungsachse zugekehrten Seite etwas mehr nach dem ersten Vorblatt hin ein ovaler Höcker, der bald durch eine Querfurche in einen oberen größeren und einen unteren Teil geschieden wird. Dann erscheint dem Stützblatt zugewandt ein zweiter Höcker, der sich ebenfalls teilt, und so setzt sich die Spirale in $^2/_5$ Divergenz fort, bis fünf quergespaltene Höcker angelegt sind. Diese Art der Anlage habe ich nur bei *Euphorbia meloformis* Ait. und den seitlichen Cyathien von *Diplocyathium capitulatum* gefunden, beides Pflanzen, welche Warming nicht untersucht hat, und auch bei diesen kann von einer Teilung des primären Höckers eigentlich nicht die Rede sein. Bei der Mehrzahl der Arten sieht man zunächst fünf Höcker in $^2/_5$ Divergenz sich am Primordium anlegen, der erste steht — außer bei *Euphorbia splendens* — der Abstammungsachse zugekehrt, und erst nachdem alle fünf angelegt sind, werden an ihren Außenrändern die Gebilde sichtbar, aus denen später die Involukralblätter werden. Man kann nicht sagen, daß sich die zuerst angelegten Höcker quer teilen, vielmehr werden sie gewissermaßen umwuchert von den dicht unter ihnen liegenden Stellen der Achse; die ganze Entstehung aber läßt keine andere Vermutung zu, als daß es sich hier um Blätter mit ihren zugehörigen Sprossen handelt. Daß diese letzteren vor ihren Deckblättern entstehen, ist eine Tatsache, welche in der floralen Region anderer Pflanzen häufig beobachtet worden ist. Für die vertretene Ansicht sprechen auch die von Schmitz u. a. mitgeteilten Mißbildungen an *Euphorbia Cyparissias*, die zum Teil durch *Uromyces scutellatus* hervorgerufen sind. Da jedoch von anderer Seite diese selben Beobachtungen — meiner Ansicht nach mit Unrecht — gerade in entgegengesetztem Sinne ausgelegt worden sind, werde ich dieselben bei der Deutung vollständig beiseite lassen, umsomehr, da sie doch nicht als einwandsfreie Beweise für die eine odere andere Auffassung gelten können.

Als Ausnahme von dem oben beschriebenen, allgemein verbreiteten Entwicklungsgang möchte ich noch *Euphorbia splendens* erwähnen, bei welcher das erste Involukralblatt dem Stützblatt zugekehrt ist, wie Baillon es auch bei *Euphorbia illyrica* beobachtet haben will. Ich möchte nicht, wie Warming es tut, diese Angabe Baillons ohne weiteres als unrichtig hinstellen; ich bin sogar der Ansicht, daß sie recht wohl richtig sein kann, konnte sie jedoch aus Mangel an Material nicht nachprüfen. Die Drüsen, welche sich bald nach dem Entstehen der Hülle als fünf weitere Hervorragungen zeigen, sind nach Warming Anhangsgebilde der Involukralblätter ohne morphologische Selbständigkeit, also Emergenzen, denen vielleicht eine biologische Bedeutung bei der Bestäubung zukommt. Dieser schon von Röper ausgesprochenen Erklärung kann ich mich nur anschließen, denn selbständige Blattgebilde sind es

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf keinen Fall; — gegen diese Auffassung spricht außer anderen, schon oben angeführten Tatsachen die Beobachtung Röpers, daß sie auch an den Vorblättern und Schuppen sonst normal ausgebildeter Inflorescenzen vorkommen — und als Kommissuralbildungen kann ich dieselben ebenfalls nicht ansehen: bilden sie sich doch bei *Diplocyathium capitulatum* auch am oberen Rande der inneren Involukralblätter, ohne daß diese miteinander verwachsen sind. Sie nehmen hier den mittleren Teil des zerspaltenen Randes des Blättchens ein (Fig. 29) und setzen sich nicht scharf gegen dieses ab, sondern gehen allmählich in dasselbe über. Daß die Nektarien gerade an den Verwachsungsstellen der einzelnen Involukralblätter entstehen, wird verständlich, wenn man bedenkt, daß solche Stellen allgemein von Anhangsgebilden bevorzugt werden.

Die Abhandlung Warmings gab manchem Botaniker Veranlassung, seine Meinung über das Cyathium zu äußern, Schmitz, J. Müller, Hieronymus, Celakovsky u. a. ergriffen nacheinander das Wort, um auf Grund eigener Beobachtungen jene Arbeit einer Kritik zu unterziehen. In den Teilen des Cyathiums, welche in diesem Abschnitt besprochen werden, stimmten die meisten mit Warming überein, nur Hieronymus kam zu einer vollständig anderen Ansicht. Er war nicht der Meinung, daß es sich bei den Involukralblättern und primären männlichen Blüten um Deckblätter mit ihren zugehörigen Sprossen handelt, sondern er hielt das Involukralblatt mit dem ganzen Komplex der in seiner Achsel stehenden männlichen Blüten für ein einziges, verzweigtes Blattgebilde. Auf die geringe Wahrscheinlichkeit dieser Auffassung werden wir im nächsten Abschnitt näher einzugehen haben. Abweichend sind auch die Untersuchungen Pedersens, nach dem bei *Euphorbia Esula* und *Peplus* zunächst die Involukralblätter in $^2/_5$ Spiralstellung erscheinen und nach Anlage dieser erst die primären männlichen Blüten. Bei *Euphorbia Peplus* herrscht diese Anlagefolge sicher nicht; *Euphorbia Esula* habe ich nicht daraufhin untersucht.

In einer weiteren Arbeit über „pollenbildende Phyllome und Kaulome" hat Warming seine früheren Untersuchungen über das Cyathium verbessert und vervollständigt. Er widerruft in derselben seine frühere Anschauung über die Querteilung der primären Höcker in einen oberen und unteren Teil. Nach seinen neuen Untersuchungen entsteht der primäre Sproß zuerst und das Involukralblatt als wulstförmiges Gebilde auf demselben, wie auch ich es bei der Mehrzahl der Arten im speziellen Teil beschrieben habe. Als weitere Stütze für die Auffassung dieser beiden Teile als Deckblatt und Achselsproß wird noch die Tatsache angeführt, daß die Involukralblätter in der ersten und zweiten Periblemschicht gebildet werden, die primären Blüten in den tiefer liegenden (dritten bis vierten) Periblemschichten, und daß diese letzteren im Innern bald gut ausgeprägte Plerom-reihen entwickeln, während jene den gewöhnlichen, weniger regelmäßigen Bau der Blätter annehmen. Alle diese Beobachtungen kann ich nur bestätigen.

Die jüngste Untersuchung über die Entwicklung des Cyathiums hat Schumann in seinen „Untersuchungen über den Blütenanschluß"

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

geliefert. Er hat *Euphorbia humifusa* W., *Peplis* L., *palustris* L. und *Chamaecyparissias* L. bezüglich ihres Aufbaues und ihrer Entwicklung gleichartig gefunden, genauer beschrieben hat er die Entwicklung des Cyathiums von *Euphorbia palustris* L. Da ich schon im speziellen Teil bei der Besprechung des Cyathiums dieser Art auf die Schumann'schen Untersuchungen eingegangen bin, möchte ich hier nur ganz kurz dieselben berühren. Die Anlage der primären Höcker kann ich, was die Stellung am Primordium anbetrifft, nach meinen Beobachtungen im allgemeinen bestätigen, doch muß ich ganz entschieden der Angabe widersprechen, daß diese zuerst angelegten Höcker die Involukralblätter sind, und daß vor dem vierten und fünften zuerst Anlagen von männlichen Blüten als Sprosse auftreten. Die fünf primären Höcker sind vielmehr hier wie bei allen anderen untersuchten Arten (Ausnahme: *Euphorbia meloformis*) die primären männlichen Blüten, und die Involukralblätter treten bei *Euphorbia palustris* wahrscheinlich entsprechend ihrer Spiralstellung auf, d. h. das unterste erste Blatt zuerst, sicherlich aber nicht, wie Schumann es gesehen haben will, in umgekehrter Reihenfolge. Bei den anderen untersuchten Arten ist die Entstehung des Involukrums verschieden. Bei *Euphorbia corollata* und *globosa* scheint dasselbe sich simultan um alle fünf Höcker herum zu erheben; bei *Euphorbia Peplus, helioscopia, hypericifolia* und *palustris* folgt es der Spirale und entsteht am Grunde des ersten Sprosses zuerst, bei *Euphorbia splendens* schließlich wird die der Abstammungsachse zugekehrte Seite bevorzugt und vor dem ersten und dritten Sproß zuerst das Stützblatt gebildet. Von allen diesen Arten weicht *Euphorbia meloformis* ab, indem hier zunächst auf der Achsenseite das erste Involukralblatt entsteht, dann vor diesem der zugehörige Sproß, und in derselben Reihenfolge in $^2/_5$ Spirale die übrigen Blätter mit ihren Achselsprossen angelegt werden. Für die Ansicht, daß es sich hier wirklich um Deckblätter und Achselsprosse handelt, spricht auch ganz entschieden die Art der Anlage bei *Diplocyathium capitulatum*, bei welcher ebenfalls zunächst die am tiefsten stehenden Sprosse, und dann, während die höheren Sprosse sich anlegen, die Deckblätter der unteren sichtbar werden.

Lehnt man diese Auffassung ab, und will man nicht zwei Spiralen von genau übereinanderstehenden Blättern annehmen, so bleibt nur noch die Ansicht von Hieronymus übrig, daß das Involukralblatt mit der ganzen vor ihm stehenden Gruppe von männlichen Blüten ein Blattgebilde ist. Zu dieser Annahme kann ich mich aber aus Gründen, welche im folgenden Abschnitt näher besprochen werden, nicht verstehen und daher schließe ich mich der zuerst von Röper ausgesprochenen, dann von Wydler, Warming u. a. näher begründeten Auffassung an, daß die primäre männliche Blüte innerhalb jeder Gruppe der Achselsproß des zugehörigen Involukralblattes ist — eine Auffassung, welcher die Mißbildungen, die ich ja außer Betracht lassen wollte, zum mindesten nicht widersprechen, vielmehr nach Ansicht fast aller Autoren als weitere Stütze dienen können.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2. Stellung und Bau der männlichen Blüten.

Über die männlichen Blüten, die Staubgefäße Payers und mancher anderen Forscher, sind, wie schon aus der Benennung hervorgeht, die verschiedensten Theorien aufgestellt, in keiner einzigen Arbeit ist aber ihre Entstehung richtig angegeben worden. Was zunächst die Anlage derselben innerhalb einer jeden Gruppe betrifft, so findet sich bei Payer die ungenaue Angabe, daß nach Entstehung des primären Staubgefäßes, welche im vorigen Abschnitt behandelt wurde, in absteigender Folge das zweite und dritte unter dem ersten, das vierte unter dem zweiten u. s. w. angelegt wird. Nach Baillon erscheint bald nach der Entstehung der ersten Blüte ein wenig seitlich außerhalb derselben eine zweite, „qui semble une division latérale de la première," welche sich dann in derselben Weise teilt und damit einer dritten den Ursprung gibt. Die erste Beobachtung Baillons ist richtig, die zweite falsch, denn bei allen untersuchten Arten sah ich mit großer Deutlichkeit auch die dritte männliche Blüte aus dem Gewebe der ersten entstehen, eine Tatsache, die bisher allen Forschern entgangen ist. Denn sowohl Röper und Wydler, als auch Warming, Hieronymus und Pedersen wollen eine einfache, wickelartige Anordnung der männlichen Blüten gesehen haben, wie sie sich auch aus der Baillon'schen Beobachtung ergeben würde, nach der die zweite männliche Blüte aus der ersten, die dritte aus der zweiten, die vierte aus der dritten u. s. f. entsteht. Nur Budde stellt keine feste Behauptung über diese Stellung auf. Er konnte die Lage der männlichen Blüten überhaupt nicht erkennen, „cum partes inflorescentiae ad hoc stadium perfacile loco moveantur, ut difficilius sit, ordinem eorum statuere".

