

Über den Grundtypus und die systematische Bedeutung der Cruciferen-Nektarien I.

Historisch-kritische Studie¹⁾

von

Prof. Jos. Heinr. Schweidler, Lundenburg.

Mit Tafel XIII.

Einleitung.

In einer kurzen Mitteilung (9) und einer längeren Abhandlung (10) habe ich versucht, einer Anregung des Herrn Professor E. Heinricher folgend, die Gestaltungs- und Lokalisationsverhältnisse der Eiweiß- oder Myrosinzellen der Cruciferen für die Systematik dieser Familie zu verwerten, in der Hoffnung, auf diesem anatomischen Wege vielleicht zu einem besseren und natürlicheren Cruciferensystem zu gelangen, als es die bisherigen fast rein morphologischen Systeme eingestandenermaßen sind (vgl. Schweidler; 9, S. 274). Ich stehe noch am Anfange meiner Untersuchungen, und das in der erwähnten vorläufigen Mitteilung S. 283 aufgestellte systematische Schema ist noch durchaus als vorläufig aufzufassen, schon deshalb, weil es zum Teil nicht auf eigenen Untersuchungen, sondern auf Zusammenstellung und Verwertung von Literaturangaben²⁾ beruht und sowohl durch eingehendere Untersuchung der dort angeführten und zusammengestellten Gattungen, als auch durch Erweiterung der Untersuchung auf eine möglichst große Anzahl von Gattungen und Arten, womit ich gegenwärtig beschäftigt bin, noch manche Verbesserung und Änderung wird erfahren müssen.

Da mußte mich denn die fast gleichzeitig mit meiner vorläufigen Mitteilung (9) erschienene Arbeit Bayers (1) insofern sehr interessieren, als hier ebenfalls der Versuch gemacht wird, auf Grund

¹⁾ Über dasselbe Thema erschien eine vorläufige Mitteilung. Vgl. das Literaturverzeichnis auf S. 389 unter No. 11.

²⁾ In der vorläufigen Mitteilung (9) ist infolge eines Versehens eine dasselbe besagende Fußnote auf Seite 282 ausgeblieben.

eines älteren Werkes von Velenovsky (12) ein neues, jedoch morphologisches Merkmal in die Cruciferensystematik einzuführen, nämlich die Nektarien oder Honigdrüsen.

Bei der Lektüre der Bayerschen Arbeit kam es mir zunächst nur darauf an, zu prüfen, wie weit seine Resultate mit den in meiner vorläufigen Mitteilung niedergelegten vorläufigen Ergebnissen meiner Idioblasten-Untersuchungen übereinstimmen. An eine vollständige Übereinstimmung war nun allerdings von vornherein nicht zu denken. Immerhin aber ergibt der Vergleich, wie im Schlußkapitel kurz skizziert wird, daß sich gewisse Gattungsgruppen sowohl anatomisch hinsichtlich der Myrosinzellen als auch morphologisch in Bezug auf die Honigdrüsen gleichmäßig verhalten, also Gruppen darstellen, deren Zusammengehörigkeit dadurch von neuem erwiesen erscheint.

Bei dem Studium der Arbeit Bayers fielen mir nun zahlreiche Widersprüche auf, zu welchen sich der Verfasser älteren Autoren gegenüber in Bezug auf reine Beobachtungstatsachen der Drüsengestalt und Drüsenbildung bei einzelnen Pflanzen genötigt sah. Schon Bayer selbst suchte in einigen besonders bemerkenswerten Fällen nach einer Erklärung für seine abweichenden Beobachtungen, ohne sie jedoch anders als durch wahrscheinliche Beobachtungsfehler der älteren Untersucher deuten zu können (z. B. 1; S. 157). Nun sind aber die Fälle, wo Bayer den früheren Beobachtern widerspricht, im Verhältnis zu der relativ kleinen Zahl von untersuchten Cruciferen gar nicht so gering an Zahl und die einander widersprechenden Angaben oft so erheblich differierend, daß mir eine Erklärung durch Beobachtungsfehler sofort unwahrscheinlich vorkam.

Schon bei der Lektüre der Bayerschen Arbeit ergab sich ein ganz bestimmter Verdacht, in welcher Richtung die Lösung der Widersprüche zu suchen sei. Dem glücklichen Umstande, daß nahezu gleichzeitig mit Bayer und unabhängig von diesem auch Villani (13) eine Studie über die Honigdrüsen der Cruciferen veröffentlichte, war nun die Möglichkeit zu verdanken, daß die Angaben Bayers selbst wieder einer Kontrolle unterzogen werden konnten. Hierbei zeigte es sich nun, daß sich die gleichzeitigen Angaben Villanis sehr oft mit den von Bayer bekämpften decken. Ich erhielt dabei öfter den Eindruck, als ob Villani, aus einer anderen Schule kommend, auch andere Augen hätte, anders sehen würde als Bayer, und es wurde mir klar, daß es sich hierbei vielfach nur um subjektiv verschiedene Auffassung und Darstellung der gleichen Beobachtungstatsachen handeln müsse. Gleichzeitig aber wuchs mit dieser Arbeit die Zahl der einander widersprechenden Angaben so bedeutend, daß ich vollständig sicher war, auf dem richtigen Wege zu sein, wenn ich nicht genügend genaue Beobachtung erst in zweiter Linie in Betracht kommen ließ.

Nachdem ich noch der Abhandlung Hildebrands über die Nektarien der Cruciferen (5) und der durch diese hervorgerufenen kurzen Notiz H. Müllers (6) einige belangreiche Tatsachen entnommen und dann durch Zusammen- und Gegenüberstellung der einander widersprechenden Angaben (vergl. S. 356 ff.) mich über-

zeugt hatte, daß die Widersprüche sich in einer ganz bestimmten Richtung bewegen, gelangte ich zu der im folgenden zu entwickelnden Theorie, daß sich diese Widersprüche und noch manche andere Tatsachen sehr einfach dadurch erklären, daß — im Gegensatz zu früheren Anschauungen — die Honigdrüsen der Cruciferen auf einen einheitlichen Grundtypus (den lateral-vierdrüsigen oder Alyssum-Typus) zurückzuführen sind, aus dem alle anderen Drüsentypen sich leicht ableiten lassen.

Velenovskys grundlegendes Tafelwerk: *O medových žlazkách rostlin křížatých* (Über die Honigdrüsen der Kreuzblütler) konnte ich infolge einer irrtümlichen Angabe des Erscheinungsortes durch Bayer¹⁾ erst sozusagen post festum auftreiben, d. h. nachdem meine Schlußfolgerungen aus dem in den obengenannten Werken niedergelegten Tatsachenmaterial in der Hauptsache bereits feststanden. Die Lektüre dieses Werkes, die mir einige Mühe verursachte, da die Arbeit in tschechischer Sprache abgefaßt ist, war jedoch insofern von der größten Bedeutung, als mir auf Grund des reichen verarbeiteten Tatsachenmaterials und der zahlreichen Abbildungen eine bedeutend bessere und genauere Begründung der hier vorzutragenden Ansicht ermöglicht wurde, als auf Grund der übrigen Arbeiten allein möglich gewesen wäre. Ich fand hier meine Schlußfolgerung (allerdings indirekt) vollständig bestätigt, ja einen integrierenden Bestandteil meiner Anschauung (vgl. S. 350) als allgemeines Prinzip bereits antizipiert.

Mit der vorliegenden Abhandlung verfolge ich daher folgende Absichten:

In der Meinung, daß Velenovskys grundlegendes Tafelwerk zu wenig bekannt und gewürdigt ist und in der Arbeit Bayers keine historisch und sachlich befriedigende Fortsetzung und Weiterbildung erfahren hat, vielmehr einige fruchtbare und für die systematische Verwertung der Nektarien meiner Ansicht nach sehr bedeutsame und entwicklungsfähige Ergebnisse und Anschauungen Velenovskys von Bayer in falschem Lichte dargestellt worden sind, soll hier versucht werden, einerseits die schon wegen ihrer Sprache nur wenigen zugängliche Abhandlung Velenovskys einem weiteren Leserkreise in kurzem Auszuge zu vermitteln und einigen darin vertretenen Anschauungen größere Beachtung zu verschaffen, andererseits, um einen Schritt über Velenovsky hinausgehend, unter der Führung historisch-kritischer Überlegungen das vorliegende Tatsachenmaterial in einer Theorie des Grundtypus der Cruciferen-nektarien zu einem gewissen Abschluß zu bringen.

Die vorliegende Studie zerfällt dementsprechend in drei Abschnitte. — Der erste enthält eine kurze historisch-kritische Betrachtung über die bezüglich der Cruciferen-Nektarien in Diskussion stehenden Probleme und vermittelt insbesondere die Arbeit Velenovskys. Der zweite zieht aus dem in den bereits genannten wichtigsten Nektarienarbeiten niedergelegten Tatsachenmaterial neue, von den bisherigen Anschauungen teilweise abweichende Folgerungen,

¹⁾ Die Richtigstellung verdanke ich Herrn Prof. Velenovsky selbst, an den ich mich brieflich um Aufklärung wendete. Vgl. das Literaturverzeichnis.

während im dritten Abschnitt ganz kurz und vorläufig unverbindlich die systematische Bedeutung der Honigdrüsen unter dem Gesichtspunkt der gewonnenen Anschauungen diskutiert und mit den Ergebnissen meiner Myrosinzellen-Untersuchungen in einigen Punkten verglichen wird.

Historische Vollständigkeit¹⁾ strebt die vorliegende Studie in ihrem historischen Abschnitte in keiner Weise an. Sie berücksichtigt nur die wichtigsten Arbeiten, die sich eben speziell und ausschließlich mit den Honigdrüsen der Cruciferen befassen. Alle die verschiedenen, insbesondere älteren Florenwerke, welche zahlreiche Einzelbeobachtungen über die Cruciferennektarien enthalten, wurden aus der historischen Betrachtung als nicht hierhergehörig ausgeschlossen. Das historische Kapitel dient vielmehr einerseits dazu, die verschiedenen Ansichten, die im weiteren zur Diskussion kommen, kurz darzulegen und ihre Entstehungsgeschichte näher zu beleuchten, andererseits die später zu entwickelnde Ansicht über den einheitlichen Grundtypus der Cruciferennektarien an die bisherige historische Entwicklung anzuschließen, zu zeigen, daß diese Ansicht gewissermaßen den notwendigen Abschluß der historischen Entwicklung bildet.

Ein historischer Exkurs hat aber selbstverständlich nur dann Wert und Bedeutung, wenn er historisch-kritisch ist. Es liegt also in der Natur der vorliegenden Studie, daß sie zum Teil eine Kritik verdienstvoller Arbeiten enthalten muß, eine Kritik, die ich stets im Rahmen einer rein sachlichen Analyse gehalten zu haben glaube.

Im Übrigen stellt diese Studie im wesentlichen eine Lese Frucht dar und möge auch als solche betrachtet und beurteilt werden. Sie bringt also keine neuen Beobachtungstatsachen, sondern gelangt auf Grund des in den genannten Arbeiten niedergelegten Tatsachenmaterials, indem sie dasselbe anders gruppiert und wertet und unter anderen Gesichtspunkten betrachtet, zu ihren Schlüssen und Folgerungen, die von den Ansichten der besprochenen Autoren selbst in einigen nicht unwesentlichen Punkten abweichen und in der Aufstellung einer neuen Theorie der ursprünglichen Drüsenkonfiguration gipfeln.

Dem Charakter der Arbeit entsprechend sind die zum leichteren Verständnis den Ausführungen beigegebenen Figuren der Tafel XIII nicht Originale, sondern durchwegs von mir angefertigte Kopien nach Velenovsky resp. in einem einzigen Falle nach Bayer. Es wäre vielleicht wünschenswert gewesen, eine noch größere Anzahl von Abbildungen zur Illustration des hier Vorgetragenen beizubringen, allein es widerstrebte mir, die Arbeit Velenovskys mehr als unbedingt notwendig war, zu „plündern“. Ich werde in der Folge Gelegenheit haben, mit Originalfiguren auf dasselbe Thema zurückzukommen. Inzwischen kann ich zur genaueren Prüfung meiner nachstehenden Ausführungen nur mit allem Nachdruck auf die Arbeit Velenovskys mit ihrem überaus reichen Abbildungsmaterial hinweisen.

¹⁾ Die Arbeit A. Güntharts: Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie in ihrer Anwendung auf Bau und Entstehung des Blütenapparates der Cruciferen. Jena 1910. — ist mir erst nach Absendung des Manuskriptes zugekommen.

I. Abschnitt.

Historisch-kritisches.

1. Hildebrand.

Hildebrand ordnet die von ihm untersuchten Cruciferen nach der Zahl der bei ihnen anzutreffenden Honigdrüsen in zwei aufsteigende „Entwicklungsreihen“, als deren gemeinsamen Ausgangspunkt er *Arabis Thaliana* betrachtet, bei welcher er keine Saftdrüsen finden konnte. — Die erste Reihe beginnt dann mit zwei lateralen Drüsen und steigt zu Pflanzen mit 4 und 6 Drüsen auf; die zweite Reihe beginnt mit vier medianen Honigdrüsen und steigt über Pflanzen mit 6 Drüsen zu *Lobularia maritima* mit 8 Drüsen auf. Im einzelnen entwickelt Hildebrand seine beiden Reihen folgendermaßen:

I. Einen der einfachsten Fälle der Saftdrüsenentwicklung bildet *Dentaria digitata* mit 2 Drüsen, „außen am Grunde der Basis der kurzen Filamente je eine“ (5; S. 32). — Bei *Aubrietia Pinardii* besitzt jede der beiden gleich lokalisierten Drüsen zwei nach außen gerichtete Zipfel. — Dasselbe ist der Fall bei *Cheiranthus Cheiri*, wo außerdem das kurze Filament von den Drüsenrändern vollständig umflossen wird. Dieser Drüsenwulst teilt sich dann bei *Lunaria rediviva* in 3 noch zusammenhängende Zipfel, von denen die unteren denjenigen von *Aubrietia* und *Cheiranthus* entsprechen. Bei *Lunaria biennis* werden diese drei Zipfel durch Verschwinden der drüsigen Verbindungsstreifen zu 3 selbständigen Drüsen. „Stellen wir uns nun vor, daß die beiden äußeren Drüsen allmählich verschwinden, so haben wir den von *Brassica balearica* dargestellten Fall, wo an der inneren Basis des kurzen Filaments eine einfache Saftdrüse sich findet“ (S. 33). Hieran schließt sich *Iberis pinnata* mit beginnender Zweiteilung (!) dieser letzteren einfachen Drüsen als Übergangsstufe zu jenen Fällen, wo zwei getrennte Drüsen rechts und links vom kurzen Filament vorhanden sind (*Draba verna*, *Lepidium sativum* u. a.); zusammen also 4 Drüsen, die demnach durch Spaltung aus den 2 einfachen lateralen Drüsen (von *Brassica* z. B.) hervorgegangen sein sollen.

„Als Übergangsstufe zu dem Vorkommen von Saftdrüsen an der äußeren Basis der langen Filamentpaare zeigt sich dann *Draba aizoides*. Hier läuft ein drüsiger außen an zwei (!) Stellen stärker verdickter Wulst um die Basis der kurzen Filamente herum, und von diesem Wulst geht eine drüsige Leiste an der äußeren Basis der langen Filamentpaare herum“ (S. 33). — Bei den nunmehr folgenden Fällen „von ausgeprägten 4 im Kranz gestellten Drüsen“ bemerkt Hildebrand „mancherlei Verschiedenheiten, je nachdem die zu den kurzen Filamenten gehörigen Drüsen an der

Anmerkung: Die Hinweise durch Ausrufungszeichen (!) werden erst später ihre Erklärung finden. Vgl. S. 357.

Außenseite derselben stehen, z. B. bei *Arabis albida* und *Dentaria bulbifera*, oder an der Innenseite, wie bei *Eruca sativa*, oder wulst-artig die Basis umgeben“ (*Cardamine pratensis*, *Bunias aspera*) [S. 33].

„Kommen wir zu den Übergängen zu der Ausbildung von 6 getrennten Saftdrüsen, so sehen wir zuerst bei *Brassica Napus* und *Rapistrum rugosum* eine Andeutung zu einer Zweiteilung (!) der an der inneren Basis der kurzen Filamente liegenden Saftdrüsen, welche Zweiteilung noch weiter bei *Cakile maritimum* auftritt und durch die weiteren Übergangsstufen von *Turritis glabra* und *Cardamine Impatiens* zu dem Verhältnis von *Isatis tinctoria* hinüberleitet, wo 6 ganz gleiche Saftdrüsen ausgebildet sind, die so stehen, daß sie die Zwischenräume zwischen den 6 Filamenten ausfüllen.“ (S. 34.)

II. „Während nun in den vorhergehenden Fällen an der Basis der langen Filamentpaare keine oder nur je eine Saftdrüse stand, und die Vermehrung dieser auf 6 durch Teilung der an der Basis der kurzen Filamente stehenden hervorgebracht wurde, so haben wir noch die wenigen Fälle zu erwähnen, wo an der Basis der langen Filamentpaare sich je 2 Saftdrüsen entwickelt haben. Bei *Peltaria alliacea* sind dieselben noch durch einen Streifen verbunden (laterale fehlen), bei *Lepidium ruderale* hingegen vollständig getrennt und überhaupt allein vorhanden; bei *Dentaria pinnata* gesellen sich zu ihnen . . . an der Basis der kurzen Filamente je eine stark ausscheidende zur Teilung neigende (!) Saftdrüse, so daß wir hier dann im ganzen sechs haben. Die höchste Anzahl erreichen dieselben aber bei *Lobularia maritima*, wo an der Innenseite jedes kurzen Filamentes und an der Außenseite jedes langen Filamentpaares 2 Saftdrüsen stehen“ (S. 34) — also zusammen 8 Drüsen.

Aus dem Obigen geht hervor, daß *Peltaria alliacea* von Hildebrand als Übergang von zwei zu vier medianen Honigdrüsen aufgefaßt wurde, was darauf hindeutet, daß er die II. Reihe jedenfalls mit einer zweidrüsigen statt mit einer vierdrüsigen Crucifere begonnen hätte, wenn er eine solche mit nur zwei medianen Drüsen gefunden hätte. Weiterhin ist es aber ohne weiteres klar, daß *Lobularia maritima* mit ihren 8 Drüsen mit derselben Berechtigung auch an den Schluß der I. statt der II. Reihe hätte gestellt werden können. Zieht man außerdem noch in Betracht, daß *Arabis Thaliana* tatsächlich nicht drüsenlos ist (H. Müller, 6; S. 162), so haben wir hier zwei gegen die achtdrüsigen Cruciferen zu konvergierende „Entwicklungsreihen“ vor uns, was für ihre Bewertung in phylogenetisch-systematischer Hinsicht nicht ohne Belang ist.

Aus den wenigen Worten bei *Draba aizoides* (s. S. 341) könnte man vielleicht schließen, daß Hildebrand bereits an eine Ableitung der medianen Honigdrüsen aus den lateralen dachte; daß dies jedoch nicht der Fall ist, zeigt der Umstand, daß in seiner II. Reihe umgekehrt eine Ableitung der lateralen aus den medianen notwendig wäre.

Was die systematische Bedeutung der obigen Reihen betrifft, so äußert sich Hildebrand nicht ausdrücklich darüber. Nur ist es auffällig, daß er ihnen die Bezeichnung „Entwicklungsreihen“ gibt und nach „Übergängen“ sucht, welche von einem Drüsentypus zum nächst höheren „hinüberleiten“ sollen. Daraus geht hervor, daß ihm eine phylogenetische Entwicklung vorgeschwebt sein muß.

Die auffallende Ähnlichkeit dieser arithmetisch fortschreitenden „Entwicklungsreihen“ mit dem Sexualsystem Linnés ist kaum zu leugnen, ja sie läßt sich insofern noch sinnfälliger demonstrieren, als 1905 Villani (12) — in augenscheinlicher Anlehnung an Hildebrand, den er auch zitiert — die Cruciferen einteilt in: *Crocifere monocentrice, dicentrice, quadricentrice* und *policentrice*, d. h. Cruciferen mit 1, 2, 4 und einer größeren Anzahl als 4 Saftdrüsen, wobei man unwillkürlich an Linnés *Monandria*, *Diandria* usw. denken muß. Der systematische Wert der Hildebrandschen „Entwicklungsreihen“ ist denn auch ungefähr derselbe wie der des Linnéschen Sexualsystems.

Den geringen systematischen Wert der Entwicklungsreihen Hildebrands hat übrigens schon H. Müller klar erkannt, indem er schreibt: „Hildebrand läßt die von ihm untersuchten Cruciferen nach der Zahl und Stellung ihrer Saftdrüsen geordnet aufeinanderfolgen und nennt die so sich ergebende Reihe eine „Entwicklungsreihe“; ich kann in derselben bloß eine dankenswerte übersichtliche Anordnung der uns in verwirrender Mannigfaltigkeit vorliegenden Cruciferen-Nektarien, keine Entwicklungsreihe, erblicken“ (6; S. 167).

Außerdem wird der systematische Wert der obigen Reihen auch noch dadurch genügend charakterisiert, daß nächstverwandte Arten einer und derselben Gattung zwei verschiedenen Entwicklungsreihen zugeteilt werden (*Dentaria digitata* und *pinnata*; s. S. 341 und 342).

Was die morphologische Natur der Honigdrüsen anlangt, so ist Hildebrand der Ansicht, daß sie weder, wie Eichler u. A. glauben, nur lokale Anschwellungen des Torus noch auch, wie H. Müller u. A. meinen, „Umwandlungsprodukte in den Blätterkreisen der Blüten ausgefallener Staubgefäße“ seien, vielmehr hält er sie, ebenso wie die Anhänge an den Blütenblättern mancher Sileneen für deren Zubehör, für Anhängsel oder Zubehör der gegenwärtig noch in den Cruciferenblüten vorhandenen Staubgefäße (5; S. 22).

2. Villani.

Ohne Kenntnis der 1883 erschienenen grundlegenden Arbeit Velenovskys (12) knüpft Villani (13) unmittelbar an Hildebrand an und schafft für dessen zahlenmäßige Drüsentypen eine besondere Terminologie. Die nach Villani sich ergebende Gruppierung der von ihm untersuchten Cruciferen ist aus der folgenden, wörtlich wiedergegebenen Tabelle zu ersehen (Vill. 13; S. 412):

Crocifere.

- | | | | |
|---------------------------|---|--|--|
| Crocifere dicentriche | sempre dicentriche | I. Un nettario posto alla base esterna di ciascun filamento breve (<i>Heliophila</i> L.). | |
| | | II. Un nettario circondante una parte esterna di ciascuna inserzione dello stame breve (<i>Aubrietia</i> Adans., <i>Schizopetalum</i> Linn.). | |
| | | III. Un nettario circondante la parte interna ed i lati di ciascuno stame breve (<i>Lunaria</i> L., <i>Hesperis</i> L., <i>Conringia</i> Heist., <i>Moricandia</i> DC.). | |
| | | IV. Un nettario posto tra ciascuno stame breve e l'ovario (<i>Chorispora</i> DC., <i>Malcolmia</i> R. Br., <i>Ricotia</i> L. e <i>Diptychocarpus</i> Trautv.). | |
| | | V. Un nettario circondante interamente la base di ciascun filamento corto (<i>Cheiranthus</i>). | |
| | di-e-quadri-centriche | I. Un nettario circondante interamente la base di ciascuno stame breve, come nel genere <i>Cheiranthus</i> L.; oppure due nettarii, per lo più laminacei, uno per lato di ogni filamento corto (<i>Matthiola</i> R. Br.). | |
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| | | | |
| Crocifere quadricentriche | I. Due nettarii posti tra ciascuno stame breve e l'ovario (<i>Iberis</i> L.). | | |
| | II. Due nettarii ai lati di ciascuno stame breve (<i>Aethionema</i> R. Br., <i>Capsella</i> Medic., <i>Thlaspi</i> L., <i>Alyssum</i> L., <i>Lepidium</i> L., <i>Coronopus</i> Gaertn., <i>Clypeola</i> L., <i>Anastatica</i> L., <i>Camelina</i> Crantz., <i>Draba</i> L., <i>Hutchinsia</i> R. Br., <i>Neslea</i> Desv., <i>Cochlearia</i> L., <i>Fibigia</i> Medic., <i>Peltaria</i> L.). | | |
| | III. Un nettario interposto tra la base dei filamenti degli stami brevi e quelli dei lunghi adiacenti (<i>Vesicaria</i> Lam., <i>Jonopsidium</i> Rchb.). | | |
| | IV. Un nettario circondante del tutto od a ferro di cavallo aperto all' infuori intorno alla base dei corti filamenti ed uno alla base esterna e tra i filamenti degli stami lunghi (<i>Erysimum</i> L., <i>Barbarea</i> Beckm., <i>Alliaria</i> Adans., <i>Cardamine</i> L., <i>Dentaria</i> L., <i>Arabis</i> L., <i>Nasturtium</i> R. Br.). | | |
| | V. Un nettario circondante l'inserzione dei corti filamenti, congiunto coll'omonimo opposto, mediante sottili bandellette nettarifere, che contornano l'inserzione esterna della coppia dei lunghi stami, presentando tra questi un ingrossamento (<i>Turritis</i> L., <i>Sisymbrium</i> L.). | | |
| | VI. Un nettario alla base dei filamenti brevi, tra questi e l'ovario, ed uno alla base esterna e tra i filamenti degli stami lunghi (<i>Sinapis</i> L., <i>Brassica</i> L., <i>Erucastrum</i> Schimp. et Sp., <i>Rapistrum</i> Medic., <i>Goldbachia</i> DC., <i>Enarthrocarpus</i> Labill., <i>Ochthodium</i> DC., <i>Eruca</i> Adans., <i>Erucaria</i> Gaertn., <i>Diplotaxis</i> DC., <i>Crambe</i> L., <i>Cakile</i> Gaertn., <i>Succowia</i> Medic., <i>Calepina</i> Adans., <i>Bunias</i> L., <i>Biscutella</i> L., <i>Raphanus</i> L., <i>Morisia</i> J. Gay.). | | |

<i>Crocifere</i> <i>policentriche</i>	I. Un nettario posto tra ciascun filamento e l'altro, oppure uno esterno alla base di ogni filamento, oppure uno esterno ed uno tra ciascun filamento e l'altro (<i>Isatis</i> L., <i>Koniga</i> Adans., <i>Selenia</i> Nutt., <i>Myagrum</i> L.).
<i>Crocifere</i> <i>monocentriche</i>	I. Un anello nettarifero circondante la base dell' ovario tra questo e l'androceo (<i>Subularia</i> L.).

Wie man sieht, sind die Haupttypen im wesentlichen dieselben wie bei Hildebrand, nur durch die tabellarische Anordnung und die klare Nomenklatur schärfer herausgearbeitet und nicht in zwei sondern in eine einzige aufsteigende Reihe geordnet. Pflanzen mit 6, 8 und 10 Honigdrüsen werden unter der Bezeichnung *Crocifere policentriche* zusammengefaßt. Neu ist die Gruppe der *Cr. monocentriche*, vertreten durch *Subularia aquatica*, mit einer einzigen, die Basis des Gynöceums innerhalb der Staubgefäße vollständig umgebenden Honigdrüse. Die Unterteilung der nach der Zahl der Drüsen gebildeten Hauptgruppen auf Grund der verschiedenen Stellung der Drüsen, bei Hildebrand nur angedeutet, ist hier übersichtlich durchgeführt. Interessant ist die Übergangsgruppe: „*Cr. dicentriche* e *quadricentriche*“ mit *Matthiola*, welche von den *Cr. dicentriche* zu den *Cr. quadricentriche* hinüberleitet.

Ist so die äußere Anordnung der Drüsenformen in der Arbeit Villanis durchaus von Hildebrandscher Art, so herrscht doch bezüglich der inneren Auffassung dieser Anordnung ein tiefgreifender Unterschied zwischen beiden Autoren, indem sich Villani von dem Fehler freihält, in der Reihe der zwei-, vier- und vieldrüsiges Cruciferen eine „Entwicklungsreihe“ von phylogenetisch-systematischer Bedeutung zu erblicken. Vielmehr würde er höchstwahrscheinlich das Wort H. Müllers über die Entwicklungsreihen Hildebrands, sie seien „eine dankenswerte übersichtliche Anordnung der uns in verwirrender Mannigfaltigkeit vorliegenden Cruciferen-Nektarien“ (6; S. 167) als seine eigene Gruppierung der Cruciferen ebenfalls charakterisierend bezeichnen. Man hat sich also zu hüten, Villanis Einteilung der Cruciferen nach der Nektarienzahl als eine systematische Gruppierung anzusehen.

Was vielmehr die Ansicht Villanis über die systematische Bedeutung der Honigdrüsen der Cruciferen betrifft, so ist vor allem maßgebend, daß er ohne Rücksicht auf seine Übersichtstabelle zwei umstehend wiedergegebene Verwandtschaftsgruppen aufstellt, die *Cheiranthae* und *Lunarieae*, die unter Beihilfe der Nektarien auf Grund anderer morphologischer Merkmale gebildet werden. Die Nektarien dienen dann neben den Narbenmerkmalen zur Diagnose der Gattungen innerhalb der beiden Gruppen, woraus sich ganz klar ergibt, daß die Einteilung in *Cr. dicentriche* und *quadricentriche* keine systematische sein soll.

Cheiranthaeae (13; S. 415).

Stimma con lobi divari- cati e grossi	sempre dicentriche	Un nettario circondante interamente la base di ciascun filamento corto <i>Cheiranthus</i> L.
		Un nettario circondante una parte esterna di ciascuna inserzione dello stame breve <i>Schizopetalum</i> Sims.
	dicentriche e quadricentriche	Un nettario circondante interamente la base di ciascuno stame breve, o due nettarii, . . . uno per lato di ogni filamento corto e papille stimmali più ridotte . . . <i>Matthiola</i> R. Br.
Stimma con lobi più stretti e con papille più corte	dicentriche con un nettario circon- dante la parte in- terna ed i lati di ciascuno stame breve	Foglie cauline non cordate nè abbraccianti <i>Hesperis</i> (Tourn.) L.
		Foglie cauline { petali gialli . . . <i>Conringia</i> Heist. cordato- { petali mai gialli . . . abbraccianti { <i>Moricandia</i> DC.
Stimma con lobi stret- tissimi assai allungati e con papille ridotte	dicentriche con un nettario posto tra	Siliqua deiscente <i>Malcolmia</i> R. Br.
	ciascuno stame breve e l'ovario	Siliqua indeiscente <i>Chorispora</i> DC.

Lunarieae (13; S. 416).

dicentriche	due nettarii, ognuno circondante a ferro di cavallo, aperto all' infuori, l'inserzione staminale breve . . . <i>Lunaria</i> (Tourn.) L.
	due nettarii, ognuno circondante una parte esterna di ciascuna inserzione dello stame breve <i>Aubrietia</i> Adans.
	due nettarii, ognuno posto tra ciascuno stame breve e l'ovario <i>Ricotia</i> L.
quadri- centriche	quattro nettarii inseriti due ai lati di ciascuno stame breve <i>Fibigia</i> Medic.

Was die *Cr. quadricentriche* im allgemeinen anbelangt, so äußert sich Villani wie folgt: „Dalla divisione da me fatta in sei gruppi delle *Crocifere quadricentriche* chiaramente appare come ognuno di essi riunisce generi tra loro affinissimi. I più ricchi sono certamente il secondo, il quarto ed il sesto gruppo, al quale dal genere *Sinapis* (Tourn.) L., do il nome di Sinapee.“ Er hält also die nach der Stellung der Nektarien gebildeten 6 Untergruppen der *Cr. quadricentriche* für natürliche Verwandtschaftsgruppen, über die system. Zusammengehörigkeit der 6 Untergruppen der *Cr.*

quadricentriche äußert er sich aber nicht. Außer den 3 Gruppen der *Cheiranthae*, *Lunarieae* und *Sinapeae*, werden von ihm weitere natürliche systematische Gruppen nicht aufgestellt. Vielmehr wird diesbezüglich ausdrücklich auf die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen hingewiesen: „Ripeto che il numero poco rilevante di *Crocifere* non mi permette in questo lavoro di trattare ampiamente del valore dei nettarii nella loro classificazione“ (13; S. 416).

Villanis Ansicht von der systematischen Bedeutung der Nektarien im allgemeinen dürfte jedoch am deutlichsten aus folgendem Zitat zu ersehen sein, obwohl dasselbe in dem Zusammenhang, in welchem es steht, nicht generell gebraucht ist: „In quanto alle siliculose, ammessa la prima divisione fatta dalla maggior parte degli autori in *latiseptae*, *angustiseptae* e *nucamentaceae*, divisione, che ha moltissimi lati pregevoli, credo che, combinando i caratteri della larghezza o ristrettezza del tramezzo, della deiscenza od indeiscenza della silicula, con quelli dei nettarii e degli stimmi, si possano meglio classificare e scoprire sicure affinità tra generi che poco differiscono tra loro“ (13; S. 417). Daraus geht hervor, daß Villani nicht daran denkt, wie man aus seiner Übersichtstabelle vielleicht vermuten würde, die Nektarien als systematisches Haupteinteilungsprinzip der Cruciferen zu verwenden, daß er vielmehr an der üblichen Einteilung nach der Fruchtform festhält. Zur Gattungsdiagnose innerhalb der großen Gruppen hält er sie jedoch für sehr geeignet. Daß kleinere Gruppen nach Villani einheitliche Drüsenausbildung besitzen können (*Sinapeae*, *Cheiranthae*, *Lunarieae*), wurde schon erwähnt.

Viel größeres Interesse als seine systematischen Bestrebungen erregte in mir Villanis Versuch, einen einheitlichen Grundtypus für die mannigfaltigen Drüsenformen der Cruciferen aufzustellen: „Dopo ciò è possibile riferire tutte le diverse posizioni dei nettarii ad una forma tipica?“ fragt er auf S. 431 seiner Arbeit; und im Zusammenhang mit seiner Ansicht, daß die Nektarien der Cruciferen Reste zweier ausgefallener dimerer Staubblattkreise, also metamorphosierte Staubgefäße sind, beantwortet er die Frage wie folgt: „Dalle mie considerazioni dunque si rileva che tutte le diverse forme di nettarii possono benissimo ritenersi derivate da una forma tipica quadricentrica, in cui essi trovansi inseriti esternamente agli stami; due, uno alla base di ciascuno stame breve, e due, uno alla base e tra ciascuna coppia di stami lunghi“ (13; S. 435). Hier wird also eine besondere Form des Typus »*quadricentriche*« als Grundtypus der Cruciferen-Nektarien hypostasiert, von welchem alle übrigen Typen abzuleiten sind.

Die medianen Drüsen bieten dieser Theorie in der Tat keine Schwierigkeit, hauptsächlich aus dem Grunde, weil sie eine nahezu konstante Lokalisation besitzen. Sie liegen nämlich außerhalb der langen Staubgefäßpaare. Wo sie in doppelter Anzahl auftreten, läßt Villani eine Spaltung der ursprünglich einfachen Drüsen eintreten. — Anders steht es bei den lateralen Nektarien. Hier

zeigen nicht nur die Zahlen-, sondern auch die Stellungsverhältnisse bei den verschiedenen Cruciferen beträchtliche Verschiedenheiten. Bevor ich daher zur Darstellung der durch Villani versuchten Ableitung dieser verschiedenen lateralen Drüsenformen aus seinem hypothetischen Grundtypus übergehe, soll zuerst in der folgenden Tabelle eine Übersicht über die Haupttypen der lateralen Drüsen gegeben werden. Die einzelnen Typen werden der Kürze halber nach charakteristischen Repräsentanten benannt, doch beziehen sich diese Termini (Heliophilatypus, Arabistypus usw.) ausschließlich auf die Ausbildung der lateralen Nektarien, ohne auf eventuell außerdem noch vorhandene mediane Drüsen Rücksicht zu nehmen. Die Berechtigung zu dieser Vernachlässigung der medianen Drüsen wird später nachgewiesen werden.

Laterale Drüsenformen.

1. Heliophilatypus: An der äußeren (unteren) Basis des kurzen Filamentes eine einfache Honigdrüse.

2. Sinapistypus: An der inneren (oberen) Basis des kurzen Filamentes ein einfacher Drüsenhöcker (Taf. XIII, Fig. 21).

3. Alyssumtypus: An jeder Seite des kurzen Filamentes (rechts und links) ein einfacher Drüsenhöcker (Taf. XIII, Fig. 11, 18).

4. Sisymbriumtypus: Ein ringsum geschlossener Drüsenwall um die Basis des kurzen Filamentes herum (Taf. XIII, Fig. 6, 26).

5. Arabistypus: Ein halbkreisförmiger, innen offener Drüsenwulst um das kurze Filament herum (Taf. XIII, Fig. 4, 15).

6. Erysimumtypus. Ein halbkreisförmiger außen offener Drüsenwulst um das kurze Filament herum (Taf. XIII, Fig. 16, 17).

Den Sinapis- und den Alyssumtypus leitet Villani folgendermaßen ab: „Nel gruppo delle *Sinapee* . . . il nettario posto tra ciascun stame breve e l'ovario deriva, come ho detto, da un nettario che da prima era situato esternamente, poscia, dopo essersi diviso, per la pressione dovuta all' incurvamento dello stame, in due parti, queste si trasportarono internamente al corto filamento, concrescendo del tutto in alcuni generi (*Sinapis*, *Brassica*, *Diplotaxis* ecc.), in parte in altri (*Crambe* ecc.).

Also durch Spaltung der Heliophiladrüse unter dem Druck des sich zurückbiegenden kurzen Filamentes und Hinaufrücken der beiden Teildrüsen auf dem schrägen Torus soll die Entstehung des Alyssumtypus durch Wiedervereinigung der Teildrüsen hinter dem Staubfaden, zwischen diesem und dem Ovarium, die Entstehung des Sinapistypus vor sich gegangen sein. In Hinsicht auf den Alyssumtypus ist Villani insofern inkonsequent, als er ihn im deskriptiven Teil seiner Abhandlung (13; S. 401, bei *Matthiola*) aus dem Sisymbriumtypus durch Spaltung des Ringes an zwei Stellen (in der Symmetrale der Blüte) hervorgehen läßt. Wie die Entstehung des letzteren zu denken wäre, darüber äußert sich Villani nicht; im deskriptiven Teil wird er nur beschrieben.

Für die Beurteilung der Hypothese Villanis ist zunächst wichtig, daß sich keine einzige Crucifere namhaft machen läßt und

auch von Villani selbst keine angegeben wird, bei welcher der hypothetische quadricentrische Grundtypus der Nektarien noch gegenwärtig vorhanden wäre. Denn *Heliophila*, welche von Villani in diesem Zusammenhang genannt wird, besitzt keine medianen Drüsen. Diese eine Tatsache ist schon geeignet, Mißtrauen gegen den Villanischen Grundtypus einzuflößen.

Dazu kommt aber noch, daß diese Hypothese auf dem Boden einer staminoidalen Auffassung der Nektarien gewachsen ist, einer Auffassung, die seit Eichlers Untersuchungen über den Blütenbau der Cruciferen und Fumariaceen (4) kaum mehr ernstlich in Frage kommen kann. Es ist auch für die Staminoidal-Hypothese keine Empfehlung, wenn sie zu ihrer Durchführung einer Hilfs-hypothese bedarf von der Unwahrscheinlichkeit der oben wieder-gegebenen über die Ableitung des Sinapis- aus dem Heliophilatypus der lateralen Drüsen. Denn in dieser Hilfshypothese wird nichts geringeres behauptet, als daß ein äußerer und ein innerer dimerer (wenngleich metamorphosierter) Staminalkreis — der äußere vertreten durch die lateralen Nektarien des Heliophilatypus, der innere durch die lateralen Staubgefäße — ihre gegenseitige Lage im Diagramm vollständig vertauschen können, so daß aus dem äußeren metamorphen Staminalkreis ein innerer (Sinapistypus) werden kann und umgekehrt. Und dies nicht durch einfache gegen-seitige Verschiebung, sondern durch Spaltung der äußeren Staminodien unter dem Druck der inneren und Wiedervereinigung der Spaltungs-produkte hinter dem ursprünglich inneren, nunmehr aber zum äußeren gewordenen Kreise. Man tut dieser Hypothese wohl kein Unrecht an, wenn man sie als absurd bezeichnet.