In Wirklichkeit bildet sich die zweite und dritte männliche Blüte aus der ersten, dann die vierte aus der zweiten, die fünfte aus der dritten, die sechste aus der vierten u. s. f., wie es ja auch aus dem auf pag. 30 abgebildeten Gefäßbündelverlauf mit großer Deutlichkeit hervorgeht. Die später so gut ausgeprägte Zickzackstellung ist nur dadurch bedingt, daß die dritte Blüte sich mehr an der Außenseite nach dem Involukralblatt zu abzweigt, während die zweite seitlich aus der ersten entsteht, so kommen dann auch die vierte und fünfte, sechste und siebente Blüte nicht gleich weit entfernt von der Achse des Cyathiums zu liegen.

Über die Auffassung der bisher als richtig angenommenen Anordnung der männlichen Blüten sind zwei Theorien aufgestellt, die eine von Röper, die andere von Wydler. Nach der Ansicht Röpers ist die primäre männliche Blüte der Achselsproß des zugehörigen Involukralblattes, wie wir oben näher ausgeführt haben, die anderen Blüten innerhalb jeder Gruppe sind aber Beisprosse, die durch die ungewöhnliche Fruchtbarkeit der Blattachsel bedingt werden. Nach Wydler haben wir dagegen in dem ganzen Komplex von männlichen Blüten einer Gruppe einen einzigen, wickelartig verzweigten Sproß vor uns, das Involukralblatt ist das Deckblatt der primären Blüte und die Schuppen sind die Stützblätter der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

anderen Blüten. Dieser Ansicht schloß sich Warming in seiner ersten Arbeit über das Cyathium an, in seiner zweiten über pollenbildende Phyllome und Kaulome verwirft er sie jedoch und neigt der Röper'schen Auffassung zu, indem er die männlichen Blüten mit Ausnahme der ersten jeder Gruppe als seriale Beisprosse in zickzackartiger Anordnung erklärt, wie sie auch in den Blattachseln von *Aristolochia Clematitis* z. B. vorhanden sind. Dieser Ansicht hat sich in neuerer Zeit auch Schumann angeschlossen. Gegen die Beweise, die Warming in seiner ersten Arbeit für die Wickelnatur anführte, hatte Hieronymus den auch nach Warming berechtigten Einwand geltend gemacht, daß alle männliche Blüten dieselbe Lage zur Hauptachse des Cyathiums und zum Deckblatt haben, also alle Antheren, die eine differenzierte Innen- und Außenseite besitzen und nach außen umgebogen sind, mit derselben Seite der Cyathiumachse zugewandt stehen, und daß ferner die Wickel sich gerade in der Mitte des Deckblattes befindet. Eine einfache Wickel ist auch nach meinen Untersuchungen ausgeschlossen, da sich ja sowohl die zweite wie die dritte männliche Blüte von der ersten abzweigt. Diese Tatsache deutet aber auf eine andere Verzweigungsart hin, nämlich auf das Dichasium, wie wir es auch in der Laubblattregion fast aller Euphorbien beobachten, und diese Analogie spricht entschieden für meine Ansicht. Zwar entstehen nach den Untersuchungen Warmings auch accessorische Knospen aus dem Gewebe der in derselben Blattachsel stehenden älteren Sprosse, man hat wenigstens diese Gebilde Beisprosse und nicht Sproßzweige genannt, aber ich sehe nicht den Grund ein, weshalb man bei *Euphorbia* eine solche gekünstelte Deutung der weit einfacheren und natürlichen Auffassung des ganzen Komplexes als eines verzweigten Sprosses vorziehen soll, umsomehr, da manche Tatsachen, wie wir sehen werden, dafür sprechen. Nach meinen Untersuchungen ist also die Verzweigung von der primären männlichen Blüte aus eine dichasische, die zweite und dritte Blüte entstehen so als Seitensprosse unter der ersten; das Dichasium geht dann in zwei Monochasien mit stark verkürztem Sympodium über, welche von der zweiten, — vierten, — sechsten — . . und dritten —, fünften, — siebenten — . . . männlichen Blüte gebildet werden. Ob die Monochasien Wickeln oder Schraubeln sind, läßt sich mit Sicherheit nicht konstatieren; die in Betracht kommenden männlichen Blüten liegen zwar fast genau in einer Geraden, aber trotzdem möchte ich aus Analogiegründen eine Wickel annehmen, und damit eine vielleicht durch Stellungsverhältnisse bedingte Verschiebung der Sprosse: beobachten wir eine solche doch auch in dem Stand der Cyathien bei *Euphorbia pulcherrima* z. B., bei welcher ebenfalls die einzelnen Cyathien sich fast nach derselben Richtung abzweigen. (Fig. IV, pag. 39). Eine Neigung zur Wickelbildung ist auch in den Dichasien der Cyathien anderer Arten leicht zu konstatieren. Sehr schön sah ich dieselbe einmal bei *Euphorbia dendroides* ausgeprägt, bei der innerhalb einer Gruppe von Exemplaren alle Übergänge von gleichmäßiger Ausbildung beider Seitensprosse bis zum vollständigen Schwinden des einen zu sehen waren. Jede

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einzelne Gruppe von männlichen Blüten wäre dann eine Doppelwickel und die einzelnen Blüten ständen in genau derselben Anordnung wie die ganzen Cyathien bei *Euphorbia pulcherrima* und *jacquiniiflora,* denn auch hier sind die Achsen stark verkürzt und die Deckblätter reduziert. (Fig. III, IV, pag. 38, 39.) Durch diese Analogie bekommt die ganze Verzweigungsart der Euphorbien etwas Einheitliches, das man bei der mehr künstlichen Erklärung durch Annahme serialer Beisprosse vermißt. Daß die Seitensprosse des Dichasiums, also die zweite und dritte Blüte, einander nicht gegenüber stehen, sondern nach der Außenseite des Cyathiums zu verschoben sind, findet eine einfache Erklärung in dem Raummangel, der gerade an den betreffenden Stellen herrscht, und von dem wir uns durch einen Blick auf Figur 20 oder 6 überzeugen können. Aus Figur 5 und 6 geht außerdem deutlich hervor, daß die zweite männliche Blüte jeder Gruppe zunächst nach der Seite hin angelegt und erst später durch den Druck, den die wachsenden primären Blüten seitlich ausüben, nach außen herausgepreßt wird. Die dritte Blüte erscheint schon von Anfang an mehr oder weniger nach außen verschoben, denn an der Stelle, wo sie sich eigentlich anlegen müßte, ist kein Platz vorhanden. Analoge Verhältnisse haben wir übrigens auch bei den Doppelwickeln der Cyathien der oben schon erwähnten Euphorbienarten. Die von Hieronymus gemachten Einwände fallen bei dieser Erklärung fort, da ja in Wirklichkeit alle männlichen Blüten nach der Hauptachse des Cyathiums zu gerichtet sind und auch die Stellung der Zickzackreihe zum Involukralblatt symmetrisch sein muß; ja diese Einwände werden sogar zu einer Stütze unserer Auffassung.

Ein weiterer Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht ist auch in den Schuppen gegeben, deren ganze Anlage darauf hindeutet, daß sie die Stützblätter der zweiten und dritten männlichen Blüten sind. Die nähere Besprechung dieser Gebilde wird im nächsten Abschnitt erfolgen. Schließlich spricht auch noch die regelmäßige homodrome Verzweigung von den primären Blüten aus für die dargelegte Auffassung.

Was nun den Bau und die Entwicklung der männlichen Blüten betrifft, so stimmen sämtliche Forscher in ihren Beobachtungen ziemlich überein; desto mehr weichen sie aber in der Auffassung dieser Organe von einander ab, und über keinen anderen Teil des Cyathiums sind wohl so viele Theorien aufgestellt, wie gerade über die männlichen Blüten. Payer und Baillon betrachten dieselben als gegliederte Staubgefäße, Röper hält den unterhalb der Gliederung befindlichen Teil für den Stiel der männlichen Blüte, den oberen für eine Verwachsung aus mehreren Staubgefäßen, Warming faßte das Ganze früher als ein pollenbildendes Kaulom auf, hat aber später diese Ansicht zurückgezogen, Hieronymus sieht in jeder einzelnen Gruppe von männlichen Blüten und dem zugehörigen Involukralblatt ein einziges verzweigtes Staubblatt, Celakovsky und Strasburger endlich nehmen zwei sitzende zweifächerige Antheren an (die Theken des Röper'schen Staub-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gefäßes) und halten „das ganze Pseudo-Filament auch oberhalb der Gliederung" für axil.

Payer kann sich infolge der Entwicklung dieser Organe nicht dazu entschließen, denselben oder wenigstens ihren unteren Teilen axilen Charakter zuzuschreiben und sie für männliche Blüten zu erklären. Wenn der untere Teil ein Blütenstiel, der obere ein Filament wäre, so müßte nach seiner Ansicht die untere Partie zuerst entstehen und dann erst die obere ausgebildet werden. Nun hat er aber gerade das Gegenteil beobachtet, nämlich daß die Anthere zuerst, das Filament später und zuletzt erst die Gliederung angelegt wird, und gerade aus dieser Anlagefolge scheint ihm hervorzugehen, daß auch die Gliederung nicht als Beweis für die Auffassung als männliche Blüte dienen kann. Die Analogie mit *Anthostema* ist aus diesem Grunde hinfällig, umsomehr, da auch an wirklichen Staubgefäßen anderer Pflanzen Gliederungen vorkommen; Payer's Schüler Baillon hat daher auch dieser Gattung eine nahe Verwandtschaft mit *Euphorbia* abgesprochen, und dieselbe an einer anderen Stelle mit *Dalembertia, Ophthalmoblapton* und andere zusammen untergebracht. Der Payer'schen Auffassung hat sich später auch Pedersen angeschlossen. Er hält aus demselben Grund die männlichen Blüten für artikulierte Staubgefäße, wie sie auch bei *Alchemilla* und anderen vorkommen, und das ganze Cyathium daher für eine Zwitterblüte. Röper hat gegen die Payer'sche Ansicht mit Recht geltend gemacht, daß es sich bei der Gliederung um eine Gelenkbildung handelt, und daß solche Gelenkbildungen immer später entstehen als die Stiele der Organe, welche durch die Quergliederung zum Abfall gebracht werden. Die Anthere ist zunächst sitzend, später verlängert sich ihr Filament oder vielmehr ihre nach Röper „durch Verwachsung mindestens zweier, vielleicht dreier Filamente gebildeten Staubfädensäule". Auch die Beobachtung, daß bei einigen Arten, bei *Euphorbia meloformis* Ait. z. B., der Teil unterhalb der Gliederung behaart, der obere dagegen kahl ist, spricht für die Auffassung dieser Teile als Stiel und Filament. Joh. Müller hat dieser Röper'schen Beobachtung später noch weitere Bemerkungen hinzugefügt, welche ich gleich an dieser Stelle erwähnen möchte. Nach seinen Untersuchungen sind die beiden Teile bei einigen Arten von *Euphorbia* sehr verschieden, der untere ist zuweilen derb und braun gefärbt, der obere bei derselben Art zart und blaß. Bei *Euphorbia cotinoides* Miq. kennzeichnet sich ferner der untere Teil entschieden als behaartes Pedizell, der obere als nacktes Filament. Die frühe Anlage der Anthere ist nach Müller belanglos, da es häufig vorkommt, daß „Quirlanlagen und die teilweise Ausbildung der Quirlteile vor der Ausbildung des Pedizells stattfindet", und bei *Euphorbia* könnte sich ein solcher Vorsprung in der Entwicklung nur an dem einzigen Staubfaden bemerkbar machen. Gute Vergleichsobjekte für die männlichen Blüten finden wir bei den Euphorbiaceen *Algernonia, Ophthalmoblapton, Actinostemon* und *Dactylostemon*. Bei *Ophthalmoblapton* ist meist nur ein Staubfaden vorhanden, der gerade die Mitte der männlichen Blüte ein-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nimmt, seltener ist dieses stets vorhandene Staubgefäß an seiner Basis noch mit einem zweiten verwachsen. Hier ist also entweder ein terminales oder zwei appendikuläre Staubgefäße vorhanden, und da der Bau stets der gleiche ist, geht daraus hervor, daß terminale Staubblätter möglich sind, und solche endständigen Gebilde nicht axiler Natur zu sein brauchen. *Actinostemon* und *Dactylostemon* liefern gute Beispiele für die Reduktion der Zahl der einzelnen Staubblätter einer männlichen Blüte. Bei *Actinostemon* findet man in den mit einem einblättrigen Kelche versehenen männlichen Blüten viele Staubgefäße, und zwar besitzen die in der Mitte stehenden Blüten meist eine größere Zahl als die seitlichen; bei *Dactylostemon* geht die Reduktion so weit, daß durch Schwinden des Kelches und aller Stamina bis auf eins, Gebilde entstehen, welche den monandrischen Blüten von *Euphorbia* vollständig gleich sind. Also ist die Röper'sche Theorie von einer Verschmelzung mehrerer Staubgefässe nicht einmal nötig, um die männlichen Blüten von *Euphorbia* zu erklären; die von Röper für seine Auffassung angeführten Beobachtungen erhöhen jedoch die Wahrscheinlichkeit jener von Joh. Müller angestellten Betrachtungen.