Überhaupt glaube ich, daß eine jede Staminaltheorie der Nektarien an den verschiedenartigen Stellungsverhältnissen der lateralen Drüsen scheitern muß. Wenn ich einige Andeutungen Villanis (13; S. 436) richtig verstehe, ist bereits von Nicotra (7) versucht worden, die Cruciferen-Nektarien auf einen Grundtypus zurückzuführen und zwar ebenfalls auf Grund einer staminoidalen Auffassung der Drüsen. Nur daß dieser, wie mir scheint, die la-teralen Drüsenformen aus dem Sinapistypus ableiten will. Daß für diesen Versuch die Schwierigkeiten dieselben bleiben, ist ohne weiteres klar. Denn um den Heliophilatypus daraus zu erklären, müßte man ebenfalls die beiden lateralen Staminalkyklen ihre Plätze vertauschen lassen, nur in umgekehrter Richtung. Die Staminaltheorie wäre wohl nur zu retten durch Annahme von zwei lateralen dimeren metamorphen Staminalkreisen, so daß im ganzen drei laterale ursprüngliche Staminalkyklen anzunehmen wären. Das gäbe zusammen mit den medianen fünf ursprüngliche Staminalkreise. Durch Metamorphose der äußeren medianen und bald der inneren (dritten), bald des äußeren (ersten) lateralen Kreises in Honigdrüsen, ferner durch Spaltung in diesen Zyklen könnten dann die ver-schiedenen Drüsengestalten und Stellungen abgeleitet werden. Aber ich glaube nicht, daß sich für eine derartige Annahme andere stichhaltige Anhaltspunkte als die Existenz von Honigdrüsen an den in Frage stehenden Punkten finden lassen würden.

Übrigens läßt sich die Staminalhypothese meiner Ansicht nach einer Probe aufs Exempel unterwerfen. Sind die Drüsen metamorphe Stamina, dann hat man zum mindesten dort, wo sie zungen- oder fadenförmig entwickelt sind, also etwa den Filamenten der ausgefallenen Stamina entsprechen (z. B. mediane Drüsen von *Arabis alpina*, laterale von *Alyssum calycinum*), Reste von Leitsträngen zu erwarten, während sie bei einfachen Torusemargenen fehlen dürften. Es fehlt mir augenblicklich das geeignete Material, um dieser Frage näher zu treten.

3. Velenovsky.

Das nunmehr zu besprechende grundlegende Tafelwerk Velenovskys (12), im Jahre 1883, also bedeutend früher als die Arbeit Villanis erschienen, stellt das wichtigste Werk der gesamten Literatur über Cruciferen-Nektarien dar. Zu bedauern ist nur, daß es infolge einer Abfassung in tschechischer Sprache, die wohl nur wenigen Botanikern geläufig sein dürfte, viel zu wenig bekannt und gewürdigt ist. Die später zu besprechende Abhandlung Bayers (1), eines Schülers Velenovskys, ist zwar auf der Grundlage des Velenovskyschen Werkes verfaßt und sollte offenbar einerseits eine Übersetzung des letzteren ins Deutsche ersetzen, andererseits eine Weiterführung der Velenovskyschen Studien versuchen, sie kann aber das Velenovskysche Original schon aus dem Grunde nicht ersetzen, weil sie einige wichtige Gedanken und Anschauungen Velenovskys, die für die systematische Bedeutung und Verwendung der Honigdrüsen von der größten Tragweite sind, bei der Aufstellung und Begründung eines Cruciferensystems auf der Grundlage der Nektarienausbildung nicht nur unbenützt läßt, sondern auch ganz entstellt zur Darstellung bringt. So konnte es kommen, daß ich die von mir auf Grund der Lektüre der Arbeiten Bayers, Hildebrands und Villanis als allgemeines Prinzip erkannte Ableitung der medianen Drüsen von den seitlichen Ausläufern der lateralen später, als es mir endlich gelungen war, der Arbeit Velenovskys habhaft zu werden und sie mit einiger Mühe zu lesen, in diesem Werke bereits vorfand. Bei Bayer findet sich nur bei der Besprechung der „*Arabideae*“ eine Andeutung davon. Daß Velenovsky sie ganz allgemein auf die medianen Drüsen überhaupt anwendet, davon ist dort nichts gesagt. Vielmehr ist man geneigt, Bayer auf Grund anderer von ihm geäußerter Ansichten geradezu für einen Anhänger eines entgegengesetzten Standpunktes zu halten.

Dazu kommt noch, daß die Abhandlung Velenovskys mit 5 großen Tafeln mit über 200 Figuren ausgestattet ist, deren Studium allein schon der Mühe wert ist, auch wenn man in den Text nicht eindringen kann, während Bayer auf 2 Tafeln nur ungefähr 60 Figuren und davon 20 schematische Diagramme seiner Abhandlung beigegeben hat.

Die große Bedeutung, die ich diesem Werke beimesse, möge es entschuldigen, wenn ich etwas eingehender auf die darin niedergelegten Ergebnisse und Anschauungen eingehe und mir wichtig erscheinende Stellen in einer deutschen Übersetzung, so gut oder so schlecht sie mir meine nur sehr bescheidene Kenntnis der tschechischen Sprache zu liefern erlaubt, einem weiteren Leserkreise vorlege. Die Sperrungen in den Zitaten rühren von mir her, wenn das Gegenteil nicht ausdrücklich angemerkt ist.

I. Über die morphologische Natur der Nektarien äußert sich Velenovsky folgendermaßen: „In keiner Weise kann man diesen Drüsen irgend einen besonderen Blattwert beilegen. Sie sind weder Metamorphosen von Staubgefäßen noch von irgendwelchen anderen Blütengliedern, noch auch Teile von solchen (z. B. von Staubgefäßen), wir müssen sie vielmehr in dieselbe Kategorie rechnen wie alle Haare, Borsten und Stacheln . . . (Emergenzen, Metablasteme)“ (12; S. 46).

Gegen Hildebrands Meinung, die Drüsen seien Teile von Staubgefäßen, richtet sich insbesondere folgende Stelle: „Am ehesten könnte es scheinen, daß sie zu den Staubgefäßen gehören, daß sie Teile von ihnen sind (s. Hildebrand l. c., S. 24), weil sie stets zusammen mit den Staubgefäßen anzutreffen sind und sich eng an diese anlegen. Aber wenn wir beachten, an welchen Orten überall die Drüsen hervorkommen, so sehen wir, daß es durchaus die Stellen zwischen den Staubgefäßen und den übrigen Blütenteilen sind, daß sie weder mit den Staubgefäßen noch mit irgendwelchen anderen Blütenteilen in Zusammenhang stehen. Daß sie sich eng neben den Staubgefäßen entwickeln, hat seinen biologischen Grund darin, damit das mit seinem Saugrüsselchen Honig suchende Insekt gerade zwischen den Staubfäden und Staubbeuteln eindringe und aus ihnen den Pollen sammle oder aus anderen Blüten bereits gesammelten umso leichter auf die Narbe übertrage . . .“ „Wenn wir manchmal eine ganze große Drüse an Stelle eines ausgebildeten Staubgefäßes finden (*Stenophragma*, *Draba muralis*), so dürfen wir hier nicht etwa denken, daß diese Drüse das Staubgefäß selbst ersetzt, daß sie eben deshalb, weil sie an dessen Stelle steht, ein umgewandeltes Staubgefäß sein soll. Sondern umgekehrt, daß die Drüse sich umso stärker entwickelte, wenn das Staubgefäß abortiert war, ist uns ein Beweis dafür, daß sie mit dem Staubgefäß nichts gemein hat, daß sie auch nicht ein Teil von ihm ist; denn wenn das Staubgefäß vollständig unentwickelt geblieben wäre, so hätten sich auch dessen Teile nicht entwickelt, und umso weniger wären sie noch mehr gewachsen“ (12; S. 46).

II. Über das Verhältnis der oberen (medianen) Drüsen zu den unteren (lateralen): „Nie fand ich, daß die unteren Drüsen fehlten“ „Dafür aber fehlen die oberen sehr häufig, ja manchmal fehlen sie bei einer Art, während sie bei den übrigen zahlreichen verwandten Arten entwickelt sind (z. B. *Cardamine digitata*, *Erysimum Kunzeanum*, *Brassica balearica*); und solcher Fälle, wo sie bei einer Gattung fehlen, während sie in

allen verwandten Gattungen gut entwickelt sind, gibt es noch mehr (z. B. *Nasturtium*, *Conringia*, *Moricandia*). Ihr Fehlen ist aber für einige Gattungsgruppen sehr charakteristisch, konstant, so bei den *Alyssineae*, *Lunarieae*, *Cheiranthae* . . .“ Von den seitlichen Drüsen ziehen sich oft seitliche Ausläufer (Wälle) bis unter die längeren Filamente hin, die am Ende meist mehr oder weniger angeschwollen sind (Fig. 12, 23, 24). Diese seitlichen Ausläufer nun sind nach Velenovsky bald stark entwickelt (Fig. 12, 24), bald nur in Form schmaler Streifen (Fig. 15); bald ganz, bald in der Mitte mit spitz zulaufenden Enden (Fig. 29) durchgetrennt, bei manchen Pflanzen auch vollständig verschwunden (z. B. bei den *Brassiceae* (Fig. 28). Bald sind sie nur kurz (Fig. 23), und dann ist es klar, daß die ganze Bildung zu den lateralen Drüsen gehört, bald von größerer Länge, in welchem Falle die angeschwollenen Enden als obere Drüsen erscheinen (Fig. 12, 15). „Der Umstand, daß die unteren Drüsen nie abortiert sind, daß aber umgekehrt die oberen sowie die seitlichen Wälle sehr unbeständig sind, muß uns darauf führen, daß in Wirklichkeit nur untere Drüsen vorhanden sind, welche gewissermaßen die ursprünglichen sind, wichtiger als die oberen und die seitlichen Wälle . . .“ „Die seitlichen Wälle sind nichts anderes als seitliche Ausläufer der unteren Drüsen; manchmal erscheinen sie nur als stärker quergezogene untere Drüsen (so bei *Draba aizoides*, *Capsella*), ein anderes Mal tritt diese Verlängerung viel stärker auf, so daß wir schon einen deutlichen Wall vor uns haben (*Neslia*, *Camelina*, *Peltaria*, *Ochthodium*), bis schließlich die beiden einander entgegenlaufenden Wälle in der Mediane miteinander verschmelzen (Fig. 13 und 27). Die oberen Drüsen sind nichts anderes als die angeschwollenen Enden der seitlichen Wälle;¹⁾ das haben wir an vielen Beispielen schon gesehen: *Arabis sagittata*, *procurrens* u. a. Das geht aber auch aus dem Umstand hervor, daß wenn die oberen Drüsen in Zweizahl und voneinander getrennt stehend vorhanden sind, sie durch keinen noch so kleinen Wall miteinander verbunden sind“¹⁾ (12; S. 43), wohl aber nicht selten mit den unteren (Fig. 15).

„Wenn die beiden angeschwollenen Enden der seitlichen (Drüsen) in eines zusammenwachsen, entsteht eine einfache obere Drüse (Fig. 13, 14); bei *Arabis sagittata* sahen wir Fälle, wo zuerst noch zwei freie Drüsen waren, im zweiten Fall schon verschmolzen in eine“ (12; S. 43).

III. Über sekundäre drüsige Keile. „Im Falle, daß diese Zähne (= die angeschwollenen Enden der von den lateralen Drüsen ausgehenden Seitenwälle) nahe beisammenstehen, geschieht es sehr häufig, daß sich zwischen ihnen noch ein Zahn ausbildet, so daß dann eng beisammen drei Zähne in einer Reihe liegen (*Erysimum*, *Arabis*). Es ist bei den Drüsen eine gewöhnliche Erscheinung, daß dort, wo zwei Wall-Enden sich

¹⁾ Sperrung von Velenovsky.

stark nähern ohne zu verwachsen, sie zwischen sich keine Spalte lassen, sondern sich zwischen ihnen ein kleiner Keil entwickelt, welcher dann zwischen sie wie eingeschoben ist (*Hesperis matronalis*, *Draba aizoides* [Fig. 30], *Erysimum crepidifolium* u. a.); und stets deutet uns dieser Keil an, daß hier keine Verwachsung von Wällen sein soll, weil wir sie bei verwandten Arten tatsächlich offen, nicht zusammengewachsen finden. Und von derselben Bedeutung sind eben auch die mittleren Zähne zwischen den beiden seitlichen“ (12; S. 43). — „Wir können in einem solchem Falle die Drüsen (die unteren von *Hesperis matronalis*) als offen auffassen“ (12; S. 6).

IV. Über die Haupttypen der Cruciferen-Nektarien (12; S. 44): „Was die Drüsenform anbelangt, kann man drei Haupttypen aufstellen, auf welche man alle ihre verschiedenen Formen zurückführen kann.“

„Der erste Typus ist: Die untere Drüse als fünfseitiger ringsherum ganzer, überall gleichstarker Wall (Fig. 26); nach seitwärts verlängert sie sich in mächtige, mit der Drüse selbst in bezug auf Dicke fast übereinstimmende Wälle, welche dann mit der oberen, als ebenso dicker Querwall entwickelten Drüse verschmelzen (Fig. 27). Diesem Typus kommt die Gattung *Sisymbrium* am nächsten.“

„Dadurch nun, daß der vollständige drüsige Ring der unteren Drüse vorn oder hinten offen wird, daß er sich vorn oder hinten verschmälert, dagegen auf der entgegengesetzten Seite stark anschwillt, daß die seitlichen Wälle mehr oder weniger verschwinden, daß die oberen Drüsen verschiedene Gestalt annehmen, entstehen dann die verschiedenen Drüsenformen, welche für die einzelnen Gruppen charakteristisch sind.“

„So gehören zu diesem Typus die Drüsen in der Gruppe der *Sisymbrieae*, die ihm, wie gesagt, am nächsten kommen. — Bei den *Arabideae* verändert er sich dahin, daß die unteren Drüsen vorn am mächtigsten und ganz sind, während sie hinten offen sind (Fig. 4, 15); die seitlichen Wälle sind hier schon schwächer entwickelt und die oberen Drüsen besitzen verschiedene Gestalt (Fig. 4, 15) — Bei den *Erysimeae* sind die unteren Drüsen umgekehrt hinten am mächtigsten und ganz, während sie vorn offen und schwach sind (Fig. 16, 17); die oberen sind hier von verschiedenem Aussehen, meist zwei- oder dreizählig, die seitlichen Wälle entweder verkümmert oder ziemlich stark entwickelt. — Bei den *Cheiranthaeae* endlich wird dieser Typus am abweichendsten; hier schwinden sowohl die seitlichen Wälle als auch die oberen Drüsen und die unteren sind sowohl vorn als auch hinten offen und in radialer Richtung (in der Blüte) stark gestreckt“ (Fig. 10). „Im Allgemeinen kommt dieser Typus also bei den *Siliquosae* vor.“

„Der zweite Typus ist: die unteren Drüsen stehen hinter dem Staubgefäß, sie sind einfach, ganz, prismatisch kantig; die oberen sind entweder gebrochen (?; lomené) oder andersgestaltet, aber stets einfach; kein seitlicher Wall.“ (Fig. 21.)

„Dieser Typus ist sehr spezifisch und konstant in der Abteilung der *Brassiceae*. Wie ich schon früher gezeigt habe, können

wir diese Form der unteren Drüsen ganz gut auf die Drüsen des vorigen Typus zurückführen, indem wir uns an die Übergangsformen bei *Biscutella raphanifolia*, *B. Columnae*, *Erucastrum arabicum*, *Conringia orientalis* und *Erysimum Kunzeanum* erinnern.“ . . . „Wir sehen also, wie dieser scheinbar so besondere Typus dem vorigen sehr verwandt ist, geradeso wie die Pflanzen in der Gruppe *Brassiceae* insgesamt lauter *Siliquosae* sind; kommt bei einigen Gattungen die lomenta vor, so ist dies nur eine anders abgeänderte siliqua.“

„Zum dritten Typus gehören die Drüsen, wie wir sie durchwegs bei den *Siliculosae* angetroffen haben: Die unteren Drüsen sind von dreiseitiger Gestalt;¹⁾ die oberen teils fehlend, teils stets einfach und von demselben Aussehen wie die unteren.“ (Fig. 11, 18.)

„Dadurch, daß sich die dreiseitige Gestalt der unteren Drüsen mehr oder weniger abrundet und so die dreiseitige Form verloren geht, gibt es wieder verschiedene Variationen im Aussehen. Bei verschiedenen Gattungen (*Cardaria* u. a.) verlängert sich die untere Drüse nach seitwärts sehr deutlich, so daß uns hier ein Wall erscheint ähnlich wie bei den *Siliquosae*; dieser Wall ist sehr mächtig und verschmilzt nie mit der oberen Drüse. Ähnlich verhält es sich ungefähr bei *Thlaspi montanum* (Fig. 24), wo überhaupt der Siliculosentypus der Drüsen am wenigsten deutlich ist. Gewöhnlich kommen in diesem Typus obere Drüsen nicht vor und sind sie doch vorhanden, dann sind sie von ganz anderer Gestalt als wir sie bei den früheren Typen gesehen haben. Sie sind insgesamt dreiseitig und zwar in der Weise, daß sie sich stark nach rückwärts verlängern und so zwischen den beiden oberen Staubgefäßen stecken, ja bei *Coronopus Ruellii* sind sie vollends auf die andere Seite gerückt; und stets sind sie einfach.“ (12; S. 44.)

„Bei den *Nucamentaceae* begegnet uns endlich ein Gemisch von allen drei Typen ganz analog den anderen Merkmalen der Gattungen aus dieser Abteilung. Bald sollte eine Pflanze eigentlich dahin gehören, bald dorthin.“ (12; S. 45.)

„Die Gruppe jener Gattungen, die ich insgesamt in die Abteilung der *Nucamentaceae* einbezogen habe, enthält anscheinend sehr verschiedene Gestalten; wenigstens kann man weder in der Gestalt der Frucht noch auch in der Lage der Wurzel zum Keimblatt noch auch in irgend etwas anderem ein richtiges, allen gemeinsames Merkmal finden. Und doch ist es ebenso unmöglich, mit voller Berechtigung auch nur eine einzige der angeführten Gattungen anderswo anzuschließen. Es gibt hier den *Siliquosae*, *Siliculosae* und *Brassiceae* nahestehende Formen, und dies bald auf Grund der Drüsenform, bald nach der Fruchtform, bald nach den Narben, Samen und anderen Merkmalen.“

„Und doch tun wir am besten, wenn wir sie in einer besonderen Gruppe vereinigen . . .“ (S. 34.)

„Die gemeinsamen Merkmale der *Nucamentaceae* sind daher: Frucht von verschiedener Beschaffenheit, bald als Schötchen, bald

¹⁾ Je eine rechts und links vom kurzen Staubgefäß.

als Schote, aber stets nicht aufspringend oder wenigstens mit auch zur Zeit der Reife in den Fächern eingeschlossenen Samen; oder wenn die Frucht aufspringend ist, dann verbleibt der harte Griffel auf den harten Klappen, keinesfalls aber auf der Scheidewand...“ (12; S. 36.)

V. Über den systematischen Wert der Nektarien:

„Daraus, daß diese Drüsen Erzeugnisse des Blütenbodens sind, daß sie in den Lücken zwischen den Blütenteilen emporwachsen und daß daher ihre Gestalt direkt von der Konfiguration und Gestaltung dieser Teile abhängig sein muß, ist zu schließen, daß ihre Gestalt in ähnlich entwickelten Blüten ebenfalls untereinander ähnlich sein muß; und weil, je näher eine Art der andern verwandt ist, sie desto ähnlicher entwickelte Blüten hat, so müssen also die Drüsen unter sich um so ähnlicher sein, je näher die Pflanzen, denen sie angehören, verwandt sind.“

„Also müssen wir schon aus diesen Gründen a priori urteilen, daß sie sich in der Systematik der Cruciferenfamilie verwenden lassen.“

„Und die Tatsachen belehren uns darüber am besten. Wir haben gesehen, daß, je näher einander in einer artenreichen Gattung zwei Arten stehen, sie sicher auch ähnliche Drüsen haben, daß sich innerhalb der Gattungen sogar Sektionen auf Grund der Drüsen unterscheiden lassen (*Cardamine* [*Dentaria*]); wir haben gesehen, daß verwandte Gattungen auch ähnliche Drüsen haben, wenngleich in der detaillierteren Gestaltung genug verschieden. Ja wir haben erkannt, wie schön sich ein bestimmter Typus bei den *Siliquosae*, *Siliculosae*, *Brassicaceae* und *Nucamentaceae* zu erhalten pflegt; bei den *Brassicaceae* ließ sich die Drüsenform leicht auf diejenige Form zurückführen, welche die *Siliquosae* besitzen — und tatsächlich sind die *Brassicaceae* auch nur eine Abteilung der *Siliquosae*. Unter den Gattungen der Gruppe der *Nucamentaceae* gehören die Pflanzen mehr oder weniger in ihren Merkmalen bald dieser, bald jener Abteilung an, aber dennoch haben sie sichere natürliche Merkmale, welche sie zu einem Ganzen vereinigen; und geradeso verhalten sich auch ihre Drüsen.“ (12; S. 47.)

„An mehreren Stellen haben wir darauf hingewiesen, wie die Drüsenform auch mit anderen natürlichen Merkmalen zusammenhängt. So entspricht vor allem die Form und Beschaffenheit der Frucht, die Zahl der Fächer und Samen stets gut der Drüsenform, so auch oft die Farbe der Blüten, die Beschaffenheit des Pistills, der Narbe und der Staubgefäße.“

„Gewöhnlich verwendet man als Haupteinteilungsgrund die Lage des Würzelchens zu den Keimblättern und die Art der Zusammenlegung der Keimblätter, aber wir wurden gewahr, daß selten wo dieses Merkmal sich auch mit den anderen natürlichen Merkmalen und insbesondere mit der Drüsenform in Einklang bringen läßt.“ (12; S. 48.)

VI. Über die Variabilität der Drüsenform macht Velenovsky ebenfalls recht bemerkenswerte Angaben:

„Ich untersuchte stets nicht eine, zwei oder einige Blüten, sondern stets eine ganze Reihe, manchmal auch von Pflanzen verschiedener Standorte, nur um mich sicher von dem Charakter ihrer Drüsen zu überzeugen, denn diese sind manchmal von sehr veränderlicher Gestalt“

„Alle Figuren sind mit Hilfe der camera lucida gezeichnet, teils weil die Drüsen rasch gezeichnet werden mußten, da manche in der warmen Luft in einigen Augenblicken vertrocknen und so ihre Form schwindet, teils . . .“ (12; S. 4.)

„Es ist beim Studium der Drüsen beinahe hinderlich, daß wir sie auf derselben Pflanze, in denselben Blüten so verschiedengestaltet finden. Aber nie sind derartige Abweichungen von solcher Art, daß sie am Drüsentypus etwas änderten (?). Es ist nur nötig, stets mehrere Blüten zu untersuchen und wir erkennen sofort, was für die Drüse normal ist und was eine Nebenerscheinung.“

„Worin solche Abweichungen sich äußern, ist etwa folgendes: Die Drüsen pflegen an ganz unbestimmten (?) Stellen eingeschnürt, durchgezwickelt zu sein, manchmal sind sie mit einer schmalen Spalte offen, ein andermal tatsächlich ganz, manchmal ist der seitliche Wall ganz, ein andermal eingeschnürt oder durchrissen; die Höcker oder Lappen sind verschieden groß, Sättel oder Gruben verschieden tief; die oberen Drüsen sind manchmal einfach, manchmal doppelt (*Arabis*), oder nach seitwärts gegen die unteren verschoben . . .“ (12; S. 45).

Die folgenden Seiten geben Velenovskys systematische Übersicht über die von ihm untersuchten Cruciferen wieder (11; S. 48 ff.). Die a linea gesetzten Zitate nach anderen Autoren stehen in einem gewissen Gegensatz zu den Angaben Velenovskys und werden weiter unten ihre Erklärung finden. Sperrungen und Ausrufungszeichen, deren Zweck später klar werden wird, sind von mir und dienen nicht zur Hervorhebung des für die Gruppen oder Gattung charakteristischen, sondern dazu, um auf die Lage von Sätteln und Vertiefungen der Drüsenwälle aufmerksam zu machen.

I. **Siliquosae.**

Untere und obere Drüsen, seltener die oberen fehlend; beide durch einen seitlichen Wall verbunden; die unteren bald vorn, bald hinten offen, oder wenn vorn und hinten offen, dann gestreckt und nie von dreiseitiger Gestalt, bald vorn und hinten ganz; die oberen bald einfach, bald anders gebildet.

1. **Cheiranthaeae.**

Cheiranthus. Drüsen groß, abgeflacht, niedrig, vorn und hinten mit schmaler Spalte offen.

Hildebrand (5; S. 12): *Ch. Cheiri* hat am Grunde der kurzen Filamente einen Wulst, von welchem zwei Spitzen

nach außerhalb rechts und links hervorstehen, die den Honigsaft in die Aussackung des Kelchblattes ausscheiden.“

Matthiola (annua Sw.). Drüsen groß, verlängert, über den Blütenboden als zwei scharfe hohe Leisten hervorragend, vorn und hinten mit schmaler Spalte offen.

Villani (13; S. 401): „Essi (i nettarii) il più delle volte, sono quattro, due per lato di ciascuno stame breve (*M. incana* R. Br., *M. bicornis* DC.)“; *M. gracea* Sw. und *M. tricuspidata*: „in queste due ultime specie i nettarii sono due, contornanti ciascuno la base degli stami brevi.“

Malcolmia („Gattungsmerkmale in Bezug auf die Drüsen lassen sich noch nicht aufstellen — siehe den deskriptiven Teil“). In diesem letzteren ist folgendes zu lesen (12; S. 5):

„*M. africana* L. (Fig. 11). Nur untere Drüsen, vorn sehr breit (ergänze: offen), hinten schmaler offen, von der Gestalt einer dreiseitigen Pyramide, nach den Seiten ohne Ausläufer, obwohl etwas verlängert.“

„*M. maritima* Brown. Nur untere Drüsen, vom Typus der Gattung *Brassica*, fünfseitig oder fast dreikantig prismatisch.“

Hesperis. Drüsen über den Blütenboden hinreichend stark hervorragend, nicht sehr verlängert, zugerundet, vorn und hinten durch eine schmale Spalte offen.

Villani (13; S. 400): „Le specie *H. matronalis* L., *H. violacea* hanno due nettarii, circondanti ad anello la base degli stami brevi, aperti tuttavia per un breve tratto tra questi ed i sepali corrispondenti“ — also hinten geschlossen, vorne offen.

Chorispora. Untere und obere Drüsen; die unteren vorn mit zusammenlaufenden Enden offen, hinten ganz, eingeschnürt; die oberen als zwei freie Zähne von den unteren getrennt.

2. Erysimeae.

Untere und obere Drüsen, bald voneinander getrennt, bald durch einen schwachen seitlichen Wall verbunden; die unteren vorne offen, hinten ganz und hier am dicksten.

Barbarea. Untere und obere Drüsen und beide unter sich durch einen schmalen, strichförmigen Wall verbunden; die unteren vorne mit ganzem Durchmesser offen, hinten ganz, dreihöckerig, die oberen einfach, zungenförmig, lang.

Villani (13, S. 405): „Nella *B. vulgaris* R. Br. i nettarii sono quattro, uno circonda internamente la base di ciascun stame corto, terminando ai lati di questo con due rigonfiamenti.“

H. Müller (6; S. 164): „An den bei Lippstadt wild wachsenden Exemplaren dagegen (im Gegensatz zu Hildebrand, welcher ungefähr dieselbe Beschreibung liefert wie Velenovsky)

hat jeder der beiden kürzeren Staubfäden an seiner Basis jederseits¹⁾ eine kleine grüne fleischige Honigdrüse.“

Nasturtium. Nur untere Drüsen, vorn breit offen, hinten ganz, zwei- (!) bis dreihöckerig.

Armoracia. Untere und obere Drüsen; die unteren hinten am stärksten, vorn verschmälert, hinten schmal offen, vorn durch einen schwachen Wall geschlossen; die oberen einfach, kegelförmig, mit den unteren durch einen seitlichen Wall verbunden.

Roripa. Obere und untere Drüsen, durch einen seitlichen Wall miteinander verbunden; die unteren hinten mit einer schmalen Spalte offen oder ganz, vorn durch einen verschmälerten Wall geschlossen; die oberen bald einfach, bald doppelt, von sehr wechselnder Gestalt.

Erysimum. Obere und untere Drüsen, voneinander bald getrennt, bald durch einen schwächlichen seitlichen Streifen verbunden; die unteren hinten stets ganz, dreihöckerig, vorne mit zusammenlaufenden Enden offen; die oberen als zwei bis drei Zähne.

Couringia. Nur untere Drüsen, hinten ganz am dicksten, vorne durch einen schmalen Wall geschlossen.

Alliaria. Obere und untere Drüsen sind durch einen seitlichen Wall miteinander verbunden; die unteren hinten und vorne ganz, gleichmäßig dick, an den Seiten offen; die oberen einfach.

3. Arabideae.

Obere und untere Drüsen unter sich durch einen seitlichen Wall verbunden oder ganz getrennt; die unteren stets hinten offen, vorne ganz und hier auch am dicksten und verschieden gestaltet; die oberen bald einfach, bald zusammengesetzt und von verschiedener Gestalt.

Cardamine. Obere und untere Drüsen, unter sich bald nicht verbunden (sect. *Cardamine*) bald durch einen schwachen, häufig eingeschnürten Wall verbunden (sect. *Dentaria*); die unteren mächtig, hufeisenförmig, walzig, hinten offen, vorne ganz; die oberen stets einfach.

Villani (13; S. 405): „nella *C. asarifolia* L. i nettarii posti alla base degli stami brevi sono bipartiti ... la *C. Plumieri* Vill. ne ha quattro spesso appiattiti e situati due ai lati di ciascun stame breve . . .; nella *C. hirsuta* L. se ne riscontrano sei, quattro due per lato di ciascun stame breve ed uno alla base e tra ciascuna coppia di stami lunghi.“

Hildebrand (5; S. 29): „Bei *C. Impatiens* finden wir einen weiteren Schritt zu sechs vollständig getrennten Saftdrüsen, indem die beiden am Grunde der kurzen Filamente

¹⁾ Sperrung von H. Müller.

liegenden, nur auf der Außenseite dieser mit einem großen Wulst verbunden sind.“ — *C. hirsuta*: „Die sechs Saftdrüsen liegen zwischen den sechs Filamenten ungefähr in gleichen Abständen verteilt.“ — *Dent. pinnata*: „Hier findet sich nämlich außer den an der Außenseite der Basis der kurzen Filamente stehenden, an zwei Stellen ausscheidenden zweihöckerigen Saftdrüsen . . .“

Arabis. Obere und untere Drüsen, untereinander durch einen seitlichen Wall verbunden; die unteren vorne ganz, hinten offen; die oberen bald einfach, bald als 2—3 Zähne, bald als angeschwollene Enden der seitlichen Wälle; die Gestalt der oberen und unteren je nach den Arten verschieden.

Boissier (2; S. 165 ff.): Sect. *Turritella* C. A. Mey.: „Glandulae valvariae geminatae vel obsoletae.“ — Sect. *Cardaminopsis* Boiss.: „Glandulae valvariae geminatae.“ — Sect. *Pseudarabis* C. A. Mey.: „Glandulae valvares geminatae.“ — Sect. *Drabopsis* Gris.: „Glandulae valvares geminatae.“ — Sect. *Lomaspora* DC.: „Glandulae valvariae binae, breves.“

Stenophragma. Obere und untere Drüsen, die unteren wie bei *Arabis*, die oberen als zwei Zähne.

Turritis. Ebenso; die oberen als ebener Querwall.

Hildebrand (5; S. 29): „ . . . während die Basis der kurzen Filamente einem Wulst aufsitzt, der rechts und links kurz kegelig hervortritt, als Anfang zu zwei getrennten Saftdrüsen.

4. *Sisymbrieae*.

Untere und obere Drüsen; die unteren umfassen die Basis der kürzeren Staubgefäße als überall gleich dicker, ganzer fünfseitiger Ring, die oberen als ebener Querwall, durch einen gleich dicken seitlichen Wall mit den unteren verbunden, so daß alle sechs Staubgefäße ein zusammenhängender, drüsiger, überall gleich dicker Wall umschließt.

Chamaeplium.

Bayer (1; S. 140): „Die lateralen . . . auf der äußeren und inneren Seite ein wenig sattelförmig“ — (1; S. 141): „Celakovskys (3) Angabe, je zwei gesonderte Bodendrüsen zu beiden Seiten der kürzeren Staubgefäße ist ganz unrichtig“. (?)

Sisymbrium.

Villani (13; S. 407): „*S. Sophia* L., in cui quelli (nettarii) che contornano gli stami brevi si presentano a ferro di cavallo aperto all' infuori“.

Boissier (2; S. 213): „*Sisymbrii* Sect. *Irio* DC.: „Glandulae valvares utrinque binae.“ — Sect. *Norta* DC.: „Glandulae valvares semiannulares“.

II. Siliculosae.

Bald nur untere, bald untere und obere Drüsen; die unteren stets hinten offen, von dreiseitiger oder annähernd dreiseitiger Gestalt; die oberen stets einfach, von dreiseitiger Gestalt, von den unteren stets getrennt.

a. *Latisepatae*.

Nur untere Drüsen, nie mit seitlichen Ausläufern.

1. *Alyssineae*.

Nur untere Drüsen, vorn und hinten auseinanderstehend, ohne seitliche Ausläufer.

Schiewereckia, *Alyssum*, *Vesicaria*, *Cochlearia*, *Draba*.

Hildebrand (5; S. 19): „Am Grunde jedes kurzen Filamentes befindet sich ein drüsiger Wulst, der an der Außenseite stärker ausgebildet ist als an der inneren“.

Bayer (1; S. 172): „Es ist wirklich zu beobachten, daß die nach dem normalen Typus der *Alyssae* gebauten Drüsen bei *Draba aizoides* viel mächtiger ausgebildet sind, daß sie sich vorn unter der Insertion des Staubblattes verlängern, so daß sie mitunter auch mittels eines schwachen und schmalen Streifchens zusammenfließen“.

2. *Lunarieae*.

Nur untere Drüsen, ohne seitliche Fortsätze, bald ringsherum ganz, bald hinten offen.

Aubrietia. Nur untere Drüsen, ohne seitliche Ausläufer, hinten mit ganzem Durchmesser offen, vorn ganz und hier am massivsten, in zwei oder mehr Hörnchen endigend.

Hildebrand (5; S. 13): „Bei *A. Pinardi* steht am Grunde jedes kurzen Filaments eine zweizipfelige Saftdrüse“.

Lunaria. Nur untere Drüsen ohne seitliche Ausläufer, ringsherum ganz, von dreiseitiger schüsselförmiger Gestalt.

b. *Augustiseptae*.

Bald nur untere Drüsen und dann an den Seiten in einen Wall verlängert und vorn mit zusammenlaufenden Enden offen oder geschlossen oder prismatisch, durch eine obere Fläche abgeschnitten, bald auch obere und dann sind diese einfach, von den unteren stets getrennt.

a. Nur untere Drüsen, dreiseitig, hinten frei offen, vorn offen oder geschlossen, an den Seiten gewöhnlich wallartig verlängert.

Thlaspi. Nur untere Drüsen, von dreiseitigem Umriß, hinten stets offen, vorn mit zusammenlaufenden Enden offen (oder auch geschlossen) . . .

Villani (13; S. 402): „i nettarii per lo più piccolissimi e tubercoliformi sono quattro, posti due ai lati di ciascun stame breve; spesso concregono insieme e formano un disco, che contorna la base esterna degli stami con rigonfiamenti ai lati di questi“.

Carpoceras. Drüsen klein, undeutlich dreiseitig, hinten mit ganzem Durchmesser offen, vorn durch einen schwachen Wall geschlossen . . .

Hildebrand (5; S. 16): „4 kleine Saftdrüsen je rechts und links innerseits am Grunde der kurzen Filamente“.

Capsella. Nur untere Drüsen, undeutlich dreiseitig, hinten offen, vorn bald mit zusammenlaufenden Enden offen, bald durch einen ganzen Wall geschlossen, an den Seiten in einen längeren Wall verlängert.

Teesdalia. Drüsen ähnlich wie bei *Thlaspi*.

Aethionema. Nur untere Drüsen . . ., vorn und hinten auseinanderstehend, ohne seitliche Verlängerungen.

Eunomia. Ebenso.

b. Nur untere Drüsen, vorn und hinten frei auseinanderstehend, prismatisch, mit einer oberen Fläche abgeschnitten, an den Seiten nicht verlängert.

Iberis . . . untere hinten genähert, vorn breit auseinandergestellt.

Hildebrand (5; S. 14): „am Grunde jedes kurzen Filamentes dem Fruchtknoten zu eine Saftdrüse, die aber nicht einfach, sondern zweilappig ist, scheinbar entstanden aus zwei früher getrennten“ (*I. pinnata*). — S. 15: „*I. amara* stimmt in Lage und Form der beiden zweilappigen Saftdrüsen mit *I. pinnata* überein.“

c. Obere und untere Drüsen oder nur eine Art in der Stellung der oberen; die unteren an den Seiten in einen starken Wall verlängert, hinten frei offen, vorn mit zusammenlaufenden Enden offen oder geschlossen; die oberen einfach, mit den unteren nicht zusammenhängend.

Cardaria . . . die unteren vorn und hinten offen; die oberen dreiseitig.

Physolepidium . . . aber die unteren sind vorn ganz.

Lepidium . . . die unteren vorn und hinten frei auseinanderstehend . . .

Coronopus. Untere und obere Drüsen; alle von gleicher Gestalt und voneinander getrennt, als hohe dreiseitige Kegel.

III. Nucumentaceae.

Nur untere Drüsen oder auch obere; die unteren bald prismatisch, in welchem Falle die oberen säulenförmig sind, am Ende mit einer Grube, oder nur untere als ringsherum gleich dicker, bald vorne, bald hinten offener oder an beiden Stellen ganzer Wall; an den Seiten verlängern sie sich in einen langen seitlichen

Wall, welcher mit den oberen Drüsen zusammenhängt, falls sie entwickelt sind; die oberen in diesem Falle bald doppelt, bald einfach, bald als Querwall.

Biscutella. Untere und obere Drüsen. Bald sind die unteren hinten ganz, dreihöckerig, vorn offen und in (zwei!) lange keulenähnliche Anhängsel verlängert und die oberen Drüsen als zwei mit den unteren durch einen schmalen Streifen in Verbindung stehende Zähne (Gruppe der einjährigen Arten, deren Kelche unten mit spornartigen Anhängseln versehen sind: *B. auriculata*); bald sind die unteren hinter die Staubfaden gestellt, von prismatischer oder wallförmiger Gestalt und in der Mitte eingeschnürt und die oberen sind einfach, säulenförmig, an den Enden mit einer Grube versehen, mit den unteren nicht zusammenhängend (die übrigen einjährigen Arten: *B. Columnae*, *microcarpa*, *raphanifolia*); oder die unteren sind hinten mit ganzem Durchmesser offen und vorn als ganzer Wall, die oberen aber prismatisch, einfach, mit den unteren durch einen seitlichen Streifen verbunden (mehrjährige Arten: *B. laevigata*).