Dieser Vergleich mit *Dactylostemon* und den anderen Arten erscheint mir überzeugender als das Vorhandensein des sogenannten Perigons bei *Anthostema, Dichostemma* und *Calycopeplus* an — oder genauer gesagt oberhalb — der Gliederung der Antherenträger — eine Tatsache, die sonst von den Anhängern der Blütenstandsauffassung als wichtiger Beweis für ihre Ansicht hingesellt zu werden pflegt. Ich habe bei *Dichostemma Zenkeri* Pax. dies Gebilde genauer untersucht und bin zu der Überzeugung gekommen, daß die Perigonnatur desselben noch lange nicht so einwandsfrei erwiesen ist, wie allgemein angenommen wird. Das „Perigon" befindet sich nämlich oberhalb der Gliederung, und aus dem Bau mancher Euphorbiablüten geht meiner Ansicht nach mit Sicherheit hervor, daß der axile Stiel der Blüte mit der Einschnürung abschließt, und daß der obere Teil Phyllomnatur besitzt. Will man trotzdem die Bildung als Perigon deuten, so muß man schon ein „Emporgerücktsein" desselben annehmen; — ich ziehe es jedenfalls vor, auf eine Deutung vorerst ganz zu verzichten und weitere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, welche uns hoffentlich Aufklärung bringen werden, abzuwarten.

Wenden wir uns nun der von Hieronymus aufgestellten Theorie zu, daß jede Gruppe von männlichen Blüten mit ihrem zugehörigen Involukralblatt als ein wickelartig verzweigtes Blatt aufzufassen ist. Hieronymus geht bei der Aufstellung derselben von einer Mißbildung aus, einer durch *Uromyces scutellatus* Lév. veranlaßten Vergrünung der Inflorescenz bei *Euphorbia Cyparissias;* er gebraucht hierfür aber nicht etwa das häßliche Wort Mißbildung, sondern nennt die krankhafte Erscheinung „Umbildung", behauptet dann, daß solche „Umbildungen" für die morphologische Erklärung einen bestimmten Wert haben und entwickelt auf Grund dieser Behauptung seine Theorie von den wickelartig verzweigten Blättern. Die mitgeteilte Beobachtung besteht im wesentlichen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aus folgendem: Bei dem mißgebildeten Cyathium hatte sich das Involukrum, wie es bei Vergrünungen häufig vorkommt, in seine einzelnen Blättchen aufgelöst. Eines derselben trug in seiner Achsel einen Sproß, an welchem sich außer einem kleinen hyalinen Blättchen und mehreren Laubblättern mit männlichen Blüten in ihren Achseln auch ein gelapptes Blatt befand, welches an seinem oberen Rande die wohlausgebildete Hälfte einer Anthere trug, in der sich fast reifer Pollen befand. Nun spricht ja diese Beobachtung, wenn man derselben überhaupt Bedeutung zuschreibt, gegen die damals gerade von Warming aufgestellte Theorie von den axilen Antheren, aber es ist doch keine Veranlassung vorhanden, aus dem Grunde, weil hier Pollen von einem „umgebildeten" Blatt erzeugt wird, zu behaupten, daß die ganze Gruppe von männlichen Blüten mit dem Involukralblatt aus einem Blatt besteht. Man ist in diesem Falle meines Erachtens um so weniger befugt, dies zu tun, da jenes Blättchen gar nicht die Stelle eines Involukralblattes einnimmt, steht es doch an dem Achselsproß eines Involukralblattes; wollte man wirklich einen Vergleich mit der normalen Ausbildung anstellen, so müßte man vielmehr den ganzen mit den hyalinen, etwas behaarten Blättchen, den vielen Laubblättern und dem beschriebenen pollenbildenden Blatte besetzten Sproß mit einer Gruppe von männlichen Blüten vergleichen. Auf die Beschreibung des hyalinen Blättchens würde dann sehr gut die Schuppe passen, und die anderen Laubblätter würde ich für vergrünte Schuppen, also für vergrünte Deckblätter der männlichen Blüten halten. Doch — wie gesagt — mir ist der ganze Vergleich zu hypothetisch, um näher auf denselben einzugehen; und einer auf solchen Beobachtungen aufgebauten Theorie kann ich keine große Überzeugungskraft beimessen, umsomehr, da weitere Beweise für dieselbe nicht gebracht worden sind.

Die Warming'sche Theorie von den pollenbildenden Kaulomen besitzt heute wohl nur noch historische Bedeutung, denn Warming hat dieselbe selbst widerrufen mit den aus dem Munde eines Forschers, der früher in einer Abhandlung über pollenbildende Phyllome und Kaulome eine Theorie über pollenbildende Achsenteile aufgestellt hat, gewiß merkwürdig klingenden Worten „l' existence de caulomes pollinifères n'a été constaté ni par moi ni par d'autres" (Recherches et remarques sur les Cycadées pag. 25). So bleibt nur noch die von Celakovsky und fast gleichzeitig von Strasburger ausgesprochene Ansicht übrig, daß nämlich nicht nur der unterhalb der Gliederung befindliche Teil, sondern der ganze Antherenträger axil ist, und daß auf demselben sich zwei sitzende Staubblätter befinden. Auch Celakovsky räumt den pathologischen Bildungen große morphologische Bedeutung ein und stützt seine Theorie auf solche Beobachtungen. Schmitz hatte bei einer vergrünten Inflorescenz von *Euphorbia Cyparissias* L. in der Achsel eines Involukralblattes einen sehr merkwürdig gestalteten Sproß gefunden. An demselben befanden sich (Flora 1870. Tafel 4. Fig. 10) zunächst zwei mit je zwei Drüsen besetzte Blättchen und dann an der Spitze neben einem zweifächerigen Staubbeutel

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zwei fast regelmäßige Karpelle, welche an ihrer Basis auch dieselbe ringwulstartige Anschwellung zeigten, wie sie bei der normalen weiblichen Blüte auftritt. Eine Gliederung war weder bei dieser noch bei den anderen Mißbildungen zu erkennen, doch befand sich ungefähr an derselben Stelle, an welcher dieselbe im normalen Fall auftritt, häufig ein kleines Blättchen, das zuweilen noch eine Drüse an seinem oberen Ende trug. Ferner wurde häufiger eine abnorme Zahl von Staubfächern (zwei, drei, vier, fünf und noch mehr) beobachtet. Die Blättchen an dem Antherenträger beweisen nun nach der Ansicht Celakovsky's, daß dieses ganze Gebilde axilen Charakter hat, und die Erscheinung, daß in der zuerst beschriebenen Zwitterbildung eine zweifächerige Anthere ein Karpell ersetzt, deutet darauf hin, daß dieser sitzende Staubbeutel ganz allein einem Blatte äquivalent ist. Bei der normalen Blüte haben wir daher nach ihm zwei filamentlose Staubblätter vor uns, während der von Müller und anderen angenommene Staubfaden zur Blütenachse gehört. Wie aber ist dann die Gliederung zu erklären? Nach Celakovsky sehr einfach. Tritt doch ungefähr an dieser Stelle bei jenen Mißbildungen ein kleines Blättchen auf, welches bei normaler Ausbildung nicht vorhanden ist und daher nach der Ansicht Celakovsky's unbedingt abortiert sein muß; an dessen Stelle ist dann eben die Gliederung getreten. Mir erscheint die ganze Auffassung sehr unwahrscheinlich. Zunächst bildet Schmitz keinen einzigen Fall ab, in dem ein Blättchen so dicht unterhalb der Anthere steht, daß man in Hinsicht auf die normale Ausbildung sagen kann, es befindet sich oberhalb der Gliederung. Gegen das Vorhandensein zweier filamentloser Staubblätter spricht außerdem ganz entschieden der Bau der normal ausgebildeten Antheren, den man ja doch wohl in erster Linie zu berücksichtigen hat. Außerdem: wäre die Auffassung Celakovsky's richtig, so müßten sich die beiden „Antheren" gegenüber stehen, dies ist aber nicht der Fall, der ganze vierfächerige Staubbeutel ist vielmehr dorsiventral gebaut, und die beiden „Staubblätter" sind nichts anderes als die Theken einer einzigen Anthere. Strasburger ist zu derselben Ansicht wie Celakovsky durch den Vergleich mit der männlichen Blüte von *Ephedra altissima* gekommen, welche nach ihm der männlichen Euphorbiablüte im Bau ähnlich sein soll, und bei der er das Vorhandensein zweier sitzender Staubblätter sicher nachgewiesen zu haben glaubt. Selbst wenn man zugibt, daß die Analogie zwischen beiden so groß ist, daß sie miteinander verglichen werden können, so ziehe ich doch die bei weitem einfachere Erklärung Joh. Müller's vor, umsomehr, da von diesem Forscher durch den von Strasburger geforderten Nachweis „eines unmittelbaren Zusammenhanges mit anderen Euphorbiaceentypen", nämlich mit den männlichen Blüten von *Dactylostemon*, der Gegenbeweis gegen die Theorie geliefert worden war, bevor Strasburger überhaupt noch seine Ansicht geäußert hatte. Eichler, der in seinen „Blütendiagrammen" eine kritische Übersicht über die verschiedenen Arbeiten zusammengestellt hat, schließt sich im allgemeinen der Brown-Röperschen Theorie an,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ohne irgendwie neue Tatsachen, welche für die eine oder die andere Ansicht sprechen könnten. anzuführen.