Villani (13; S. 409): „Nella *B. laevigata* L., nella *B. ciliata* DC. ecc. sono ancora quattro, i mediani cilindrici o claviformi, illaterali ora bilobi, ora divisi in due piccoli mammelloni tubercoliformi.“

Hildebrand (5; S. 19): „Die vier langen Saftdrüsen, je zur Seite der kurzen Filamente ... liegend“ (*B. auriculata*).

Bunias. Obere und untere Drüsen; die unteren massiv, überall gleichdick, bald vorn, bald hinten durch eine schmale Spalte offen, oder sowohl vorn als hinten ganz; die oberen einfach oder doppelt, mit den unteren durch einen seitlichen Wall verbunden.

Ochthodium. Nur untere Drüsen; sehr massiv, überall gleichdick, entweder vorn oder hinten durch einen schmalen Spalt offen, oder sowohl vorn als hinten ganz; an den Seiten verlängern sie sich in einen starken zusammengedrückten Wall, welcher den gegenüberliegenden in der Mediane berührt, aber mit ihm nicht verschmilzt.

Myagrum. Untere und obere Drüsen; die unteren hinten und vorn ganz oder durch einen Sattel eingeschnürt oder durch eine schmale Lücke offen, ...

Bayer (1; S. 161): „Der Drüsenwulst, welcher die ganze Basis des kurzen Filamentes umgibt, ist immer an den Seiten am stärksten, an der Innenseite schwach und ausgeschnitten; man kann die lateralen Drüsen als bilobae, zweilappig, betrachten, wie es bei Baillon angegeben ist.“

Villani (13; S. 410): „Nel *M. perfoliatum* L. i nettarii sono sei, inseriti esternamente ciascuno tra uno stame e l'altro.“

Isatis. Untere und obere Drüsen, die unteren vorn und hinten bald geschlossen, bald offen, ...

Hildebrand (5; S. 29): „sechs ganz gleichmäßig entwickelte Saftdrüsen in gleichmäßigen Entfernungen zwischen den Basen der sechs Staubgefäße.“

Villani (13; S. 410): „i nettarii sono sei, inseriti esternamente ciascuno tra uno stame e l'altro.“

Peltaria. Nur unter Drüsen, im Grundriß von dreiseitiger Gestalt, hinten durch eine enge Spalte offen, vorn mit zusammenlaufenden Enden offen, an den Seiten verlängern sie sich in einen Wall, welcher manchmal mit dem gegenüberliegenden verschmilzt.

Neslia. Nur untere Drüsen, massiv, sehr hoch, hinten stets offen, vorne ganz, aber durch einen Sattel oft tief eingeschnürt, an den Seiten in einen starkem Wall verlängert, welcher aber den gegenüberliegenden nicht berührt.

Villani (13; S. 403): „Anche nella *N. paniculata* Desv. ne ho riscontrato quattro, ora sono disposti come nelle specie precedenti (ciascun paio inserito alla base ed ai lati dei corti stami), ora i due situati ai lati di ciascun stame breve confluiscono tra loro all' esterno di esso stame si da far credere trattarsi di due soli nettarii ciascuno contornante esternamente una porzione del filamento corto.“

Camelina. Nur unter Drüsen, schüsselförmig ausgehöhlt, hinten breit offen, vorn ganz, obgleich durch einen Sattel oft tief geteilt; an den Seiten verlängern sie sich in einen starken, kurzen Wall.

Bayer (1; S. 168): „Nach Čelakovský sind »Bodendrüsen vier entwickelt, je eine zu beiden Seiten der kürzeren Staubgefäße«. Es ist in der Tat unter jedem kurzen Staubfaden nur eine einzige aber tief zweilappige Drüse wie bei *Neslea* ausgebildet“

Villani (13; S. 403): „i quattro nettarii posti uno per lato di ciascuno stame breve“

IV. Brassiceae.

Untere und obere Drüsen, die unteren von den oberen stets getrennt, ohne seitliche Wälle, von prismatischer Gestalt, durch die obere Fläche gerade abgeschnitten, hinter das kurze Staubgefäß gestellt; die oberen stets einfach, bald als kantige Säulen, bald gebrochen (?; lomené), nie als Querwall.

Succowia. Die unteren Drüsen hinten am stärksten, in der Mitte durchgeschnürt, vorne offen . . .

Villani (13; S. 409): „Nella *S. balearica* Medic. i laterali, bilobi, contornano una porzione interna del filamente corto.“

Erucastrum. Untere Drüsen hoch, bald prismatisch dreiseitig, bald durch Einschnitte in zwei (!) bis drei Lappen zerteilt.

Villani (13; S. 408): „nell' *E. varium* Desv. i carpiduali (nettarii) sono bilobi ed a volte divisi in forma di due piccoli mammelloni.“

Eruca. Untere Drüsen niedrig, fünfseitig prismatisch . . .

Diplotaxis. Ebenso.

Brassica. Untere Drüsen prismatisch.

<i>Melanosinapis</i>	}	Ebenso.
<i>Sinapis</i>		
<i>Moricandia</i>		
<i>Rapistrum</i>		
<i>Raphanus</i>		

Crambe. Untere Drüsen prismatisch dreiseitig.

Villani (12; S. 409); „il nettario, posto tra ciascuno stame breve e l'ovario . . . qualche volta bilobo.“

4. Bayer.

Beachten wir, daß Velenovsky den Drüsentypus der *Brassicaceae* auf seinen ersten Typus (*Sisymbrium*) zurückführt (s. S. 353), so bleiben zwei Grundtypen übrig, welche von ihm selbst in keine genetische Beziehung zu einander gebracht werden, der dritte (*Siliculosae-Alyssum*) und der erste (*Siliculosae-Sisymbrium*). Es ist aber ohne weiteres klar, daß dieselbe Überlegung, die zur Ableitung des II. Typus aus dem I. führt, auch zur Ableitung des III. aus dem I. gebraucht werden kann. Da die oberen Drüsen accessorisch sind (vgl. oben S. 351), so handelt es sich ja eigentlich nur um die unteren, und wir brauchen nur ein Wort Velenovskys selbst ein wenig zu variieren, um aus dem ersten auch den dritten Typus abzuleiten (vgl. S. 353): „Dadurch nun, daß der vollständige drüsige Ring der unteren Drüse vorn und hinten offen wird, daß er sich vorn und hinten verschmälert, dagegen an den Seiten stark anschwillt“ . . . entsteht dann der dritte Typus. Zieht man diese auf Grund der Velenovskyschen Ableitung selbstverständliche logische Konsequenz, dann erscheint der *Sisymbrium*-Typus als einziger Grundtypus, von welchem alle übrigen abzuleiten sind. Velenovskys Schüler Bayer hat denn auch tatsächlich diese Konsequenz gezogen: „Diese Form der Honigdrüsen (der *Sisymbrium*-Typus) repräsentiert — wie schon gesagt — den vollständigsten Typus, wo der ganze Torus zwischen den Staubgefäßen drüsig emporgehoben ist. Von dieser Form kann man alle weiter angeführten Typen leicht ableiten“ (1; S. 140). Dieser Anschauung entsprechend gruppiert er dann auch die untersuchten Gattungen in seiner „Übersicht der Verwandtschaftsgruppen“, die auf S. 365 wiedergegeben ist, in zwei Reihen, von welchen jede mit einer dem ersten Drüsentypus angehörigen Gruppe beginnt (*Sisymbrieae* — resp. *Isatideae*) und von welchen die zweite (*Siliculosae*) mit dem dritten Typus abschließt, was offenbar auch bei den *Siliculosae* geschehen würde, wenn der dritte Typus hier vorkäme, was aber nach Bayer nicht der Fall ist.

Übersicht der Verwandtschaftsgruppen¹⁾

nach Bayer (1; S. 138).

A. Siliquosae.

Frucht eine der Länge nach aufspringende Schote (*siliqua*) oder eine nicht aufspringende Gliederfrucht (*lomenta*), welche wenigstens aus zwei voneinander trennbaren Gliedern zusammengesetzt ist.

I. Saftdrüsen beiderlei Art (laterale und mediane) vorhanden.

1. Saftdrüsen als ein vollständiger, die Basis aller Staubgefäße umgebender, massiver Wulst, die oberen und unteren miteinander verbunden.

Sisymbrieae (*Sisymbrium* L.; *Chamaeplium* Wallr.)²⁾

2. Die lateralen Saftdrüsen als ein Wulst, welcher an der Innenseite offen oder durch eine Lücke unterbrochen ist, die medianen einfach, mit den lateralen verbunden oder 2—3höckerig oder -zählig.

Arabideae (*Arabis* L., *Turritis* L., *Roripa* Scop., *Armoracia* G. M. Sch., *Stenophragma* Celak.).

3. Der laterale Drüsenwall an der Außenseite offen oder ausgesattelt (nur bei *Alliaria* ist diese Lücke mit einem akzessorischen Wulst ausgefüllt), an der Innenseite am stärksten, massiv, mit den medianen Drüsen meistens deutlich verbunden; diese einfach zungenförmig oder 2—3zählig.

Erysimeae. (*Erysimum* L., *Barbarea* R. Br., *Alliaria* Adans., *Syrenia* Andrg.)

4. Die laterale Drüse als ein hufeisenförmiger Wulst an der Innenseite ganz offen, außen massiv; die mediane Drüse einfach, mit den lateralen durch ein schmales Streifchen verbunden oder vollständig gesondert.

Cardamineae (*Cardamine* L. inklus. *Dentaria* L.).

5. Die lateralen Drüsen zwei, einfach, frei, prismatisch, je eine hinter dem kurzen Staubfaden stehend; die medianen zwei, je eine einfache Drüse zwischen den beiden Filamenten eines jeden längeren Staubgefäßpaares.

Brassicaceae. (*Brassica* L., *Sinapis* L., *Diplotaxis* DC., *Erucastrum* Sch. d. Sp., *Eruca* Tourn., *Moricandia* DC., *Raphanus* L., *Erucaria* Gaertn., *Crambe* L., *Rapistrum* Desv., *Cakile* Tourn., *Calepina* [vielleicht].)

Cakile maritima Scop.

Bayer S. 155: „Die lateralen zweihöckerig, mitunter fast zweilappig, aber immer als eine einzige Drüse zwischen dem kurzen Staubfaden und dem Fruchtknoten stehend“.

¹⁾ Sperrungen von mir.

²⁾ Ferner S. 140: „Die lateralen (Honigdrüsen) in Form eines mächtigen Wulstes, welcher die Basis jedes kurzen Filamentes vollständig umfaßt, mehr oder weniger pentagonal, auf der äußeren und inneren Seite ein wenig sattelförmig, aber zusammenhängend ist.“

Hildebrand S. 25: „Abweichend verhalten sich die zwischen Fruchtknoten und kurzen Filamenten liegenden Saftdrüsen, indem diese, stark ausscheidend, eine zweilappige Gestalt haben, und so in einem gewissen Übergange zu dem schon besprochenen Vorkommen von 2 getrennten je rechts und links am Grunde des kurzen Filaments befindlichen Saftdrüsen stehen“.

II. Nur laterale Saftdrüsen vorhanden, die medianen fehlen.

6. Die lateralen Drüsen als ein Wulst, welcher die Basis eines jeden kurzen Filamentes vollständig umgibt.¹⁾

Hesperideae (*Hesperis* Tourn., *Cheiranthus* R. Br., *Matthiola* R. Br.)

7. Die lateralen Drüsen in der Form eines Wulstes, welcher vorn offen, hinter dem kurzen Staubfaden am stärksten und hier ausgesattelt oder zerklüftet ist.

Nasturtieae (*Nasturtium* R. Br. [exkl. *Roripa* u. *Armoracia*], *Conringia* Heister).

B. Siliculosae.

Frucht ein aufspringendes Schötchen (*silicula*) oder ein nucamentum.

I. Saftdrüsen beiderlei Art (laterale und mediane) vorhanden.

8. Ein vollständiger drüsiger Ring um die Basis aller Staubgefäße herum ausgebildet.²⁾

Isatideae (*Isatis* L., *Bunias* R. Br., *Myagrum* L., *Ochthodium* DC.).

9. Saftdrüsen gesondert, nicht zusammenhängend, die lateralen paarig (je eine an jeder Seite des kurzen Filamentes), die medianen einfach (je eine zwischen den beiden Staubfäden des oberen Paares).

Lepidieae (*Lepidium* L., *Cardaria* Desv., *Coronopus* Gaertn.).

II. Nur laterale Saftdrüsen entwickelt, die medianen fehlend.

10. Laterale Drüsen wulstförmig, innen schmal offen, außen dick, mit seitlichen verdickten Fortsätzen.

Capselleae (*Capsella* Medik., *Thlaspi* L., *Carpoceras* Boiss.).

11. Laterale Saftdrüsen wulstförmig, innen breit offen, außen tief ausgesattelt, fast zweilappig, mit sehr kurzen seitlichen Fortsätzen.

Camelineae (*Camelina* Cr., *Neslea* Desv.).

12. Laterale Saftdrüse als ein solider Ringwulst, an der Außenseite zweilappig.

Lunarieae (*Lunaria* L.)

¹⁾ Ferner S. 156: „Nur die lateralen (unteren) Saftdrüsen vorhanden und zwar in der Form eines Wulstes, welcher an der Innenseite mit einer schmalen Lücke durchbrochen, an der Außenseite solid oder auch schmal durchbrochen ist“.

²⁾ Ferner S. 159: „Der laterale Drüsenwall die Basis des kurzen Filamentes umgebend, überall gleich stark, solid, oder vorn und hinten mit einer schmalen Lücke unterbrochen“ — „und letzteres überwiegt“ (Velenovsky: 12; S. 33).

13. Laterale Drüsen vier, paarig (je eine an jeder Seite des kurzen Filamentes), gesondert, frei.

a) *silicula latisepta*. *Alyseae* (*Alyssum* Tourn., *Berteroa* DC., *Vesicaria* Tourn., *Cochlearia* Tourn., *Draba* Dill., *Schieverackia* Andr., *Kernera* Medik., *Petrocallis* DC., *Erophila* DC.)

14. β) *silicula angustisepta*. *Iberideae* (*Iberis* Dill., *Teesdalia* R. Br., *Aethionema* R. Br., *Hutchinsia* R. Br., *Jonopsidium* Rchb., *Eunomia* DC.).

Im Text Seite 176 führt Bayer noch eine Gruppe auf, die in seiner „Übersicht der Verwandtschaftsgruppen“ fehlt und nach ihm die meisten Beziehungen zu den Alyseiden und Iberideen besitzt.

15. *Euclidieae*: „Nur die lateralen Saftdrüsen entwickelt, paarig, je eine an jeder Seite des kurzen Filamentes u. s. w.“ — (*Euclidium* R. Br., *Anastatica* L.).

Auch in allen übrigen Punkten hält sich Bayer an sein Vorbild. Der auf Linné zurückgreifenden Einteilung der Gesamtfamilie in nur zwei Abteilungen der *Siliculosae* und *Siliculosae* durch Einreihung der *Brassicaceae* unter die *Siliculosae* und Aufteilung der Nucamentaceen-Gattungen unter die *Siliculosae* ist durch Velenovsky bereits sehr vorgearbeitet, wie man aus dem letzteren Autor betreffenden Kapitel leicht ersehen kann. Bayers System unterscheidet sich daher nicht wesentlich von dem Velenovskys.

Velenovskys Ableitung der oberen Drüsen aus den angeschwollenen Enden der seitlichen Ausläufer der lateralen Drüsen erwähnt Bayer hingegen nur ganz nebenbei, nicht als allgemeines Prinzip, sondern nur, um gewisse Verschiedenheiten in der Ausbildung der medianen Drüsen bei den *Arabideae* unter einen Hut zu bringen: „Als Übergangsstufe hält man (sic!) die Drüsen von *Arabis hirsuta* Sc., wo die medianen Honigdrüsen in der Form stark angeschwollener Enden der Seitenwände vorkommen. Schon bei derselben Art kommt es öfters vor, daß diese beiden angeschwollenen Enden in der Mediane näher zusammenstoßen, daß sie endlich miteinander zusammenfließen und so den früher angeführten einfachen Querwall ausbilden“ (1; S. 142). Daß Bayer den später zu besprechenden Widerspruch gefühlt haben sollte, der zwischen der Ableitung der oberen Drüsen aus den unteren und der Ableitung der übrigen Drüsentypen aus dem Velenovskyschen ersten Typus besteht, ist wohl kaum anzunehmen.

Nicht unerwähnt darf bleiben, weil es für unsere späteren Überlegungen von einiger Bedeutung ist, was Bayer über *Biscutella* sagt (1; S. 126): „*Biscutella* weist in einigen der untersuchten Arten einen so variablen Saftdrüsencharakter auf, daß sie unmöglich zu irgend einer der aufgestellten Gruppen gestellt werden kann. Es ist demnach nötig, möglichst alle Arten dieser Gattung zu untersuchen und dann erst auf die Verwandtschaft zu schließen. Deshalb wurde diese Gattung aus unserem System ausgelassen.“ Ich vermisste aber in der Arbeit Bayers, die doch Velenovskys Tafelwerk als Grundlage benutzt (vgl. 1; S. 128), außer *Biscutella* auch noch *Malcolmia*, *Chorispora*, *Aubrietia* und *Peltaria*, die von

Velenovsky ebenso wie *Biscutella* genau und eingehend beschrieben worden sind. Von diesen Gattungen hat nach Velenovsky *Malcolmia* in den beiden untersuchten Arten ebenfalls so verschiedene Drüsencharakter, daß eine Gattungscharakteristik nicht gegeben wird (vgl. S. 357). — Andererseits hat Bayer einige von Velenovsky nicht untersuchte Gattungen geprüft und eingereiht (*Anastatica*, *Calepina*, *Cakile*, *Erucaria*, *Euclidium*, *Hutchinsia*, *Jonopsidium*, *Kerneria*, *Petrocallis*, *Syrenia*).

Was die morphologische Natur der Drüsen anbelangt, schließt sich Bayer ganz der Ansicht Velenovskys an, daß sie nichts anderes als Torusemergenzen oder „Blütenbodeneffigurationen“ seien (1; S. 128).

In Bezug auf den systematischen Wert der Nektarien schließt er sich ebenfalls ganz an Velenovsky an. Doch findet sich bei ihm eine schärfere Präzisierung dafür, welches Drüsenmerkmal als besonders wertvoll für die Cruciferensystematik gehalten wird: „Es ist klar, daß, wenn man die Saftdrüsen als Haupteinteilungsprinzip der verwandtschaftlichen Gruppen überhaupt anwenden will, in erster Reihe nur ihre diagrammatische Stellung, ihre Disposition und ihr Verhältnis zu den Blütenteilen, bzw. ihre Zahl und Anordnung in der Blüte in Betracht gezogen werden kann. Die eigentliche Gestalt und die speziellen Formen haben nur sehr untergeordnete Bedeutung. Mit anderen Worten: wir wollen als erstes Einteilungsprinzip die allgemeine räumliche Disposition und das Verhältnis der einzelnen Blütenglieder zueinander wählen, dessen Ausdruck der Grundriß der Honigdrüsen ist¹⁾ (1; S. 133).

5. Kritisches

zu Velenovsky und Bayer.

Da dieser Punkt für unsere weitere Argumentation von Wichtigkeit ist, muß darauf etwas genauer eingegangen werden. Während Villani und die älteren Autoren die Individualität der einzelnen Drüsenhöcker mehr hervortreten lassen, und die die einzelnen Drüsenhöcker verbindenden Drüsenstreifen als etwas mehr nebensächliches, sekundäres behandeln, neigen Velenovsky und mit ihm Bayer zur Betonung der drüsigen Verbindungen, welche die getrennten Drüsen zu komplizierteren Gebilden vereinigen. Villani und die älteren Autoren beachten besonders die Kulminationspunkte von Drüsenringen oder -Streifen und zählen dieselben, Velenovsky und Bayer sind eben diese Ringe und Streifen, kurz der Grundriß, das Drüsendiagramm die Hauptsache. Aus der Gegenüberstellung einiger Zitate in dem Velenovskyschen Cruciferensystem (vgl. S. 356 ff.) ist dies ohne weiteres leicht zu sehen: Velenovsky ist es denn auch, der das selbständige, nur aus Drüsen, Androeceum und Gynoeceumkreisen bestehende Drüsendiagramme (vgl. Fig. 28, 29) in die Literatur einführt.

¹⁾ Sperrung von Bayer.

Diese Vorliebe für den komplizierten, aber rein flächenhaften Drüsengrundriß und die Vernachlässigung der körperlichen Reliefs geht aber bis zur Voreingenommenheit, wenn Velenovsky die unteren Drüsen von *Malcolmia africana* (Fig. 11) wie folgt beschreibt (12; S. 5): „Sie sind vorne sehr breit (ergänze: offen), rückwärts schmaler offen, von der Gestalt dreiseitiger Pyramiden.“ Von vornherein ist diese Beschreibung überhaupt unverständlich, denn wie können zwei dreiseitige Pyramiden vorne breit, hinten schmal offen sein! Auch die Betrachtung der zugehörigen Abbildung (Fig. 11) würde uns das Verständnis dieser Beschreibung nicht erschließen, denn hier finden wir nur zwei dreiseitige Pyramiden, die einander hinter dem kurzen Staubfaden etwas genähert sind. Um was es sich handelt, erkennen wir erst, wenn wir bemerken, daß Velenovsky der Deskription der lateralen Drüsen überhaupt (wenigstens bei den *Siliculosae* aber auch vielen anderen Cruciferen) den das kurze Staubgefäß umgebenden Drüsenring zugrunde legt, wie er bei *Sisymbrium* vorkommt. Die zwei getrennten pyramidalen Drüsenhöcker links und rechts von jedem kurzen Filament von *Malcolmia africana* sind ihm also ein vorne breit offener, hinten schmal offener Drüsenring. Damit wird aber offenbar in die Deskription bereits eine Idee hineingetragen, die im Objekte selbst nicht enthalten ist. Nach Velenovsky ist nämlich für jede seiner systematischen Gruppen der *Siliculosae*, *Siliculosae* und *Brassicaceae* ein bestimmter Typus charakteristisch, für die *Siliculosae* der *Sisymbrium*-typus und seine Variationen (vgl. S. 356 ff.), daher wird der Deskription sämtlicher *Siliculosae* der *Sisymbrium*-typus untergelegt, die Beschreibung, die doch so objektiv wie möglich sein soll, ist bereits durch das Endresultat subjektiv beeinflusst. Dieser Einfluß der subjektiven Ansicht auf die Beschreibung der Drüsen ist solange unmerklich oder nur wenig auffällig, als die lateralen Drüsen wirklich etwas ringförmig umfassendes an sich haben, wie z. B. bei *Cheiranthus* und *Matthiola* (vgl. Fig. 10), bei *Malcolmia africana* hingegen ist er umsomehr auffällig, als diese Pflanze nach *Cheiranthus* und *Matthiola* bereits an dritter Stelle beschrieben wird, ohne daß vorher ein vollständig geschlossener lateraler Drüsenring überhaupt beschrieben worden wäre, denn bei *Matthiola* und *Cheiranthus* ist die laterale Drüse nach Velenovsky vorn und hinten sehr schmal offen (vgl. S. 356).

Es wäre nun allerdings, abgesehen von der wissenschaftlichen Forderung, daß jede Deskription möglichst objektiv sein soll, gegen die Betonung des lateralen Ringwulstes auch dort, wo er nicht zu sehen ist, an und für sich wenig einzuwenden, wenn die übrigen Drüsenformen tatsächlich und mit Recht auf ihn zurückzuführen wären. Velenovsky ist auch tatsächlich dieser Meinung, es ist ihm jedoch entgangen, daß er mit dieser Ansicht mit zweien seiner eigenen Grundsätze in Widerspruch gerät: 1) mit dem Satze, daß die Cruciferen-Nektarien Torusemargenen seien und 2) mit seiner Theorie, die oberen oder medianen Drüsen seien die angeschwollenen und mehr oder weniger selbständig gewordenen seitlichen Ausläufer der lateralen Drüsen.

1) Sind die Drüsen wirklich Torusemargenen — und mit Eichlers grundlegenden Untersuchungen über das Diagramm der Cruciferenblüten (4) gelten sie mit wenigen Ausnahmen (z. B. Villani; s. O.) allgemein als solche — dann stammen entschieden die Drüsen mit größerer relativer Flächenbedeckung von Drüsen mit kleinerer Flächenausdehnung ab, da es sich doch wohl nur um ein allmähliches Emporheben des Torus und ein allmähliches Größerwerden und Sichausdehnen der ersten Anlagen handeln kann. Dann stellen aber die Drüsen mit größerer Flächenbedeckung das jüngere, die mit kleinerer das ältere Entwicklungsstadium dar. Im speziellen Fall sind also die ringförmig das kurze Staubgefäß umfassenden Drüsen, weil einen größeren relativen Flächenraum bedeckend, die entwicklungsgeschichtlich jüngeren, also von irgendwelchen kleinen, einfachen Drüsen abzuleiten und nicht umgekehrt, wie dies Velenovsky und Bayer tun.

Es nennt ja Bayer selbst den Velenovskyschen *Sisymbrium*-typus „den vollständigsten“, von welchem sich alle übrigen leicht ableiten lassen (vgl. S. 364). Hier wird also das eingeständenermaßen Komplizierte zum Ausgangspunkt einer Entwicklungsreihe gemacht, an deren Enden demnach das Einfache zu stehen kommt. Man beachte aber, daß eine Ableitung des Unvollständigen aus dem Vollständigen, also des Einfachen aus dem Komplizierten einer phylogenetisch-systematischen Ableitung, wenn sie nicht eine regressive Entwicklung betrifft, grundsätzlich widerspricht. Und eine andere als eine systematische Ableitung haben Velenovsky und Bayer doch wohl nicht beabsichtigt. Und wenn doch, dann ist sie nur ein Gedankending ohne systematischen Wert. Sie ist eben analytisch, während eine systematisch-phylogenetische Ableitung synthetisch sein muß. Die erstere wäre in unserem Falle eventuell berechtigt, wenn eine regressive Entwicklung der Drüsen vorläge, wir haben aber keinen Grund, bei den Honigdrüsen der Cruciferen eine solche anzunehmen, wenigstens nicht im allgemeinen, wenngleich sie im einzelnen wohl vorkommen dürfte.

So sehen wir also, daß die versuchte Zurückführung der verschiedenen Drüsenformen auf einen einheitlichen Grundtypus durch Velenovsky und Bayer mit den Prinzipien einer natürlichen Systematik unvereinbar ist; ihr Grundtypus ist kein Ausgangstypus sondern ein Endtypus.

2) Velenovsky läßt, wie bereits ausgeführt wurde, die oberen Drüsen aus den seitlichen Ausläufern der unteren hervorgehen. Der drüsige Querwall unter den längeren Staubgefäßen, wie er für die oberen Drüsen des vollständigen *Sisymbrium*-typus charakterisiert ist, entsteht nach ihm durch Verschmelzung zweier einander entgegenwachsender seitlicher Ausläufer der lateralen Drüsen. Der „vollständigste Typus“ ist also, wenigstens was die medianen Drüsen betrifft, auf synthetischem Wege entstanden, also kein ursprünglicher, sondern selbst ein abgeleiteter Typus — wenigstens in Bezug auf die medianen Drüsen. Nimmt man also den *Sisymbrium*-typus als Grundtypus an, dann muß man die Annahme einer Entstehung der oberen Drüsen aus den sich vereinigenden

Ausläufern der unteren fallen lassen, da sie mit dem Charakter eines „Grundtypus“ unvereinbar ist. Tut man dies aber — und zwar mit Recht — nicht, dann ist der *Sisymbrium*-typus eben kein Grundtypus mehr.

In der Tat versucht es Velenovsky auch gar nicht, bei der Aufstellung seiner drei resp. zwei Grundtypen die übrigen medianen Drüsenformen von dem *Sisymbrium*-Querwall abzuleiten. Seine Ableitung bezieht sich immer nur auf die lateralen Drüsen (vgl. die Zitate auf S. 353), die medianen bleiben davon unberührt. Velenovsky scheint demnach vielleicht selbst schon den Widerspruch zwischen dem *Sisymbrium*-typus als Grundtypus und der Ableitung der oberen Drüsen aus den unteren, wenn auch unklar, gefühlt zu haben.

Ebenso vielleicht Bayer. Denn er erwähnt diese letztere Theorie gar nicht als generelles Prinzip, als welches Velenovsky es tatsächlich aufgestellt hat. Es ist aber selbstverständlich ebenso unzulässig, auch nur bei der einen Gattung *Arabis* den medianen Querwall aus den sich vereinigenden Enden der lateralen Ausläufer abzuleiten, wenn dieser Querwall zum Grundtypus selbst gehört, welcher Ausgangspunkt der Ableitung ist.

Anders stünde es, wenn Velenovsky den das kurze Staubgefäß umgebenden Drüsenring allein als Grundtypus angenommen hätte. Dann hätte er die übrigen lateralen Drüsen aus diesem Grundtypus durch Spaltung des Ringes, die medianen durch seitliche Ausläuferbildung ableiten können. Der oben kritisierte Widerspruch wäre dadurch vermieden worden. Die gegen Punkt 1 erwähnten Bedenken blieben aber auch gegen diesen Modus in Kraft. Außerdem aber wäre zu bedenken, daß es doch immerhin mißlich wäre, für so einfache Gebilde zwei verschiedene Entstehungsweisen anzunehmen, für die verschiedenen medianen Drüsen eine synthetische, für die lateralen eine analytische durch Spaltung des Drüsenringes, wo man doch, wie ich zu zeigen hoffe, mit einem einzigen Modus recht wohl auskommen kann.

II. Abschnitt.

Der Grundtypus der Cruciferen-Nektarien.

Gegen die im vorhergehenden Kapitel besprochenen Versuche, die Nektarien der Cruciferen auf einen einheitlichen Grundtypus zurückzuführen, ließen sich, wie wir gesehen haben, mannigfache Einwände erheben, welche zeigten, daß diese Versuche einer genaueren Kritik nicht standzuhalten vermögen. Hildebrands Entwicklungsreihen kommen in ihrer auffallenden Künstlichkeit überhaupt nicht in Betracht. Villanis Bemühung mußte an der Unvereinbarkeit der von ihm angenommenen Entwicklung der lateralen Drüsen der *Brassicaceae* mit seiner Grundannahme von der staminalen Natur der Drüsen scheitern — abgesehen davon, daß

diese letztere Annahme gegenwärtig kaum mehr ernstlich in Frage kommt. Velenovsky und Bayer verwenden bei der Zurückführung der übrigen Drüsentypen auf ihren Grundtypus miteinander unvereinbare Prinzipien und ihre Ableitung leidet außerdem an dem grundsätzlichen Fehler, daß sie mit den Prinzipien der phylogenetischen Systematik unvereinbar ist, indem sie den vollständigsten Typus zum Ausgangspunkt und Grundtypus machen, was entwicklungsgeschichtlich ein nonsens ist.

Nachdem so durch die Kritik der historischen Zurückführungsversuche einige Möglichkeiten ausgeschlossen erscheinen, müssen wir uns nun die Frage vorlegen, welche Möglichkeiten denn überhaupt noch nach Ausschaltung der von anderen Autoren bereits herangezogenen Ableitungsmöglichkeiten übrig bleiben. Hierbei tun wir offenbar am besten, die lateralen und die medianen Drüsen getrennt zu behandeln:

I. Bezüglich der medianen Drüsen existieren folgende Möglichkeiten: a) Der Grundtypus der medianen Drüsen ist die einfache, unter dem längeren Staubgefäßpaare gelegene Drüse, wie sie etwa bei *Barbarea* (Fig. 15, 16, 17) vorkommt. Durch ihre Spaltung geht die paarige oder dreiteilige mediane Drüse, durch ihre seitliche Ausbreitung der mediane Querwall (*Sisymbrium*, Fig. 27) und die seitlichen Verbindungen mit den lateralen hervor. Auf diesen Entstehungsmodus hinausgehende Anschauungen huldigen Hildebrand (z. T.) und Villani, letzterer im Zusammenhang mit der Staminalthorie der Nektarien.

b) Die medianen Drüsen sind aus den seitlichen Ausläufern der lateralen Nektarien hervorgegangen. Paarige mediane Drüsen sind die angeschwollenen Enden der Seitenwände, einfache mediane Drüsen sind die verschmolzenen Enden der Seitenwände, der mediane Querwall ebenfalls. Dreiteilige mediane Drüsen bestehen aus den beiden angeschwollenen Enden der Seitenwände und einem sekundären Keil zwischen ihnen. Theorie von Velenovsky (eine unklare Andeutung auch bei Hildebrand z. T.).

Wer das Tatsachenmaterial aufmerksam studiert, kann gar nicht im Zweifel sein, welcher von diesen beiden Ansichten der Vorzug gebührt. Folgende Tatsachen sprechen eine sehr beredte Sprache zu Gunsten der Velenovskyschen Theorie:

1. Von den durch die einzelnen Autoren angegebenen Gattungen besitzen nach Velenovsky 46%, nach Villani 50% und nach Bayer 56% keine medianen Drüsen, während laterale nirgends fehlen.

2. Die medianen Drüsen fehlen bei manchen Arten, bei deren nächsten Verwandten sie wohl entwickelt sind (z. B. *Cardamine digitata*, *Erysimum Kunzeanum* und *Brassica balearica* nach Velenovsky).

3. Von den lateralen Drüsen gehen oft seitliche Verlängerungen aus, die verschiedene Länge besitzen können und am Ende sehr häufig etwas angeschwollen sind. Solange diese Ausläufer nur kurz sind, kann kein Zweifel sein, daß sie den unteren Drüsen angehören (Fig. 23, 24). Von diesen Ausläufern lassen sich nicht

nur bei verschiedenen verwandten Arten, sondern manchmal auch in den Blüten derselben Art alle nur denkbaren Übergänge bis zu unzweifelhaften oberen Drüsen konstatieren (vgl. S. 351 und S. 352).

4. Solange die Endanschwellung solcher seitlicher Wälle gering ist, kann man nur schwer von besonderen medianen Drüsen sprechen (Taf. XIII, Fig. 15); es bedarf aber nur einer geringen Volumsvermehrung dieser Endanschwellung und die medianen Drüsenhöcker sind fertig (Taf. XIII, Fig. 15). Die Pflanze besitzt in einem solchen Falle 4 mediane Drüsen, welche mit den lateralen Drüsen durch seitliche Wälle von verschiedener Stärke verbunden sind.

5. Die bedeutsamste Tatsache, die auch Velenovsky in ihrer vollen Tragweite erkannt hat, ist die, „daß wenn die oberen Drüsen in Zweizahl und voneinander getrennt stehend vorhanden sind, sie durch keinen noch so kleinen Wall miteinander verbunden sind“¹⁾ (12; S. 43), wohl aber (Fig. 15) sehr oft mit den lateralen. Es ist dies eine Tatsache, die nur durch die obige Annahme erklärbar ist, durch diese aber sehr leicht verständlich ist und direkt gegen die unter a) erwähnte eventuelle Möglichkeit spricht.

6. Bei *Arabis sagittata* finden sich nach Velenovsky bald 4 obere Drüsen, die als die angeschwollenen Enden der Seitenwälle erscheinen, bald nur zwei, indem je zwei sich berührende mediane Drüsen zu einem einzigen Höcker verschmelzen. Derselbe Vorgang findet sich auch typisch bei *Roripa* u. a. (Fig. 12, 13 und 14 in der angegebenen Reihenfolge).

Wir nehmen also die These Velenovskys als allgemeingiltigen Grundsatz an: Die medianen Drüsen sind aus den seitlichen Ausläufern der lateralen hervorgegangen, also sekundäre Gebilde.

Rufen wir uns die auf S. 348 gegebene Übersicht über die Hauptformen der lateralen Drüsen ins Gedächtnis zurück, so erscheint das soeben Gesagte als eine nachträgliche Rechtfertigung der dort gegebenen, die medianen Drüsen vollständig außerachtlassenden Charakteristik der wichtigsten Drüsentypen. Die besonderen Formen der lateralen Drüsen sind es, die für die betreffenden Pflanzen und Pflanzengruppen charakteristisch sind, was ja auch Velenovsky zugibt (vgl. S. 353).

II. Damit ist das Problem des Grundtypus der Cruciferen-Nektarien auf die lateralen Drüsen eingeengt, und wir haben nur mehr zu fragen: welche lateralen Drüsentypen kommen nach dem Ergebnis der historischen Kritik überhaupt noch als Ausgangspunkt der Drüsenentwicklung in Betracht, welche sind sozusagen noch „frei“?

Durch die früheren Ausführungen erscheinen von den auf S. 348 angeführten Drüsentypen bereits ausgeschaltet: der *Sisymbrium*-, der *Heliophila*- und mit diesem zugleich der *Sinapistypus*. Ohne weiteres ist ferner klar, daß auch der *Erysimum*- und der

¹⁾ Sperrung von Velenovsky.

Arabistypus als Ausgangspunkte der Entwicklung nicht in Frage kommen können, da sie eklatante Übergangsformen sind, die sich vom *Sisymbrium*typus einerseits, vom *Sinapis*- resp. *Heliophilatypus* andererseits nur durch ein relatives Plus oder Minus an Umfang des kurzen Filamentes unterscheiden und in anderer Hinsicht je nach der Auffassung auch leicht in den *Alyssum*typus übergeführt resp. aus ihm abgeleitet werden können. Sie sind auf keinen Fall End- oder Anfangstypen, sondern Übergangsformen. Es bleibt also nur mehr der *Alyssum*typus übrig.

Nach dieser Überlegung stellt sich also der *Alyssum*typus als der Grundtypus der Cruciferen-Nektarien dar, von welchem alle übrigen Drüsenformen abzuleiten sind.

Zu demselben Punkt führt uns aber auch eine andere Überlegung. Velenovsky und Bayer haben den „vollständigsten“ Drüsentypus als Grundtypus und Ausgangspunkt ihres Ableitungsversuches aufgestellt. In Obigen wurde das Verfehlte einer solchen Ableitung dargetan und hervorgehoben, daß eine entwicklungsgeschichtliche Ableitung der Drüsen den umgekehrten Weg vom Einfachen zum Zusammengesetzten einschlagen müsse. Unter diesem Gesichtspunkte gibt uns nun Bayers „Übersicht über die Verwandtschaftsverhältnisse“ (vgl. S. 365) selbst unabsichtlich den richtigen Grundtypus an, indem wir nur die Frage zu stellen brauchen, welchen Typus Bayer wohl als den „unvollständigsten“ ansieht. Die Tabelle Bayers weist uns unzweideutig auf den an letzter Stelle stehenden *Alyssum*typus hin (s. S. 367). Würden die beiden Reihen der *Siliculosae* und *Siliculosae* bei Bayer lineare Reihen vorstellen, so brauchte man sie nur umzukehren.

Außerdem aber läßt sich noch eine Reihe von Beobachtungstatsachen anführen, welche einerseits der in Rede stehenden Ansicht unmittelbar oder mittelbar zur Stütze gereichen, während sie ihrerseits in dieser Theorie ihre ausreichende Begründung und Erklärung finden. Es ist mir hingegen aus dem in der zitierten Literatur vorliegenden Beobachtungsmaterial keine einzige Tatsache bekannt, welche mit meiner Ansicht über den Grundtypus der Cruciferen-Nektarien in Widerspruch stünde. Im Folgenden sind die Tatsachen und Beobachtungen, welche die Theorie fester begründen sollen, der Reihe nach besprochen.