Wir haben also in jeder Gruppe von männlichen Blüten einen nach Art einer Doppelwickel, vielleicht auch Doppelschraubel. verzweigten Sproß vor uns, welcher in der Achsel des zugehörigen Involukralblattes steht. Die Sproßzweige enden direkt in terminal gestellte männliche Blüten, welche nur aus einem einzigen Staubgefäß bestehen, das man vielleicht, wie Eichler[1]) sagt. „als das allein übrig gebliebene aus einem höherzähligen Grundplan" betrachten kann. Die Gliederung ist eine Gelenkbildung, durch welche die männlichen Blüten von der Achse abgeschnürt und zum Abfall gebracht werden; sie spielt vielleicht auch eine Rolle als Meristemgewebe beim Längenwachstum des ganzen Antherenträgers. (cf. pag. 35).

3. Die Schuppen und ihre Beziehung zu den männlichen Blüten.

Über die Schuppen sind bisher nur sehr wenige exakte entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen angestellt, und die vorhandenen sind sämtlich ungenau und unrichtig, da eine genaue Verfolgung der Entwicklung dieser Gebilde bei der bisher üblichen Untersuchungsmethode mit den größten Schwierigkeiten verknüpft sein mußte. Desto größer ist aber die Zahl der Spekulationen über die Auffassung der Schuppen.

Payer gibt in seiner „Organogénie de la fleur" an, daß nach Anlage mehrerer männlicher Blüten zwischen den Gruppen derselben Höcker entstehen, die sich schnell vergrößern und bei manchen Arten sich zerteilen. Adr. de Jussieu und Rob. Brown hatten diese Gebilde als Deckblätter gedeutet. Diese Ansicht glaubt Payer aber zurückweisen zu müssen, weil sie erst nach den männlichen Blüten entstehen, während sie als Stützblätter derselben vor ihnen auftreten müßten. Er ist der Ansicht, daß die Schuppen diskoidale Anhänge des Bodens des Cyathiums sind, eine Hypothese, bei deren Annahme man auf eine befriedigende Erklärung verzichtet. Baillon schließt sich auch hier in allen Beobachtungen und Deutungen seinem Lehrmeister an. Seine Abbildung der Form der Schuppen bei *Euphorbia jacquiniiflora* habe ich im speziellen Teil als unrichtig nachgewiesen (pag. 39); auch die Entwicklung der Schuppen, wie sie auf seiner Tafel I in Figur 12 und 14 erläutert wird, dürfte nicht den Tatsachen entsprechen, wenigstens habe ich bei keiner der untersuchten Arten eine direkte, freie Erhebung derselben aus dem Boden des Cyathiums gefunden, denn in allen Fällen, in denen die männlichen Blüten nicht an ihrer Bildung Anteil nahmen, stehen sie stets von Anfang an in innigem Zusammenhang mit dem Involukrum.

Die Röper'sche Ansicht, daß die Schuppen Deckblätter der männlichen Blüten seien, ist meines Erachtens ausgeschlossen,

---

[1]) Blütendiagramme II, p. 387.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sobald man die männlichen Blüten jeder Gruppe mit Ausnahme der ersten als Beisprosse auffaßt, denn dann dürfen alle männlichen Blüten jeder Gruppe zusammen nur ein Deckblatt haben, und dieses wäre das zugehörige Involukralblatt. Wenn man daher den Nachweis liefern kann, daß die Schuppen oder wenigstens Teile derselben wirklich Stützblätter von männlichen Blüten sind, so wird man die Theorie der Beisprosse verwerfen und eine Verzweigung von der primären männlichen Blüte aus annehmen müssen. Sehen wir nun zu, was sich aus unsern Untersuchungen für die Auffassung der Schuppen ergibt. Da die Entstehung derselben verschieden ist, werden wir hier von Fall zu Fall vorgehen müssen. Aus Figur 4, 5 und 6 sehen wir bei *Euphorbia splendens*. Boj., daß die Schuppen aus dem Gewebe der ersten und zweiten männlichen Blütenanlage entstehen, und zwar ganz in Form reduzierter Stützblätter. Daß es in Wirklichkeit solche und zwar die der zweiten und dritten männlichen Blüten sind, erscheint mir nach ihrer ganzen Entstehung nicht zweifelhaft. Die Tatsache, daß sie später mit dem Involukrum zusammen aufwärts wachsen, spricht nicht dagegen, beobachten wir doch auch bei anderen Pflanzen ein Verwachsen von Hochblättern verschiedenen Grades, und auch die Erscheinung, daß das Deckblatt der zweiten männlichen Blüte zeitlich nach dieser, das der dritten dagegen vor seinem zugehörigen Sproß angelegt wird, findet ihre Erklärung, sobald wir andere Arten auf die Entwicklung der Schuppen hin untersuchen. Bei *Euphorbia corollata* (Fig. 15) sehen wir z. B., daß sich nach Anlage der primären männlichen Blüte schon die Schuppen abzweigen, bevor noch eine zweite und dritte männliche Blüte angelegt ist, sodaß hier also beide Deckblätter vor ihren Achselsprossen gebildet werden. Diese Blättchen sind bei *Euphorbia corollata* L. verhältnismäßig klein, und das, was wir hier später als Schuppen bezeichnen, entsteht zum größten Teil vom Involukrum aus als Verdickung der Verwachsungsstellen seiner einzelnen Blätter, also als richtige Kommissuralbildung. Wiederum anders ist die Entwicklung bei *Euphorbia palustris* L., bei welcher die Schuppen erst nach Anlage dreier männlicher Blüten sichtbar werden (Fig. 20). Interessant ist hier ihre Lage zu diesen. Sie entstehen bei dieser Art zu einer Zeit, wo die zweite und dritte männliche Blüte bereits nach außen von der Hauptachse fortgedrängt sind, wie wir es im vorigen Abschnitt näher erklärt haben. Die Schuppen bilden sich dann an der Grenze der ersten und zweiten bezw. ersten und dritten männlichen Blüte, indem sie mit ihrer Basis dieselben umfassen, und da nun die dritte Blüte von der Hauptachse weiter entfernt ist wie die zweite, so stehen auch die zugehörigen Deckblätter nicht in gleicher Höhe, sondern ragen selbst später noch, wenn sie bereits mit dem Involukrum verwachsen sind, verschieden weit ins Innere vor. Diese Tatsache hat bereits Hieronymus festgestellt und nur mittelst einer verwegenen Hypothese erklären können. An diesen Beispielen sehen wir also, daß die Schuppen bei den verschiedenen Arten in ungleicher Weise angelegt werden, indem sie sich entweder vor oder nach den zugehörigen männlichen Blüten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

entwickeln. Da aber auch die Involukralblätter vor und nach den primären Blüten entstehen, kann es uns nicht Wunder nehmen, wenn auch die Deckblätter noch höheren Grades keine bestimmte Regel einhalten, zumal dieselben doch sehr stark reduziert sind. Alle entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen sprechen also dafür, daß — bei den erwähnten Arten wenigstens — die Schuppen wirklich die Deckblätter der männlichen Blüten sind, und daß daher die Theorie der Beisprosse nicht zu billigen ist. Damit ist auch die Ansicht Schumanns widerlegt, der das Cyathium als Blüte auffassen zu können glaubt, da er in den Gruppen von männlichen Blüten Sproßscharen sieht, „mit denen sich der sich dehnende Blütenboden belädt, sobald freie Räume entstehen".

Betrachten wir nun die Erklärungen, die andere Forscher jenen Gebilden gegeben haben. Nach Budde stehen die Schuppen in keinem Zusammenhang mit den männlichen Blüten und sind daher auch nicht deren Stützblätter, sondern die umgewandelten Pedizelle von männlichen Blüten selbst. Weitere Beweise für diese merkwürdige Ansicht werden nicht angeführt. Warming hat eine konstante Stellung zu den männlichen Blüten nicht feststellen können, er hat bald eine einzige, bald viele — und zwar mehr, als Deckblätter zu erwarten wären — gefunden und kann dieselben aus diesem Grunde ebenfalls nicht als solche auffassen. Er mißt denselben keine weitere morphologische Bedeutung bei, betrachtet sie als „Trichome, welche die Stellung von wirklichen Blättern einnehmen und einigermaßen als deren Aequivalente aufzufassen sind", und vernachläßigt sie in seinen weiteren Betrachtungen bei der Deutung des Cyathiums. Diese Darlegung stützt sich indessen anscheinend nur auf den Augenschein an fertigen Cyathien. Später in „Forgreningsforhold hos Fanerogamerne" bildet er ganz jugendliche Stadien der Schuppen von *Euphorbia Cyparissias* ab, aus welchen man ebenso wie aus den oben erwähnten Abbildungen Baillons den Schluß ziehen muß, daß dieselben zunächst als Höcker auf dem Boden des Cyathiums auftreten und direkt diesem entspringen. Ich halte auch diese Figuren für unrichtig, wenn ich auch nicht *Euphorbia Cyparissias* daraufhin untersucht habe. Schmitz erklärt die Schuppen, wie Wydler es schon früher getan hatte, für Tragblätter in den „Staubgefäßwickeln" und wird zu dieser Deutung durch die von ihm beobachteten Mißbildungen veranlaßt, ein Hinweis darauf, daß dieselben wenigstens nicht gegen diese auch von mir angenommene Erklärung sprechen.

Zu einer ganz eigenartigen Auffassung, die auch auf falscher Beobachtung beruht, kommt Hieronymus. Er hat die Entstehung der Schuppen bei zwanzig Arten genauer untersucht und gefunden, daß sich zwischen jeder Gruppe von männlichen Blüten stets zwei getrennte Höcker anlegen, welche verschieden hoch an der Achse stehen, und zwar entsteht der höher gelegene, also nach unserer Auffassung das Deckblatt der zweiten männlichen Blüte, etwas früher als der andere. Die Verzweigung der Schuppen soll in basipetaler Reihenfolge, wie es bei den männlichen Blüten der Fall ist, erfolgen, und so finden die von Hieronymus angenommenen „ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zweigten Staubblätter" in den „zwischen dieselben eingeschobenen verzweigten Schuppen" ihre Analoga. Da diese selbst keine konstante Stellung zu den Antherenträgern haben und diese niemals am Grunde umgreifen sollen, so können sie nach ihm auch nicht Deckblätter der männlichen Blüten sein, sondern werden als Anhangsgebilde des verzweigten Staubblattes von stipularer Natur gedeutet, analog den Nebenblättern, wie sie bei der Untergattung *Anisophyllum* vorhanden sind. Ich glaube die Angaben von Hieronymus durch meine Untersuchungen widerlegt zu haben, und damit fällt die ganze von Hieronymus aufgestellte Theorie fort.

Nur auf eine Angabe dieses Forschers möchte ich noch näher eingehen, und zwar auf die Mitteilung, daß sich bei einigen Arten, so z. B. bei *Euphorbia helioscopia,* nur eine einzige Schuppe zwischen den Gruppen von männlichen Blüten befindet. Ich habe oben bereits darauf hingewiesen, daß die Schuppen ihrer Entstehung nach keine gleichartigen Gebilde sind, sondern bei den verschiedenen Arten verschieden gedeutet werden müssen. Für *Euphorbia splendens, corollata* und *palustris* ist dies bereits geschehen, und eine gleiche Erklärung würde sich für *Euphorbia meloformis, dulcis, jacquiniiflora* und *pulcherrima* ergeben, höchstens mit dem Unterschiede, daß sich bei den beiden letztgenannten Arten auch noch die Deckblätter der vierten und fünften männlichen Blüten anlegen, während diese sonst infolge der starken Verkürzung der Achsen geschwunden sind. Bei *Euphorbia helioscopia, Peplus* und *hypericifolia* dagegen gliedern sich keine Blättchen von den männlichen Blüten ab, vielmehr entstehen die Schuppen hier als Kommissuralbildungen des Involukrums und können daher nur in der Einzahl zwischen je zwei Gruppen von männlichen Blüten vorhanden sein. Den Übergang zwischen beiden Extremen vermittelt *Euphorbia corollata,* bei der ja die Schuppen halb von Deckblättern der Blüten, halb von Verdickungen des Involukrums gebildet werden. Das vollständige Fehlen von Stützblättern an den Doppelwickeln spricht meiner Ansicht nach nicht gegen die vertretene Auffassung, da man alle Übergänge von starker Ausbildung bis zum vollständigen Schwinden beobachten kann. Diese Reduktion scheint sogar gesetzmäßig vor sich zu gehen, da die Schuppen im allgemeinen desto stärker entwickelt sind, je ausgedehnter die Spirale der Involukralblätter ist. Man könnte vielleicht vermuten, daß bei starker Verkürzung der Hauptachse des Cyathiums auch die seitlichen Achsen stärker verkürzt, und daher die Stützblätter an denselben zurückgebildet sind, wie es ja auch sonst die Regel ist, doch soll diese Bemerkung nur eine Mutmaßung sein, denn man müßte eine bedeutend größere Zahl von Arten untersuchen, um die Richtigkeit jener Vermutung erweisen zu können.

Auf eine weitere Tatsache, welche auf die Deckblattnatur der Schuppen hindeutet, ist von Eichler hingewiesen worden. Bei der Gattung *Calycopeplus* nämlich sind die Schuppen in einzelne Blättchen aufgelöst, welche die männlichen Blüten in ihren Achseln tragen, und das gleiche Verhalten habe ich bei *Euphorbia canariensis* gefunden und abgebildet. In Figur 24 sehen wir im

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Querschnitt eine Gruppe von männlichen Blüten, welche durch blattartige Bildungen von einander getrennt sind. Diese Deckblätter sind hier unregelmäßig gestaltet, zum Teil seitlich verschoben und miteinander verwachsen; auch scheint das Involukrum Anteil an dem Aufbau der Schuppen zu nehmen, denn das langgestreckte Gebilde, welches sich an der Seite der ganzen Gruppe befindet, die eigentliche Schuppe, entsteht wahrscheinlich allein von Involukrum aus, und mit dieser Kommissuralbildung sind dann die Tragblätter der männlichen Blüten verwachsen. Ich glaube nicht, daß man es nach diesen Tatsachen bezweifeln kann, daß die männlichen Blüten bei manchen Arten von *Euphorbia* wirklich von Deckblättern gestüzt werden, diese Tatsache aber scheint mir der beste Beweis für die im vorigen Abschnitt aufgestellte Ansicht zu sein, daß nämlich die männlichen Blüten jeder Gruppe in einem nach Art einer Doppelwickel verzweigten Sproßverband stehen.

4. Die weibliche Blüte.

An der weiblichen Blüte hat von jeher die mehr oder weniger stark ausgeprägte wulstförmige Anschwellung am Grunde des dreifächerigen Fruchtknotens das größte Interesse erregt. Dieselbe fehlt einigen Arten von *Euphorbia* vollständig, erreicht bei anderen die Höhe der Mitte des Fruchtknotens und hüllt bei *Anthostema* denselben vollständig ein. Nach Payer und Baillon haben wir es bei *Euphorbia* mit einer diskusartigen Anschwellung der Achse zu tun, wie sie auch sonst bei anderen Pflanzen verbreitet ist, dagegen glauben beide Forscher, das Gebilde bei *Anthostema* als ein wirkliches Perigon deuten zu müssen.

Da bei beiden Gattungen die Stellung die gleiche ist — die drei Zipfel des Gebildes liegen vor den Karpellen und alternieren nicht mit ihnen — und auch Übergänge zwischen der ausgeprägten Entwicklung bei *Anthostema* bis zum vollständigen Schwinden bei einigen Arten von *Euphorbia* vorhanden sind, so glaube ich, daß bei beiden Gattungen die Bildung in derselben Weise gedeutet werden muß, trotzdem sie bei *Anthostema* zeitlich vor, bei *Euphorbia* erst nach der Anlage der Karpelle entsteht. Nun spricht aber die ganze Form des Gebildes bei *Anthostema* entschieden gegen die Auffassung als Diskus und auch von Baillon wird hier die Perigonnatur anerkannt, sodaß man meines Erachtens genötigt ist, auch bei *Euphorbia* die Anschwellung als Perigon oder als Überrest eines zurückgebildeten Perigons zu deuten.

Diese Auffassung vertreten denn auch Röper, Warming, Joh. Müller und Schmitz, während Hieronymus wegen der abweichenden Entwicklung der Baillon'schen Theorie folgt und das Perigon als Diskusbildung deutet. Ich glaube, daß dieser Streit für die Auffassung des Cyathiums als Blüte oder als Blütenstand heute nicht mehr inbetracht kommt; mag man hier der einen oder der anderen Ansicht zuneigen, stets wird man durch den Bau der übrigen Teile des Cyathiums doch gezwungen, die Blütennatur zu verneinen und das Cyathium als Inflorescenz anzusehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Von der übrigen Entwicklung der weiblichen Blüte ist nichts bemerkenswert; ich möchte zum Schluß nur noch auf die abweichende Bildung bei *Euphorbia palustris* L. hinweisen, bei der in jedem Nucellus mehrere Macrosporen angelegt werden. Das Weitere findet sich auf Seite 35 im speziellen Teil.

5. Cyathium und Doppelcyathium.

Wir sind in den vorigen Abschnitten zu der Ansicht gekommen, daß wir in dem Cyathium der Gattung *Euphorbia* einen Blütenstand zu sehen haben. Fünf zu einem Involukrum verwachsene Hochblätter tragen in ihren Achseln Sprosse, welche sich nach Art einer Doppelwickel verzweigen. Die Deckblätter der Seitensprosse sind sehr rudimentär und mit dem Involukrum verwachsen, oder sie sind überhaupt nicht vorhanden. Jeder Seitensproß trägt an seinem Ende eine aus einem einzigen Staubblatt bestehende männliche Blüte, welche nach ihrer Reife durch eine Gelenkbildung abgeschnürt wird und abfällt. Die Hauptachse des Cyathiums schließt mit einer weiblichen Blüte ab, die langgestielt ist und zuweilen am Grunde noch ein rudimentäres Perigon besitzt.

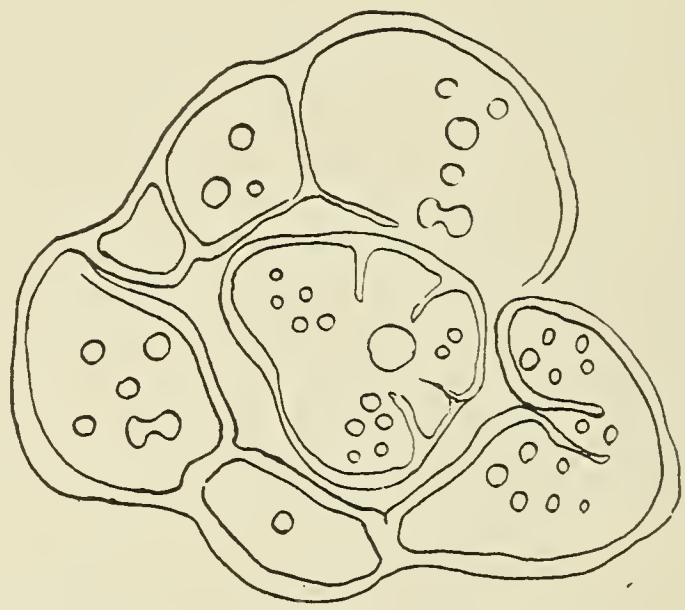
Fragen wir uns nun, wie sich zu dieser Deutung das Doppelcyathium verhält, jener Blütenstand, der bei *Diplocyathium capitulatum* regelmäßig am Ende der Achse erster Ordnung ausgebildet wird. Daß es sich bei diesem Gebilde um eine einfache Blüte handelt, ist von vornherein ausgeschlossen, da dasselbe aus einer fortlaufenden Spirale von Blättchen besteht, die sich zu mehreren Hüllen zusammenschließen und sämtlich in ihren Achseln männliche Blüten tragen.

Wegen des Vorhandenseins typischer Cyathien an den Seitenzweigen dieser Gattung muß sicher eine nahe Verwandtschaft mit *Euphorbia* angenommen werden, und auf keinen Fall darf man, wie Baillon es mit *Anthostema* getan hat, der neuen Gattung eine von *Euphorbia* entfernte Stellung im System zuweisen. Ein Einwand gegen den aufzustellenden Vergleich könnte dahin gemacht werden, es handele sich bei dem Blütenstand um eine Durchwachsung zweier Cyathien, wie sie bereits früher von verschiedenen Forschern als abnormale Bildung beschrieben worden ist. Röper war der erste, der eine solche Bildung bei *Euphorbia palustris* L. entdeckte. Leider findet sich in seiner „Enumeratio Euphorbiarum“ nur die kurze Angabe, daß bei einem Cyathium, dessen Stellung im Gesamtblütenstand nicht näher angegeben wird, anstatt der weiblichen Blüte ein zweites Cyathium gefunden wurde. Ich selbst habe bei derselben Art häufiger gleiche Bildungen am Ende der Achse erster Ordnung beobachtet, und da dieses Cyathium nicht selten anormal ausgebildet zu sein scheint, ist es wahrscheinlich, daß auch die von Röper gefundene Bildung dieselbe Stelle einnahm. Bei der von mir untersuchten Durchwachsung bestand das äußere Involukrum aus sechs Blättern (Fig. VI), von denen das eine aber stark vergrößert war und drei Gruppen von männlichen Blüten in seiner Achsel trug, während vier andere eine verschieden große Anzahl

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(sechs bis eine) Blüten ausgebildet hatten und das am höchsten stehende vollständig steril war. Alle männlichen Blüten hatten eine unregelmäßige Stellung und waren zum Teil miteinander verwachsen. Die Mitte des Involukrums, das an einigen Stellen tief zerschlitzt war, nahm ein zweites Cyathium ein, welches auf einem langen Stiel weit aus jenem ersten herausragte. Es bestand aus fünf Involukralblättern, und zwar trug von diesen das erste und zweite je fünf Blüten in seiner Achsel, das dritte dagegen nur zwei, und die beiden letzten waren vollständig steril und nur schwach ausgebildet. Die weibliche Blüte dieses Cyathiums hatte in einem Fache zwei Samenanlagen ausgebildet, war sonst aber regelmäßig gestaltet.

Diese Mißbildung erinnert an die von Weber beschriebenen und abgebildeten durchwachsenen Cyathien von *Euphorbia Gerardiana* und *pusilla*, und ich bin auch der Ansicht, daß alle diese Bildungen dieselbe Deutung erfahren müssen. Weber hatte bei der an



Figur VI.
Diagramm eines bei *Euphorbia palustris* gefundenen durchwachsenen Cyathiums.