1. Der *Alyssum*typus wird von den Autoren bei einem großen Prozentsatz der untersuchten Pflanzen angegeben. Sieht man von der besonderen Gestaltung der Drüsen vollständig ab und rechnet alle Pflanzen zum *Alyssum*typus, deren lateraler Drüsenring nach der Terminologie von Velenovsky vorn und hinten offen erscheint, ohne Rücksicht darauf, ob die rechts und links vom kurzen Filament gelegenen Drüsen mehr oder weniger umfassend (halbkreisförmig), mehr oder weniger breit, hoch oder niedrig sind, so ergeben sich bei den vier in Betracht kommenden Arbeiten von Velenovsky, Villani, Bayer und Hildebrand rund 30%; bald etwas mehr, bald weniger, das hängt von der systematischen Stellung der untersuchten Pflanzen und von der subjektiven Auffassung des Autors ab, was später noch einmal zur

Sprache kommt. Jedenfalls ist festzuhalten, daß rund ein Drittel der untersuchten Pflanzen an und für sich schon den reinen Alyssumtypus zeigt.

2. Die Drüse des Arabistypus ist außen meist mehr oder weniger tief gespalten oder eingesattelt und zugleich mehr oder weniger im Grundriß verschmälert.¹⁾ Die diesbezüglichen Angaben bei Velenovsky und Bayer sind zahlreich. In einer dem Sachverhalt vielleicht besser angepaßten Ausdrucksweise als der obigen, die sich an den Sprachgebrauch von Bayer und Velenovsky anlehnt, lautet diese Beobachtungstatsache: der drüsige Halbring des Arabistypus kulminiert meist links und rechts vom kurzen Filament, an denselben Stellen, wo die freien Drüsen des Alyssumtypus lokalisiert sind.

Typisches Beispiel: *Arabis arenosa* (Fig. 15) und *Aubrietia* (Fig. 1—3).

3. Der drüsige Halbring des Erysimumtypus ist hinter dem kurzen Filament meist mehr oder weniger tief gespalten oder mindestens eingekerbt und zugleich verschmälert; er besitzt also ebenfalls zwei Kulminationspunkte rechts und links vom kurzen Filament, denn hier ist die Drüse am mächtigsten und höchsten.

Typisches Beispiel: *Chorispora iberica* (Fig. 20).

4. Der Drüsenring des Sisymbriumtypus ist meist hinten und vorn oder mindestens an einem dieser beiden Punkte mehr oder weniger stark vertieft und verschmälert, er kulminiert ebenfalls rechts und links vom kurzen Staubgefäß und hat hier in der Regel seinen breitesten Grundriß. Hierher *Arabis colorata* (Fig. 8) und *Sisymbrium erysimoides* (Fig. 26).

5. In den besonderen Formen des lateralen Drüsenwulstes lassen sich besondere Formen des Alyssumtypus direkt wiedererkennen. Der lateral-vierdrüsige oder Alyssumtypus besteht in den meisten Fällen aus vier Drüsen von dreiseitiger, schief-pyramidalen Gestalt. Betrachten wir sie etwas genauer (Fig. 11, 18). Sie stehen rechts und links von jedem kurzen Filament auf der nach vorn zu geneigten schiefen Ebene des Torus und zwar so, daß ihre längste Seitenkante fast genau von oben hinten nach vorn unten verläuft, während die beiden kürzeren, annähernd gleichlangen Seitenkanten von der Spitze der Pyramide nach rechts und links abfallen. Da nun die Spitze der Pyramide mehr oder weniger weit nach rückwärts gerückt erscheint, so fällt die hintere Seitenfläche der Pyramide nahezu vertikal ab und läuft dem Frucktknoten annähernd parallel. Die einander gegenüberliegenden Basisecken der beiden Pyramiden nähern sich hinter dem kurzen Filament oft fast bis zur Berührung (Taf. XIII, Fig. 11, 18).

¹⁾ Zu diesem Punkte und zu den folgenden Punkten 3, 4 und 6 vergleiche man die im Vorhergehenden und insbesondere in den systematischen Übersichten von Velenovsky und Bayer von mir durch Sperrung und Ausrufungszeichen (!) hervorgehobenen Stellen. Sie haben den Zweck, das in den eben genannten Punkten Vorgebrachte zu belegen.

Und nun betrachte man im Gegensatz zu den so charakterisierten freien Drüsen von *Alyssum incanum* den drüsigen Ring oder Halbring von *Sisymbrium Sophia* in Figur 19. Sind nicht rechts und links vom Staubgefäß, durch die vordere und hintere Einkerbung voneinander getrennt, ganz dieselben zwei schiefen dreiseitigen Pyramiden zu sehen? — Oder man betrachte die Gegenüberstellung der beiden Figuren 5 und 6. Sind die freien Drüsen von Figur 5 (*Draba verna*) in der Figur 6 (*Chamaeplium*) nicht wiederzuerkennen? Solche Gegenüberstellungen ließen sich noch in größerer Zahl machen. Man decke ferner in Figur 15 (*Arabis arenosa*) den unteren Teil der lateralen Drüsen ab, der offenbar sehr flach ist, und es bleiben zwei abgerundet dreiseitige Pyramiden übrig, wie in Figur 11 oder 18.

6. Die Drüsen des Sinapistypus sind nicht selten zweihöckerig bis zweilappig und zeigen darin Spuren ihrer Herkunft aus den freien Drüsen des Sisymbriumtypus. Schon in einigen Diagrammen Velenovskys (Fig. 28, 29) und Bayers (1; Taf. 5, Fig. 5 f.) ist diese Paarigkeit der Drüsen des Sinapistypus deutlich zu erkennen. Man findet aber bei allen genannten Autoren dahinzielende Bemerkungen, von welchen einige in Velenovskys systematischer Übersicht zitiert sind (vgl. S. 363). In Figur 21 habe ich eine Abbildung Velenovskys reproduziert, welche eine zweilappige, also an zwei Stellen kulminierende laterale Drüsen des Sinapistypus in Seitenansicht zeigt. Figur 21 und 22 bieten eine ähnliche Gegenüberstellung wie die im vorhergehenden Punkte herangezogenen. In Figur 21 sind, entsprechend vergrößert und verschmolzen, die freien Drüsen der Figur 22 wiederzuerkennen. Daß mit diesen Hinweisen auf die Ähnlichkeit der Drüsen hier und oben keine nähere systematische Verwandtschaft der betreffenden Pflanzenpaare gemeint ist, glaube ich nicht eigens hervorheben zu müssen.

7. Die Richtung der Variabilität der lateralen Drüsen bei derselben Pflanze. Daß die lateralen Pflanzen stark variieren können, hat Velenovsky besonders betont. In dem Zitat auf Seite 355 ist darüber einiges zu lesen. Hier interessiert uns insbesondere der Passus, daß die lateralen Drüsen an ganz unbestimmten Stellen eingeschnitten oder eingeschnürt sein können, daß sie an diesen Stellen manchmal offen, manchmal ganz (geschlossen) sein können. Sehen wir im deskriptiven Teile seiner Arbeit nach, welche Stellen der lateralen Drüsen in der gesamten Art variieren können, so finden wir aber fast ausschließlich die Stellen vor und hinter dem kurzen Filament in der (transveralen) Symmetrieebene der Blüte in dieser Weise variabel. Nach unserer Anschauung sind dies die Verwachsungsstellen zwischen den ursprünglich freien Höckern des Grundtypus, der in diesen Variationen immer wieder zutage tritt. Es ist also aus den Arbeiten Velenovskys und Bayers selbst zu ersehen, daß die größte Variabilität der lateralen Drüsen nicht an unbestimmten, sondern im Gegenteil an genau bestimmten Stellen stattfindet: vor und hinter dem kurzen Staubgefäß. Schon

eine Prüfung der systematischen Übersichten Velenovskys (S. 356) und Bayers (S. 365) zeigt dies zur Genüge.

8 Die Widersprüche zwischen den Autoren. Dieses Moment war es, das mich zu genauerem Studium der Cruciferen-Nektarien veranlaßte und dem diese Arbeit ihre Entstehung verdankt.

Die erste Abhandlung, die ich las, war die Bayers (1). Dieser erwähnt zahlreiche Widersprüche zwischen seinen (zugleich Velenovskys) Beobachtungen und denjenigen älterer Forscher bezüglich der feineren Gestaltung der Honigdrüsen, insbesondere aber der lateralen.

Die Erklärung, durch „nicht genügend gründliche Beobachtung“ (1; S. 157), die Bayer einer Angabe Boissiers gegenüber sich zurechtlegte, konnte mich schon deshalb nicht befriedigen, da die Zahl der einander widersprechenden Angaben denn doch zu groß ist, als daß dieses Auskunftsmittel allgemein zutreffen könnte, wobei noch hinzukommt, daß Bayer nicht nur von den älteren Autoren (auch von Velenovsky), sondern sogar von der gleichzeitigen Arbeit Villanis in seinen Angaben abweicht.

Ich stellte mir vielmehr die Frage, ob sich nicht aus einer Zusammen- und Gegenüberstellung der einander widersprechenden Literaturangaben eine Orientierung der Widersprüche nach gewissen Richtungen herauslesen ließe, welche Licht auf das Problem werfen könnte. Diese Methode hat sich tatsächlich erfolgreich erwiesen, diese Zusammenstellung war es, die in mir zuerst den Gedanken weckte, der Alyssumtypus müsse der Grundtypus der Cruciferen-Nektarien sein.

Es würde den Umfang dieser Arbeit allzusehr vermehren, wollte ich eine vollständige Zusammenstellung der widersprechenden Angaben geben. Ich habe es vorgezogen, eine Auswahl aus den Angaben der übrigen Autoren zu den in der systematischen Übersicht Velenovskys niedergelegten Angaben (S. 356 ff.) in Gegensatz zu stellen.

Daß sich in diesen einander widersprechenden Angaben eine ganz bestimmte allgemeine Tendenz ausspricht, ist ohne weiteres klar und läßt sich kurz folgendermaßen formulieren:

a) Wo der eine Beobachter einen einfachen, außerhalb oder innerhalb des kurzen Staubgefäßes gelegenen Drüsenhöcker beschreibt, findet der andere eine zweilappige Drüse oder zwei sich berührende Drüsen oder gar zwei getrennte, rechts und links vom kurzen Filament liegende Drüsenhöcker.

b) Wo der eine Beobachter einen mehr oder weniger geschlossenen oder nur auf einer Seite (außen oder innen) offenen, also mehr oder weniger halbkreisförmigen Drüsenwulst rings um den kurzen Staubfaden herum antrifft, beobachtet der andere einen außen und innen offenen Wulst oder zwei seitliche Höcker, die nur durch einen (oder zwei) niedrigen und schmalen drüsigen Streifen miteinander in Verbindung stehen, oder er leugnet gar jeden Zusammenhang und spricht von zwei vollständig getrennten, selbstständigen Höckern zu beiden Seiten des kurzen Staubfadens.

Sind so die Widersprüche auf eine einfache allgemeine Formel gebracht, so sieht man ganz deutlich, daß sie alle auf denselben Punkt hinzielen: nach den gesonderten lateralen Drüsen des Alyssumtypus. Die Lösung der zahlreichen Widersprüche ist demnach in folgenden Momenten zu suchen, wenn wir von ungenauen Beobachtungen, die in vereinzelt Fällen vielleicht nicht ausgeschlossen sind, absehen:

a) In der individuellen Variabilität der Drüsen in den oben angegebenen Richtungen. Sie wurde übrigens schon von H. Müller nachgewiesen (6; S. 164 ff.). Villani (13; S. 429) leugnet zwar den Einfluß von Standorts- und Ernährungsverhältnissen auf die Form der Drüsen, aber angesichts der erdrückenden Anzahl der gegenteiligen Angaben von H. Müller (a. a. O.) und Velenovsky (s. S. 365 ff.) ist daran nicht mehr zu zweifeln.

b) In der subjektiven Auffassung der verschiedenen Forscher. In diesem Punkte liegt meiner Ansicht nach die Wurzel für die Überschätzung des geschlossenen Drüsenwulstes durch Velenovsky und Bayer. Beide sehen die Drüsen flächenhaft, im Grundriß, oder interpretieren sie doch wenigstens so. Während aber Velenovsky dem Relief immerhin noch mehr Gerechtigkeit widerfahren läßt, behandelt es Bayer äußerst stiefmütterlich. Überall sucht er die einzelnen Drüsenhöcker durch drüsige Streifen in Verbindung zu setzen, die feinsten Verbindungsbrücken werden systematisch verwertet, dabei aber das Relief, die Körperlichkeit der Drüsen übersehen.

Villani hingegen, dem es nicht um den Grundriß, sondern, im Anschluß an Hildebrand, um die Zahl der Drüsen zu tun ist, zählt die Gipfelungen des Drüsenreliefs und tut dabei entschieden des guten zu viel, indem er sekundäre Gipfel mit primären auf gleiche Stufe stellend, Cruciferen mit 8 und 10 Drüsen anführt.

Der Verschiedenheit der Auffassung entspricht die Divergenz des sprachlichen Ausdruckes für denselben objektiven Befund. Ein Beispiel:

Neslia paniculata.

Velenovsky (12; S. 34): „untere Drüsen . . . hinten stets offen, vorne ganz, aber durch einen Sattel oft tief eingeschnürt.“

Villani (13; S. 403): „die zwei an den Seiten des kurzen Staubgefäßes gelegenen Drüsen fließen manchmal außerhalb dieses Staubgefäßes zusammen.“

Eines der charakteristischsten Beispiele, wie von Velenovsky das Relief der lateralen Drüsen vernachlässigt wird, ist *Arabis arenosa* Scop., deren Drüsen in Figur 15 nach der Abbildung Velenovskys wiedergegeben sind. Letzterer beschreibt die laterale Drüse dieser Pflanze folgendermaßen (11; S. 13): „Die unteren sind hinten mit ganzem Durchmesser offen, vorne aber durch einen tiefen Sattel geteilt (aber doch geschlossen), so daß jede seitliche Hälfte mit einer kugeligen Anschwellung (stluštělým kulovitým tvarem) endigt.“ Daß diese Beschreibung der Figur

nicht entspricht, braucht nicht erst hervorgehoben zu werden. Davon, wo die lateralen Drüsen ihre höchsten Punkte haben, ist hier kein Wort gesagt. Man decke aber nur die durchaus sekundären unteren „kugeligen Anschwellungen“ ab, und man wird die abgerundet-dreieitigen Pyramiden rechts und links vom kurzen Staubgefäß vor sich haben, wie sie im *Alyssum*-typus so häufig sind (vgl. Fig. 11. und 18).

Anstatt zu sagen, der Drüsenring sei vorn (oder hinten) eingesattelt u. s. w., hätte man nur sagen müssen, der Drüsenring sei an den Seiten des kurzen Filaments am mächtigsten und höchsten, so hätte der sprachliche Ausdruck zu den getrennten lateralen Drüsen des *Alyssum*-typus hinüberleiten müssen, insbesondere wenn man dem Sachverhalt gemäß noch hinzugefügt hätte: die Kulminationspunkte rechts und links vom kurzen Filament liegen meist etwas nach oben zu, an derselben Stelle, wo auch die getrennten Drüsen von *Alyssum* u. a. meist liegen. Vgl. die Figuren 6, 8, 11, 15, 20.

Bei der Beschreibung desselben Befundes liegt also dem sprachlichen Ausdruck des einen Forschers die Vorstellung von zwei räumlich getrennten Drüsen, dem des anderen die Vorstellung von einem Drüsenring zugrunde. Es liegt eben im Wesen der Sprache, daß sie den Objekten nicht vollständig adaequat sein kann, indem jeder sprachlichen Form vielfach bereits eine Idee zugrunde liegt, die ins Objekt etwas fremdes hineinträgt.

c) In dem verschiedenen Alter der untersuchten Blüten. Über das Alter der untersuchten Blüten finden sich bei den Autoren keine Angaben. Mit Unrecht, denn der verschiedene Alterszustand der Blüten hat sicherlich großen Einfluß auf die Form und Größe der Drüsen, und es ist gar nicht abzusehen, wieviele der einander widerstreitenden Angaben der verschiedenen Autoren auf Rechnung dieses Momentes zu setzen sind. Denn alle Organe der Blüte und der Pflanze überhaupt entwickeln sich ontogenetisch aus ihren Anlagen, so daß ihre Jugendstadien ein ganz anderes Aussehen haben können als die endgiltigen Entwicklungsstufen. Je nach der Entwicklungsstufe der der Beschreibung zugrunde gelegten Blüte muß dann selbstverständlich die Charakteristik der Drüsen verschieden ausfallen.

9. Einige Formen der lateralen Drüsen des *Erysimum*-, *Sisymbrium*- und *Arabistypus* scheinen unserer Theorie zu widersprechen und zwar insofern, als sie die mehrfach erwähnten Einkerbungen vor resp. hinter dem kurzen Filament nicht zeigen, vielmehr gerade in der Transversalen am stärksten sind, ihre Kulminationspunkte also nicht rechts und links vom kurzen Filament resp. von der Transversalen, sondern in dieser selbst besitzen. Hierher gehören Arten von *Sisymbrium*, *Erysimum*, *Barbarea*, die Gattung *Lunaria* und die Sektion *Euarabis* mit *A. alpina* und *albida* (Taf. XIII; Fig. 7, 9, 16, 17, 4).

Wenn wir zunächst *Euarabis* außer Betracht lassen, so läßt sich für die übrigen Fälle im allgemeinen auf die interessante Abbildung verweisen, die Velenovsky von *Vesicaria gracilis* gibt

(Fig. 25), deren paarige laterale Drüsen einander hinter dem kurzen Filament bis auf einen sehr feinen vertikalen Spalt genähert sind. Ihre Kulminationspunkte liegen also knapp rechts und links neben diesem Spalt. Bei einer Verschmelzung muß der entstehende Drüsenwulst hinter dem Staubgefäß in der Mittellinie am höchsten werden. Dies im allgemeinen.

a) Im besonderen sind aber die Drüsenwülste bei einigen Arten von *Sisymbrium*, *Erysimum* und *Barbarea* nicht nur oft hinter dem kurzen Filament am höchsten, sondern auch dreihöckerig bis dreilappig mit kulminierendem Mittelhöcker (Taf. XIII; Fig. 16, 17). Diese Formen aus unserer Theorie zu erklären, möchte vielleicht schwierig erscheinen, wenn nicht Velenovsky selbst uns die Lösung im vorhinein in die Hand gegeben hätte. Ich verweise auf die Drüse von *Barbarea stricta* (Fig. 16) und auf die zitierten Ausführungen Velenovskys über sekundäre Keile, die nach ihm ja auch für laterale Drüsen Geltung haben (s. S. 352). Ich halte den mittleren Höcker von *Barbarea stricta* für einen solchen sekundären Keil, und wir müssen in einem solchen Falle die Drüsen als offen auffassen (Velenovsky 12; S. 6).