Euphorbia Gerardiana beobachteten Durchwachsung gefunden, daß das äußere Involukrum („das primäre Perianth") „aus zwei getrennten Stücken bestand, von denen das eine zwei, das andere drei verschmolzenen Blättern entsprach; dann folgten elf Antheren (sogenannte männliche Blüten), deren eine doppelt war, und zwölf häutige Blättchen, sogenannte Brakteen." Das innere Cyathium bestand aus vier Blättern mit „sieben vollkommenen Staubgefäßen, vier Rudimenten und einem vollkommen normalen Pistill." Dasselbe saß auf einem langen Stiel und ragte ebenfalls wie bei dem von mir an *Euphorbia palustris* beobachteten Gebilde weit über das äußere Involukrum hinaus. Die Analogie ist also eine fast vollkommene. Von dem Anschluß der Blätter des inneren Involukrums an die des äußeren erwähnt Weber leider nichts, bei *Euphorbia palustris* konnte ich denselben auch nicht feststellen, da die unteren Blätter überhaupt nicht in einer Spirale, sondern scheinbar regellos an der Achse standen und von einem Anschluß der oberen daher nicht die Rede sein konnte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vergleicht man diese durchwachsenen Cyathien mit dem Blütenstand von *Diplocyathium* so kann man leicht eine gewisse Ähnlichkeit zwischen beiden feststellen, dennoch aber glaube ich nicht, daß sie mit einander in Zusammenhang gebracht werden können, sondern halte beide für ganz verschiedene Bildungen. In den Durchwachsungen haben wir wirklich zwei getrennte Cyathien zu sehen, welche gewissermaßen ineinander geschachtelt sind, indem sich statt der weiblichen Blüte des einen ein zweites Cyathium entwickelte. Darauf deutet entschieden die Länge des Stieles des zweiten Cyathiums hin, derselbe ist so stark ausgebildet, daß durch ihn beide Involukren außer Zusammenhang gebracht werden. Bei *Diplocyathium* haben wir dagegen einen einheitlichen Blütenstand vor uns, bei welchem die Kontinuität der Spirale der Involukralblätter vollständig gewahrt ist und auch eine Streckung der Achse zwischen beiden Hüllen nur in ganz geringem Grade erfolgt, sodaß das obere Involukrum fast vollständig vom äußeren verdeckt wird — eine Tatsache, welche es mit erklärt, daß der abweichende Bau dieser Inflorescenz bisher nicht bekannt geworden ist. Das betreffende Stück der Achse weist bei beiden Bildungen auch ganz verschiedenen anatomischen Bau auf. Bei *Euphorbia Gerardiana* und *palustris* ist dasselbe dünn und besitzt ganz denselben Charakter, wie auch sonst im normalen Fall der Stiel der weiblichen Blüte, bei *Diplocyathium* dagegen ist es in seinem Bau, wie aus Figur 28 und 29 hervorgeht, von dem Stengel nicht verschieden, denn das Mark setzt sich mit seinen großen Interzellularen noch in dasselbe hinein fort.

Aus diesen Gründen dürften wir bei *Diplocyathium* einen Blütenstand vor uns haben, der in charakteristischer Weise vom Cyathium abweicht, sich aber doch sehr wohl mit diesem vergleichen läßt, besonders, da die Entwicklung der einzelnen Teile genau mit der bei einigen Arten von *Euphorbia* gefundenen übereinstimmt. Man kann sich den Blütenstand leicht aus dem Cyathium entstanden denken, wenn man annimmt, daß die Spirale der Involukralblätter sich noch weiter fortsetzt, sodaß mehrere Hüllen übereinander gebildet werden, ehe die weibliche Blüte entsteht. Dies ist in der Tat der einzige Unterschied zwischen beiden Blütenständen. Aus der Tatsache aber, daß eine solche Bildung wirklich bei einer mit *Euphorbia* sehr nahe verwandten Pflanze besteht, geht meines Erachtens mit zwingender Notwendigkeit die Auffassung des Cyathiums als Inflorescenz hervor. Ich wüßte wenigstens nicht, wie man die Ansicht, daß das Cyathium eine Zwitterblüte sei, die ja in neuerer Zeit wieder aufzutauchen droht, mit jenem Blütenstand von *Diplocyathium* in Einklang bringen könnte. Gleichzeitig ist aber auch in diesem ein Übergang von dem bisher ziemlich isoliert dastehenden Cyathium der Gattung *Euphorbia* zu den Blütenständen anderer *Euphorbiaceen* nachgewiesen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ergebnis.

1. Das Cyathium der Gattung *Euphorbia* L. ist als Blütenstand aufzufassen.

2. Die Entwicklung der Cyathien bei den einzelnen Arten der Gattung *Euphorbia* L. ist nicht die gleiche.

3. Bei der Mehrzahl der Arten der Gattung *Euphorbia* entstehen vom Cyathium zunächst die primären männlichen Blüten und zwar in einer Spirale von $^2/_5$ Divergenz, welche vom ersten Höcker nach der Achse niederer Ordnung hin gerichtet ist.

4. Die Ausdehnung dieser Spirale ist verschieden; sie kann so gering sein, daß alle Sprosse fast in gleicher Höhe stehen.

5. Nach den primären männlichen Blüten entstehen die Hüllblätter (Ausnahme: *Euphorbia meloformis* Ait.) ungefähr in entsprechender Reihenfolge; genau wird dieselbe jedoch nicht eingehalten, da die ganze Seite, an welcher der erste Sproß steht, bevorzugt sein kann.

6. Die Sprosse, welche die primären männlichen Blüten bilden, verzweigen sich zunächst dichasisch; die Seitenzweige dieser Dichasien aber bilden Wickeln (vielleicht auch Schraubeln), sodaß der ganze, in der Achsel eines Involukralblattes stehende Sproß eine Doppelwickel (Doppelschraubel) ist.

7. Die Schuppen entstehen meist am Grunde der zweiten und dritten männlichen Blüte jeder Gruppe, sie sind als deren Deckblätter aufzufassen. Sie sind verschieden stark ausgebildet und zwar im allgemeinen desto stärker, je länger die Spirale der Involukralblätter ist (cf. 4). Sie können auch vollständig fehlen.

8. Die Verwachsungsstellen der Involukralbätter können nach innen verdickt und mit den Schuppen verwachsen sein.

9. Die Nektarien am Involukrum sind als Emergenzen aufzufassen.

10. In den Samenanlagen von *Euphorbia palustris* L. werden stets mehrere Macrosporen angelegt, von denen sich jedoch nur eine vollständig ausbildet.

11. Die bisher als *Euphorbia capitulata* Rchb. beschriebene Art ist von *Euphorbia* abzutrennen und als eine besondere Gattung *Diplocyathium* anzusehen.

12. Der Blütenstand von *Diplocyathium capitulatum* ist abweichend gebaut. Er besteht aus fünfzehn bis achtzehn zu mehreren Hüllen sich vereinigenden Involukralblättern, die in einer fortlaufenden Spirale von verschiedener Divergenz stehen und in ihren Achseln in Doppelwickeln stehende männliche Blüten tragen, welche analog den Euphorbiablüten gebaut sind. Die weibliche Blüte ist auch hier endständig.

13. An den Achselsprossen der oberen Laubblätter dieser Pflanze werden typische Cyathien angelegt. Dieselben kommen aber niemals zur vollen Ausbildung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen: *S* Schuppe, *I* Involukralblatt, *N* Nektarium, *A* Achsenseite, *St* Stützblattseite. Die Seite der Achse niederer Ordnung gibt, wenn solche vorhanden, ein kleiner Kreis mit einem Kreuz innerhalb der Kontur der Abstammungsachse an. Die Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der Involukralblätter und ihrer Achselsprosse. 1, 1', 1'' usw., 2, 2' 2'' usw. geben die Reihenfolge der männlichen Blüten innerhalb jeder Gruppe an. *M* Makrospore, *Inv* Involukrum, *F* Fruchtblatt, *Sa* Samenanlage, ♀ weibliche Blüte, ♂ männliche Blüte. Die hellgelassenen Organe sind am Grunde abgeschnitten gedacht.

Euphorbia splendens Boj.

Fig. 1—6 Entwickelung des Cyathiums.

Taf. II, Fig. 1. Anlage der ersten primären männlichen Blüte, die zweite ist im Entstehen begriffen. Vergr. 100.
„ Fig. 2. Alle fünf primären Blüten sind angelegt. Vergr. 100.
„ Fig. 3. Am Grunde der ersten, dritten und vierten männlichen Blüte sind die Involukralblätter sichtbar; an der Außenseite an der zweiten und fünften noch nicht. Vergr. 100.
„ Fig. 4. Alle Involukralblätter sind angelegt. Ihre Achselsprosse sind in die Breite gewachsen und beginnen sich zu verzweigen. Vergr. 100.
„ Fig. 5. Die Anlage der primären männlichen Blüte jeder Gruppe hat eine 2. Blüte abgegliedert. Am Grunde der ersten und zweiten Blüte ist eine Schuppe entstanden. Vergr. 100.
„ Fig. 6. Auf der einen Seite sind die hellgelassenen Teile abgeschnitten gedacht. Es sind bereits drei, in der fünften Gruppe vier männliche Blüten entstanden. Die Schuppen sind mit dem Involukrum verwachsen Rechts sieht man die Anlagen der Nektarien und eines Karpells. Vergr. 100.

Euphorbia meloformis Ait.

Fig. 7—11 Entwicklung des Cyathiums.

Taf. II, Fig 7. Anlage des ersten Involukralblattes. Vergr. 100.
„ Fig. 8. Dasselbe hat in seiner Achsel einen Sproß gebildet, nachdem es sich vergrößert hat. Vergr. 100.
Taf. III, Fig. 9. Drei Involukralblätter sind mit ihren zugehörigen Sprossen angelegt. Vergr. 100.
„ Fig. 10. Alle fünf Involukralblätter und deren Achselsprosse sind vorhanden, letztere haben sich bereits verbreitert. Vergr. 100.
„ Fig. 11. Durch Teilung des Achselsprosses ist eine zweite männliche Blüte in jeder Gruppe entstanden. Die Deckblätter *(S)* der zweiten und dritten männlichen Blüten sind bereits angelegt. Die hell gelassenen primären männlichen Blüten sind abgeschnitten gedacht. Die drei Striche in der Mitte der weiblichen Blüte geben die Richtungen nach den Mitten der drei Karpelle an. Vergr. 100.

Euphoria globosa Sims.

Fig. 12—14 Entwicklung des Cyathiums.

Taf. III, Fig 12. Anlage eines Cyathiums. Am Primordium sind fünf primäre Höcker gleichzeitig und fast in gleicher Höhe entstanden. Vergr. 100.
„ Fig. 13. Am Grunde derselben hat sich das Involukrum angelegt.
„ Fig. 14. Die fünf primären männlichen Blüten haben je eine zweite Blüte abgegliedert. Die Deckblätter *(S)* der zweiten und dritten männlichen Blüten sind sehr rudimentär. Die erste und zweite männliche und die weibliche Blüte sind abgeschnitten gedacht. Vergr. 100.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Euphorbia corollata L.

Taf. III, Fig. 15. Junge Anlage eines Cyathiums. Die fünf primären Blüten haben seitlich die stark reduzierten Deckblätter der zweiten und dritten Blüten jeder Gruppe angelegt. Das Involukrum ist an den Verwachsungsstellen seiner Blätter stark verdickt. Vergr. 100.

Taf. V, Fig. 16. Querschnitt durch die Mitte des fertigen Cyathiums. Die Schuppen sind hier zum größten Teil vom Involukrum aus (cf. Fig. 15.) gebildet und nur etwa von der Spaltung ab von den Deckblättern der männlichen Blüten. Mikrophotographie. Vergr. 17.

Euphorbia palustris L

Fig. 17—20 Entwicklung des Cyathiums.

Taf. III, Fig. 17. Am Primordium sind drei primäre männliche Blüten angelegt. Vergr. 100.

„ Fig. 18. Alle fünf primären männlichen Blüten sind vorhanden. Vergr. 100.

„ Fig. 19. Am Grunde der ersten, zweiten, dritten und vierten ist das Involukralblatt sichtbar, am fünften noch nicht. Vergr. 100.

Taf. IV, Fig. 20. In jeder Gruppe sind drei männliche Blüten angelegt. Die Deckblätter *(S)* der zweiten und dritten befinden sich am Grunde der ersten und zweiten bezw. ersten und dritten männlichen Blüte. Die Striche in der weiblichen Blüte geben die Richtungen nach der Mitte der Karpelle an. Vergr. 100.

Taf. V, Fig. 21. Längsschnitt durch einen Antherenträger. Der Beginn der Gliederung wird sichtbar. Mikrophotographie Vergr. 72.

„ Fig. 22. Dasselbe. Die Gliederung ist vollständig ausgebildet. Mikrophotographie. Vergr. 72.

„ Fig. 23. Längschnitt durch eine junge Samenanlage, in der zwei Makrosporen angelegt sind. Mikrophotographie. Vergr. 135.

Euphorbia canariensis L.

Taf. V, Fig. 24. Querschnitt durch den unteren Teil einer Gruppe von männlichen Blüten. Dieselben sind von Tragblättern gestützt. An der Seite befindet sich eine, wahrscheinlich vom Involukrum aus gebildete Schuppe. Mikrophotographie. Vergr. 55.

Diplocyathium capitulatum (Rchb.) mihi.

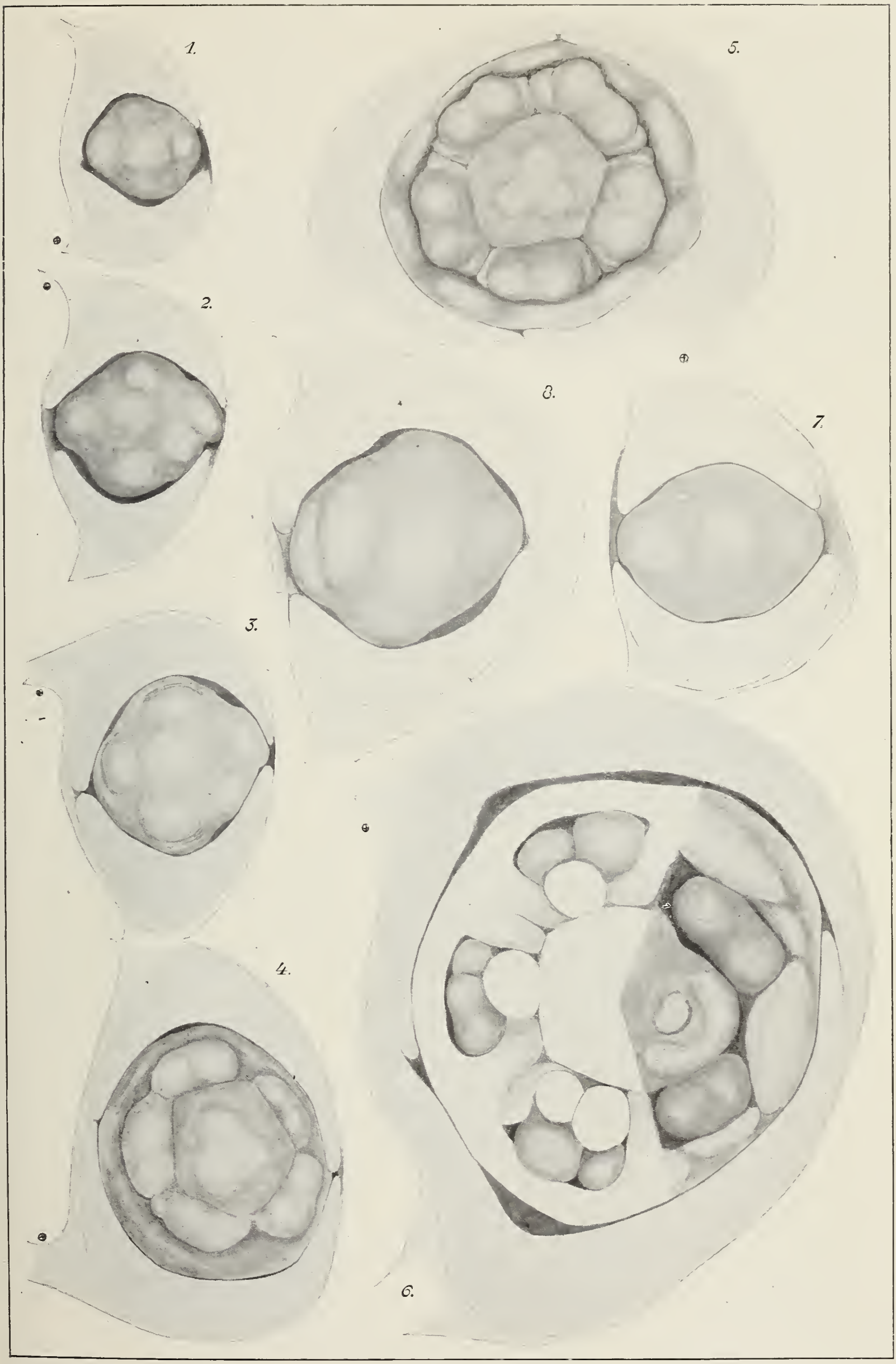
Taf. IV, Fig. 25. Junge Anlage des Blütenstandes. Acht Laubblätter (I. II usw.) stehen in $^2/_5$ Divergenz. Dann folgen in $^3/_8$ Divergenz acht größere, zum äußeren Involukrum gehörende, zum Teil verzweigte Sprosse, von denen die unteren bereits mit Hüllblättern versehen sind. Die fünf nächsten Sprosse, die zum zweiten Involukrum gehören, werden gerade angelegt. Sie stehen wieder in $^2/_5$ Stellung. Vergr. 80.

„ Fig. 26. Älteres Stadium in der Entwicklung des Blütenstandes. Acht in $^2/_5$ Divergenz stehende Laubblätter umschließen den jungen Blütenstand. Das äußere Involukrum ist abgeschnitten gedacht. Von den Achselsprossen seiner einzelnen Blätter sind je drei männliche Blüten vorhanden, am Grunde der zweiten Blüte jeder Gruppe befindet sich zuweilen eine Schuppe.

Die fünf *(I 9—I 13)* inneren Involukralblätter sind ebenfalls schon gebildet, sie sind nicht verwachsen und tragen in ihren Achseln je ein bis drei männliche Blüten. Oberhalb dieser sind noch zwei *(I 14—I 15)* kleine Blättchen mit je einem kleinen Sproß angelegt. Die drei Karpelle schließen die Spirale ab. Vergr. 80.

Taf. V, Fig. 27. Blütenstand von oben gesehen. Man kann das innere Involukrum innerhalb des äußeren erkennen. Phot. etwas verkleinert.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

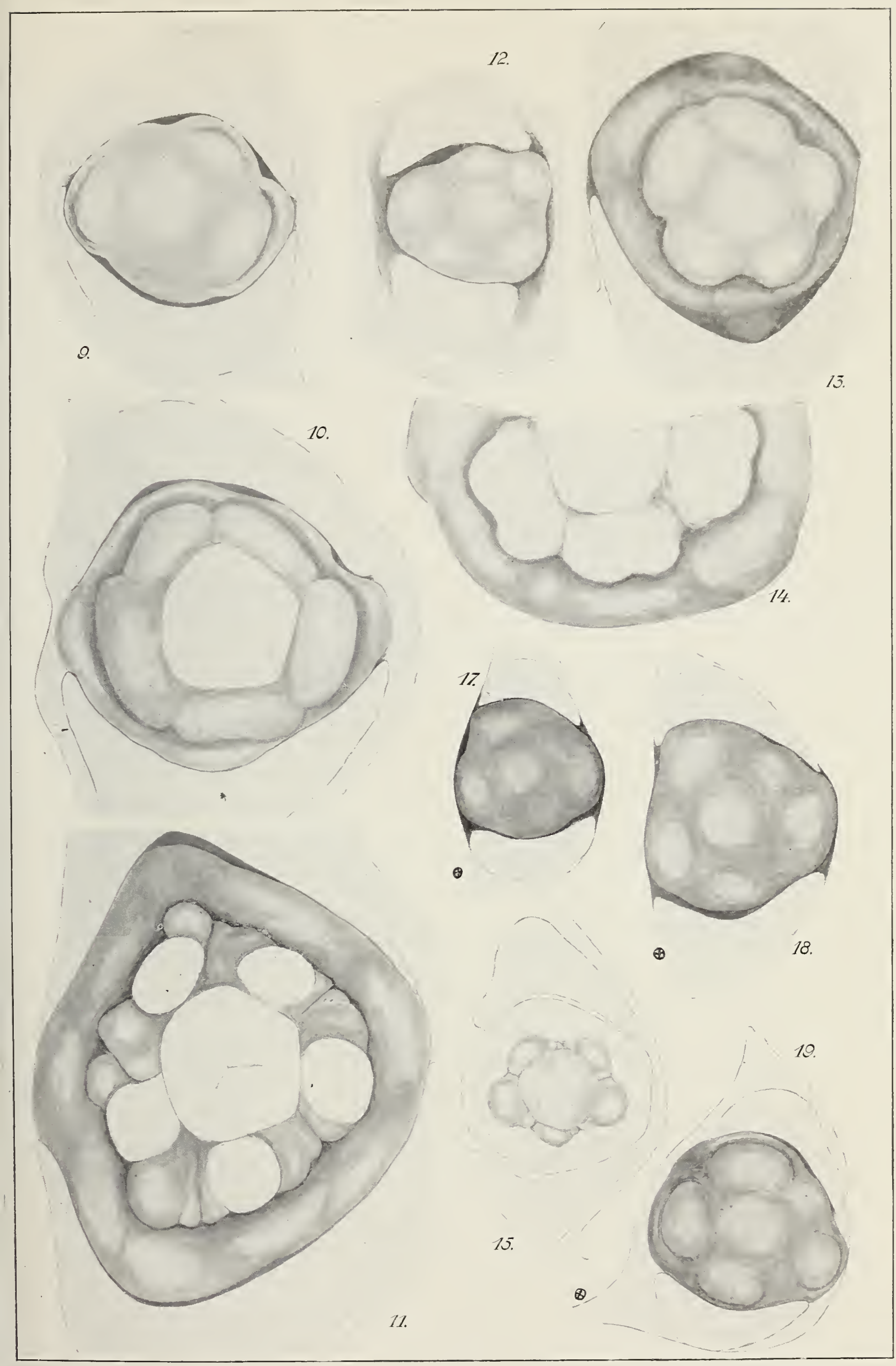


H. Schmidt.

Verlag und Druck von C. Heinrich, Dresden-N.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

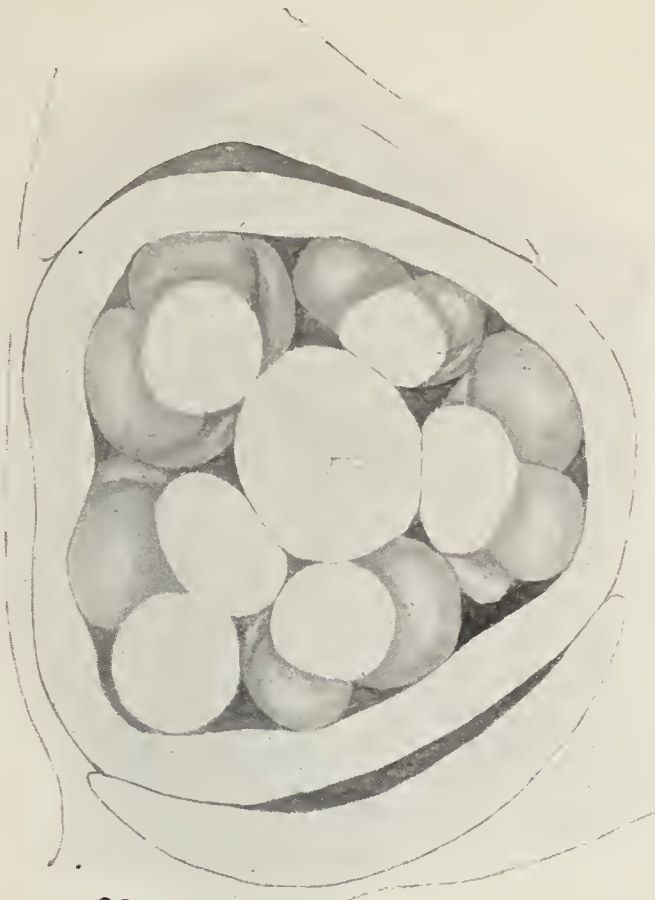


H. Schmidt.

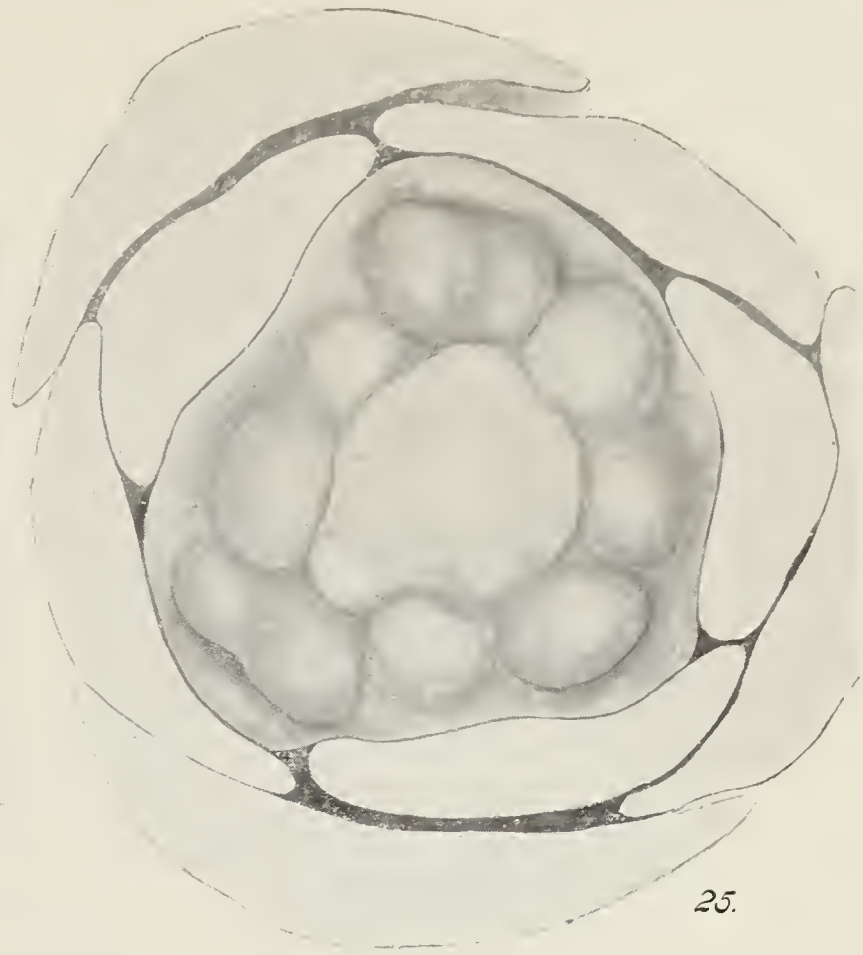
Verlag und Druck von C. Heinrich, Dresden-N.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

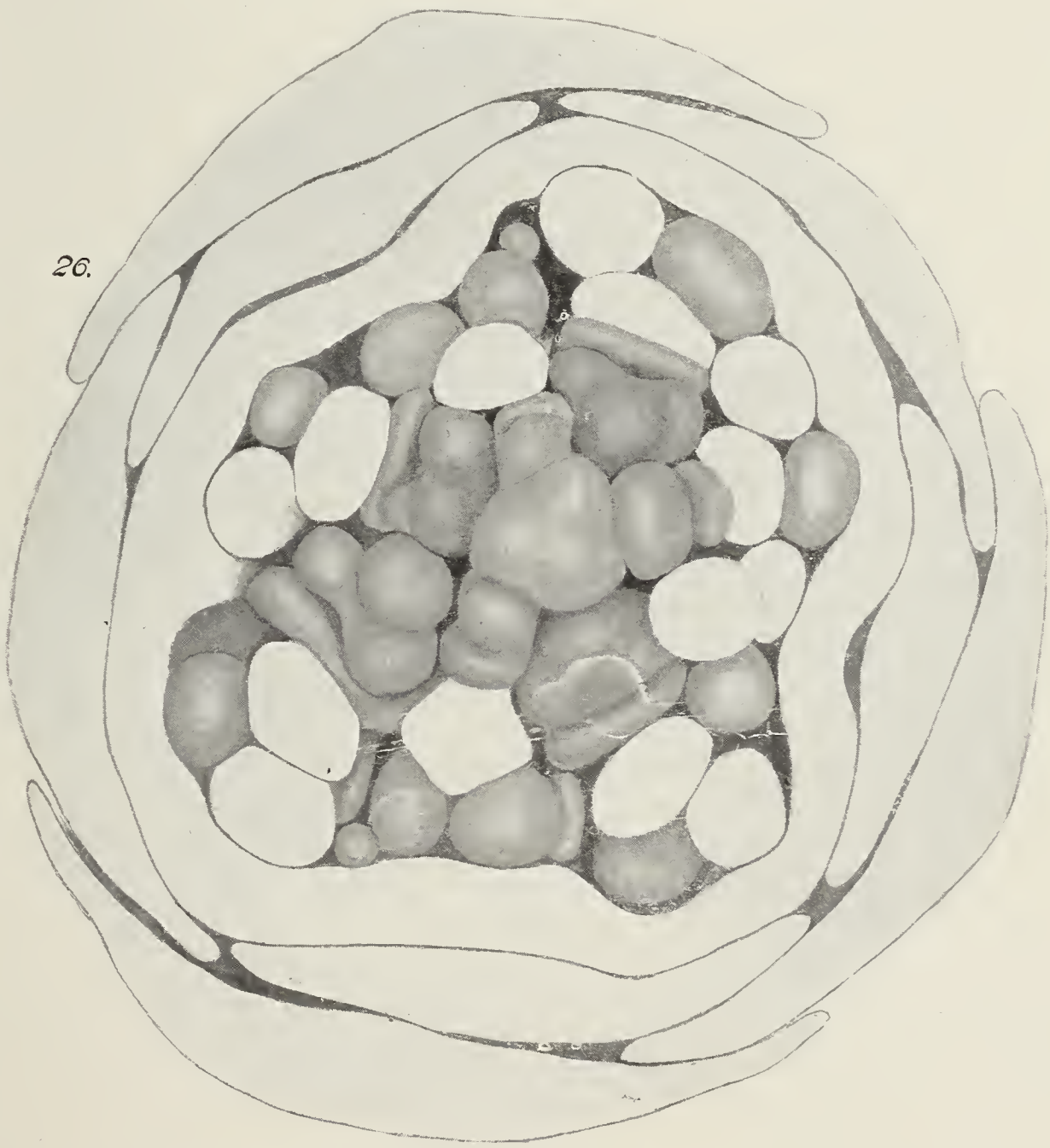
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



20.



25.



26.

H. Schmidt.

Verlag und Druck von C. Heinrich, Dresden-N.

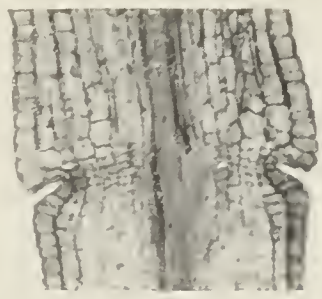
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY

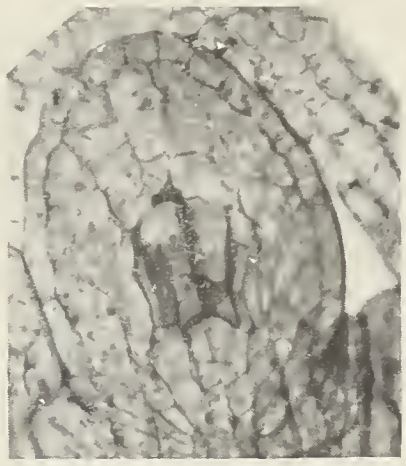
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

16.

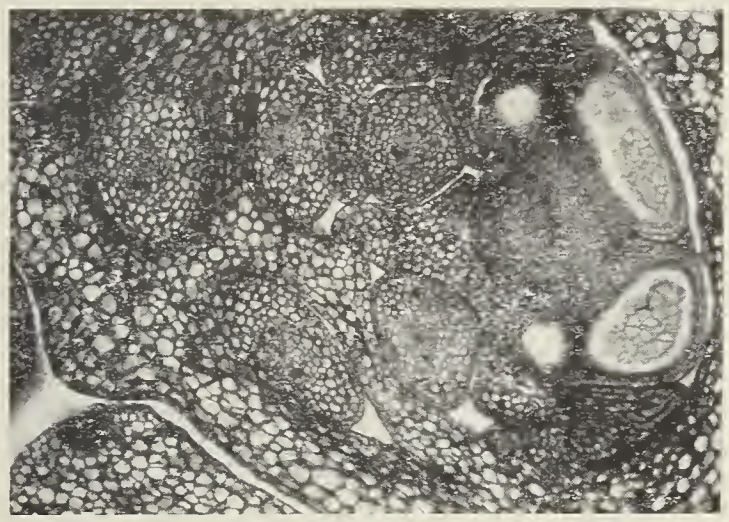
21.



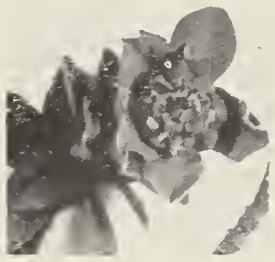
22.



23.



24.



27.

29.

28.

H. Schmidt. *Verlag und Druck von C. Heinrich, Dresden-N.*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

BRITISH MUSEUM
NATURAL

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Taf. V, Fig. 28. Längsschnitt durch den Blütenstand. Man sieht beide Hüllen mit den männlichen Blüten in ihren Achseln. Die äußeren tragen Nektarien, während die inneren an der durch den Schnitt getroffenen Stelle keine ausgebildet haben. Mikrophot. Vergr. 17.

„ Fig. 29. Dasselbe. Es sind ausnahmsweise drei Involukren vorhanden, deren Blätter sämtlich männliche Blüten stützen. Das äußere und mittlere ist mit Nektarien versehen. Die Achse zwischen den Hüllen zeigt denselben Bau wie der Stengel. Mikrophotographie. Verg. 17.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: BH_22_1

Autor(en)/Author(s): Schmidt Heinrich

Artikel/Article: Über die Entwicklung der Blüten und Blütenstände von Euphorbia L. und Diplocyathium n. g. 21-69