Bei den anderen in Rede stehenden Pflanzen ist die sekundäre Natur des Mittelhöckers nicht immer so deutlich wie bei *Barbarea stricta*, sondern durch Verschmelzung und Ausgleichung verwischt. Bei *Barbarea* finden sich beide Formen in derselben Gattung vereinigt: bei *B. stricta* ist zwischen den beiden seitlichen Erhebungen ein akzessorischer Keil eingeklemmt, so daß die Drüse dreilappig erscheint (Fig. 16), bei *B. vulgaris* haben sich die Furchen zwischen den drei Höckern etwas ausgeglichen, so daß die Drüse nur mehr schwach dreihöckerig mit größerem Mittelhöcker erscheint (Fig. 17). Die Zitate auf Seite 357 zeigen aber mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit, daß, wenn bei *B. vulgaris* schon eine dreihöckerige laterale Drüse vorkommt, sie nicht ausschließlich dreihöckerig vorkommt, sondern auch zweihöckerig oder zweilappig (Villani 13; S. 405), während H. Müller sogar zwei freie Drüsenhöcker an den Seiten des kurzen Staubfadens gefunden hat (6; S. 164). Hier haben wir also alle Übergänge von den freien Drüsen des Alyssumtypus bis zu der dreihöckerigen Drüse des Erysimumtypus bei einer und derselben Pflanze.

b) Die laterale Drüse von *Arabis alpina* und *albida* umgibt das kurze Filament von außen und endigt in einem zungenförmigen Anhängsel, das in den Kelchsack der lateralen Sepala hineinhängt (Taf. XIII, Fig. 4). Läßt sich diese Form auf den Alyssumtypus zurückführen? Anstelle einer besonderen Antwort auf diese Frage stelle ich die fragliche Drüse in eine Reihe mit den Drüsen der Gattung *Aubrietia*: Fig. 1—3 und verweise auf die Worte Boissiers über die Drüsen dieser Gattung (2; S. 250): „Glandulae valvares geminae (! im Gegensatz zu Velenovsky) saepe in unam coalitae basi deflexa elongatae. — Genus glandularum formâ *Arabidis* sectionem *Euarabidem* referens.“

Wer weiß, ob nicht auch bei *Euarabis* Einkerbungen an der

Spitze des Anhängsels vorkommen, jedoch von Velenovsky und Bayer für unwichtig gehalten, und deshalb nur Drüsen ohne solche abgebildet worden sind? Man könnte die Ähnlichkeit zwischen den Drüsen von *Euarabis* und *Aubrietia* vielleicht für zufällig halten, sie hat jedoch ganz entschieden sogar systematische Bedeutung, wie weiter unten noch ausgeführt wird. Die lateralen Drüsen von *Aubrietia* hat Velenovsky selbst auf den Alyssumtypus zurückgeführt. Siehe unten.

c) Nun bleibt nur noch die „dreizipfelige“ Drüse von *Lunaria* zu erklären (Fig. 7 und 9). Ich kann mir die Sache leicht machen, indem Velenovsky selber die Drüse von *Lunaria* auf dem Umweg über *Aubrietia* merkwürdigerweise aus dem Alyssumtypus ableitet: „Die Drüsen dieser Gattung (*Aubrietia*) sind von so sonderbarem, eigenartigem Typus, daß wir nirgends bei einer anderen Crucifere etwas ähnliches vorfinden. (?) Wir können diese Form dadurch auf den gewöhnlichen Drüsentypus in der Abteilung der *Siliculosae* zurückführen, daß wir sie als zwei untere, nach vorne stark herabgedrückte und mit den vorderen Enden einander genäherte und verwachsene Drüsen auffassen können. Wenigstens berechtigen uns die sich beständig wiederholenden zwei großen vorderen Hörnchen und die oft tiefe Spaltung¹⁾ dieser Hörnchen fast bis zum Staubfaden selbst (z. B. bei *A. Columnae*!) zu dieser Auffassung. Und denken wir uns noch diese Drüsen auch hinten vollständig geschlossen, so erhalten wir die Drüsengestalt der folgenden Gattung *Lunaria*, so daß wir sehen, daß auch die sonderbare Form der Drüsen bei *Lunaria* zum Drüsentypus der *Siliculosae* gehört“ (12; S. 24), welcher letzterer bekanntlich nach Velenovsky der Alyssumtypus ist (vgl. S. 360).

Unbefangen betrachtet gehört die Drüse von *Aubrietia* dem *Arabis*-, die von *Lunaria* dem *Sisymbrium*typus an. Würde Velenovsky sich die Mühe genommen haben, sie aus dem Alyssumtypus abzuleiten, wenn die beiden Gattungen anstatt *siliculos* — *siliquos* wären? Doch darüber später.

Jedenfalls ist aus dem Obigen zu ersehen, daß auch diese scheinbar widerstreitenden Fälle mit der größten Leichtigkeit, zum Teil mit Velenovskys eigenen Prinzipien aus dem Alyssumtypus abgeleitet werden können. Es gibt keine Gattung der Cruciferen, bei welcher nicht die eine oder die andere Art wenigstens, wenn schon nicht alle, auf den Alyssumtypus zurückweisende Spuren an ihren Drüsen aufweisen würden.

10. Ein weiteres Augenmerk von nicht zu unterschätzender Tragweite sehe ich in einigen Bemerkungen Hildebrands und H. Müllers, die meiner Ansicht nach bisher nicht genügend gewürdigt worden sind. Ich zitiere einige hierhergehörige Stellen aus Hildebrand (5): „*Cheiranthus Cheiri* hat am Grunde der kurzen Filamente einen Wulst, von welchem zwei Spitzen nach außer-

¹⁾ Man beachte, daß in diesem Falle ganz ausnahmsweise die Spaltung der lateralen Drüsen an dieser Stelle ganz in meinem Sinne gedeutet wird!

halb rechts und links hervortreten, die den Honigsaft in die Aussackung des Kelchblattes ausscheiden“ (S. 12). — „Bei *Aubrietia Pinardi* steht am Grunde eines jeden kurzen Filamentes eine zwei- zipfelige Saftdrüse, und ihre beiden Zipfel, die sehr stark ausscheiden, hängen in die Aussackung des Kelchblattes hinein“ (S. 13). — *Rapistrum rugosum*: „Innen am Grunde ihrer Filamente steht eine (laterale) Saftdrüse von breitgezogener Gestalt, die an zwei Stellen Saft ausscheidet“ (S. 25). — „Bei *Brassica Napus* hingegen sind zwei der Saftdrüsen, nämlich die an der inneren Basis der kürzeren Filamente gelegenen, größer als die beiden anderen und scheiden an zwei Stellen Saft aus“ (S. 27). — Bei *Dentaria pinnata* „findet sich nämlich außer der an der Außenseite der Basis der kurzen Filamente stehenden, an zwei Stellen ausscheidenden, zweihöckerigen Saftdrüse . . .“ (S. 31).

H. Müller (6): Bei *Draba aizoides* „habe ich nur zwei die Basis der beiden kürzeren Staubfäden außen und an den Seiten umwallende fleischige Wülste bemerkt, die vier in den vier Winkeln zwischen je einem kürzeren und längeren Staubfaden sitzen bleibende Honigtröpfchen absondern“ (S. 164). — *Arabis bellidifolia*: „Außerdem ist jeder der beiden kürzeren Staubfäden an seiner Basis außen von einem grünen fleischigen Wulst umwallt, der rechts und links je einen Tropfen Honig hervortreten läßt.“

Diese Zitate stellen fest, daß morphologisch scheinbar einfache Drüsenhöcker des Sinapistypus und laterale Drüsenringe tatsächlich physiologisch paarig sind. Die sezernierenden Stellen liegen rechts und links vom kurzen Staubgefäß oder von der lateralen Symmetrieebene. In der physiologischen Paarigkeit kommt aber morphologisch der Alyssumtypus zum Vorschein.

Ziehen wir aus den vorausgegangenen Überlegungen die Summe, so ergibt sich im Zusammenhang mit der Theorie Velenovskys von der Entstehung der medianen Drüsen aus den lateralen der Satz: Der lateral-vierdrüsige Nektarientypus oder der Alyssumtypus stellt den Grundtypus der Cruciferen-Nektarien dar, von welchem sich alle übrigen Drüsenformen durch einfache Prinzipien (Vergrößerung oder Ausbreitung auf dem Torus und damit direkt zusammenhängender Verschmelzung ursprünglich getrennter Drüsenhöcker) ableiten lassen:

1. Durch Berührung und schließliche Verschmelzung der an und für sich meist hinter dem kurzen Staubgefäß genäherten freien Drüsenhöcker entsteht der nach der Terminologie von Velenovsky außen mehr oder weniger offene, innen ganze Drüsenwulst des Erysimumtypus.

2. Waren die verschmelzenden Drüsen nur klein und ohne herablaufende Verlängerungen nach unten, dann ist das Verschmelzungsprodukt nicht oder nur wenig umfassend: die laterale Drüse des Sinapistypus.

3. Verschmelzen die herablaufenden Enden der freien Drüsenhöcker unter (vor) dem kurzen Filament, so entsteht der innen mehr oder weniger offene, außen ganze Drüsenwulst des Arabistypus.

4. Bei weitgehender Verschmelzung und geringer Umfassung des kurzen Filamentes entsteht der Heliophilatypus. (Bisher nur bei dieser Gattung konstatiert. Das hängt wohl mit der Tatsache zusammen, daß die freien Drüsenhöcker des Alyssumtypus meist nach oben gerückt sind, also eine vollständige Verschmelzung unter dem kurzen Filament wie bei *Heliophila* zu einer einfachen Drüse ganz naturgemäß selten vorkommen muß.)

5. Verschmelzen die sich ausbreitenden freien Drüsen vorn und rückwärts, so entsteht der ringsum geschlossene Wulst des Sisymbriumtypus.

6. Neben und gleichzeitig mit diesen Vorgängen spielen sich an den lateralen Drüsen jene Veränderungen ab, welche nach Velenovsky zur Bildung der medianen Drüsen Veranlassung geben können.

Endlich sei noch hervorgehoben, daß die hier vorgetragene Ansicht von dem Grundtypus der Cruciferen-Nektarien in gewissem Sinne auf ihre Richtigkeit geprüft werden kann, und zwar durch die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der Drüsen. Ist meine oben dargelegte Ansicht richtig, dann ist zu erwarten, daß bei allen Cruciferen die lateralen Drüsen in Form von getrennten, rechts und links vom kurzen Filament zur Entwicklung gelangenden Höckern angelegt werden. Die medianen Drüsen könnten in einigen wenigen Fällen vielleicht (*Brassicaceae* z. B.) schon eine derartige Selbständigkeit erlangt haben, daß sie vielleicht ebenfalls getrennt angelegt werden. Jedenfalls aber haben wir Gelegenheit, durch Untersuchung nicht nur der fertigen Drüsen wie bisher, sondern auch ihrer Jugendstadien in jüngeren Blüten und noch uneröffneten Blütenknospen die noch nahezu unbekannte Entwicklung der Honigdrüsen zu studieren und auch auf diese Weise unsere obige These zu erweisen.

Aus einem derartigen entwicklungsgeschichtlichen Studium der Drüsen dürften überhaupt noch mannigfache Aufschlüsse nicht nur über die gegenseitigen Beziehungen der Drüsen zueinander, sondern auch über die systematischen Beziehungen der einzelnen Cruciferen und Cruciferengruppen zueinander zu erlangen sein.

Soweit es meine durch die Berufstätigkeit und verschiedene andere Probleme stark in Anspruch genommene Zeit gestattet, werde ich in der Folge auch diesen Fragen meine Aufmerksamkeit zuwenden.

III. Abschnitt.

Die systematische Bedeutung der Nektarien.

Die gewonnene Erkenntnis von dem einheitlichen gemeinsamen Grundtypus der Cruciferen-Nektarien muß selbstverständlich auch

auf die systematische Bewertung und Verwendung der Drüsen von größtem Einfluß sein. Es liegt jedoch nicht in meiner Absicht, an meine obigen Ausführungen weitgehende Schlußfolgerungen zu knüpfen oder eine selbständige neue Einteilung der Cruciferen auf Grundlage ihrer Drüsenausbildung zu versuchen, und zwar aus verschiedenen Gründen:

1. Vor allem schon deshalb, weil ich die Drüsen bisher noch zu wenig aus eigener Anschauung am lebenden Objekt kannte und das literarisch festgelegte Tatsachenmaterial, wie aus den vorausgegangenen Ausführungen sich ergibt, infolge mannigfacher Umstände nicht zuverlässig, und eindeutig genug ist, um einem neuen Einteilungsversuch zur Grundlage zu dienen.

2. Dies hängt hauptsächlich damit zusammen, daß die Verhältnisse und Beziehungen der Drüsengestalt zu den Bedingungen der Außenwelt noch fast gar nicht studiert sind. Auf die große Variabilität der Drüsen wurde oben schon mehrfach hingewiesen. Die Bedingungen und Gesetze dieser Variabilität, die Abhängigkeit der Drüsengestalt von Standorts- und Ernährungsverhältnissen, vom Insektenbesuch, vom Entwicklungsstadium der Blüte, ja vielleicht auch von der Belegung resp. Nichtbelegung der Narbe sind noch in jeder Hinsicht nahezu unbekannt. Da die Honigdrüsen aber den vitalsten Bedürfnissen der Pflanzen, der Fortpflanzung, zu dienen bestimmt sind, so ist ein Einfluß dieser Verhältnisse auf ihre Form und Ausbildung von vornherein höchst wahrscheinlich, so daß die bisherigen Versuche, ein Cruciferensystem auf Grund der Drüsenausbildung aufzustellen wohl als verfrüht zu bezeichnen sind.

Die große Gefahr, in die man bei derartigen verfrühten Einteilungsversuchen unausbleiblich geraten muß, ist eben die, variable Anpassungsmerkmale für konstante Organisationscharaktere zu halten und ihnen systematischen Wert zuzuschreiben. Bevor man also ernstlich wird daran gehen können, ein Cruciferensystem mit Hilfe der Nektarien aufzubauen, wird man zuerst gewisse Vorfragen erledigen müssen, die für die systematische Verwertung der Drüsen von großer Bedeutung sind: Einfluß der Standorts- und Ernährungsverhältnisse (Gartenkultur), ermöglichter und verhinderter Insektenbesuch, Alter und Deflorationszustand der Blüte.

3. Es spricht ja schon die Tatsache, daß — wenigstens unseren gegenwärtigen Kenntnissen nach — nahe verwandte Arten derselben Gattung dennoch verschiedene Drüsentypen besitzen können (z. B. *Malcolmia* und *Biscutella*; s. O.), dafür, daß die abgeleiteten Drüsentypen in vielen Fällen nur Anpassungsformen an verschiedene äußere Faktoren sein dürften. Wenn man aber bedenkt, daß die Variations- und Entwicklungsmöglichkeiten der Drüsen vom gemeinsamen Grundtypus aus sich doch nur innerhalb eines relativ begrenzten Spielraumes betätigen können, so wird man einsehen, daß bei den abgeleiteten Drüsentypen sehr leicht Konvergenzen vorkommen können, d. h. daß aus dem gemeinsamen Grundtypus sich an verschiedenen Stellen der Entwicklungsreihen gleiche Drüsentyphen unter denselben oder ähnlichen Bedingungen entwickelt haben können. Die Ähnlichkeit der Drüsenform muß

also nicht unbedingt für eine natürliche Verwandtschaft sprechen — vorausgesetzt daß der konstatierte Drüsentypus überhaupt ein konstantes Merkmal ist.

Trotz dieser einschränkenden Bemerkungen bin ich jedoch weit entfernt davon, den Honigdrüsen der Cruciferen vielleicht jeden systematischen Wert überhaupt abzusprechen. Im Gegenteil. Ich glaube, daß das Studium der Nektarien sehr wohl geeignet ist, über die Verwandtschaftsverhältnisse der Cruciferen Licht zu verbreiten, nur halte ich eben hierbei gewisse Kautelen für notwendig, die sich nur nach Erledigung der oben gestellten Vorfragen mit Sicherheit dürften treffen lassen.

Wenn ich daher im Folgenden trotzdem versuche, — nicht ein systematisches Schema zu geben, sondern einige Gesichtspunkte in systematischer Richtung anzugeben, so bin ich mir vollständig bewußt, daß dies auf Grund eines unzulänglichen Materials geschieht. Immerhin aber glaube ich, daß insbesondere durch einen Vergleich der Drüsenausbildung mit dem anatomischen Merkmal der Myrosinzellen die systematische Bedeutung der Honigdrüsen ins rechte Licht gerückt wird, das andererseits wieder auf die Myrosinzellen als systematisches Merkmal zurückstrahlen muß.

1. Vor allem erscheint mir der oben erbrachte Nachweis, daß allen Nektarienformen der Cruciferen mehr oder weniger deutlich ein einziger gemeinsamer Grundtypus zugrunde liegt, der bei genauerer Betrachtung doch nur wenig variiert erscheint, als ein weiterer Beitrag zu der längst bekannten Tatsache, daß die Cruciferen in morphologischer Hinsicht eine außerordentlich gleichförmige und in ihrem Grundcharakter wenig abgeänderte Familie darstellen.

2. Aus der Existenz zahlloser Übergänge zwischen den wichtigeren Drüsentypen schließe ich, daß es vielleicht später einmal leichter sein werde, auf Grund der Honigdrüsen phylogenetische Reihen zu konstruieren, als die Drüsen zur Trennung und Unterscheidung von Verwandtschaftsgruppen zu verwenden. Das wäre selbstverständlich kein Nachteil, im Gegenteil. Vorausgesetzt natürlich wieder, daß es sich um konstante Merkmale handelt, was aber erst festzustellen sein wird.

3. Der einheitliche Grundtypus der Honigdrüsen deutet auf einen gemeinsamen Vorfahrenstamm hin, dessen letzte Auszweigungen die heutigen Cruciferen repräsentieren.

4. Von dem gemeinsamen Vorfahrenstamm scheinen sich die *Brassicaceae* (*Orthoploceae*) am meisten entfernt zu haben:

a) durch die charakteristische Verschmelzung der lateralen paarigen Drüsenhöcker hinter dem kurzen Staubfaden zu einer einzigen Drüse, die jedoch Spuren der ursprünglichen Zweiheit vielfach noch erkennen läßt.

b) Durch Fixierung einer einzigen oberen Drüse unter jedem langen Staubgefäßpaare und Rückbildung der die lateralen mit den medianen ursprünglich verbindenden Seitenwälle.

c) Durch die grundsätzlich abweichende Wurzellage im Samen.

Daß die *Orthoploceae* anatomisch bezüglich der Eiweiß-Idioblasten durchaus einheitlich sind (*Exo-Idioblastae*) wurde an anderer Stelle gezeigt (9; S. 283).

Da nun die *Orthoploceae* nach der Ausbildung ihrer Nektarien das Ende eines besonderen Entwicklungszweiges der Cruciferen repräsentieren, so kommt man unwillkürlich zu der Vermutung, daß dann vielleicht auch der Idioblastentypus der *Orthoploceae*, also die Mesophyll-Idioblasten, ein Endtypus sein könnte. Meine gegenwärtigen Untersuchungen haben mir nun tatsächlich gewisse Andeutungen geliefert, aus denen hervorzugehen scheint, daß die Mesophyll-Idioblasten Endstadien einer Entwicklungsreihe repräsentieren, die mit den Leitbündel-Idioblasten beginnt. Dann wären die *Endo-Idioblastae* an den Anfang einer Reihe zu setzen, die sich über hetero-idioblastische Gattungen bis zu den *Exo-Idioblastae* fortsetzen würde. Da diese Vermutung jedoch vorläufig noch sehr problematisch ist, so spreche ich sie nur mit aller nur denkbaren Reserve aus, bis mir meine weiteren Untersuchungen vielleicht noch eine größere Zahl von Anhaltspunkten geliefert haben werden.

Erscheinen die *Orthoploceae* auch bezüglich der Honigdrüsen als natürliche Verwandtschaftsgruppe, so herrscht bezüglich der übrigen Cruciferen noch die größte Unklarheit, indem die bisherigen Ergebnisse der Nektarienforschung gerade hier noch durchaus unzulänglich zur Aufstellung der Verwandtschaftsverhältnisse ist, wenngleich sich Anhaltspunkte vorfinden.

5. So erscheint es z. B. auffällig, daß die Hauptmasse derjenigen Cruciferen, welche eine gewisse Neigung zur Umfassung der kurzen Staubfäden durch die laterale Drüse bekunden (— allerdings in der einseitigen Darstellung Velenovskys und Bayers, was nicht zu vergessen ist) und zugleich durch den Besitz einer Schote ausgezeichnet ist, Leitbündel-Idioblasten besitzt, also zu den *Endo-Idioblastae* zu zählen ist.

6. Weiterhin haben noch insbesondere die *Alysseae* fast durchweg einheitliche Entwicklung sowohl der Nektarien als auch der Idioblasten. Was die letzteren betrifft, sind sie *Exo-Idioblastae*, in Bezug auf die ersteren zeigen sie den reinen Grund- oder Alyssumtypus.

7. Daß das Merkmal der Keimlage im Samen (abgesehen natürlich von den eine besondere Stellung einnehmenden *Orthoploceae*) nicht imstande ist, systematisch brauchbare, natürliche Gruppen zu schaffen, wurde von verschiedenen Seiten bereits vielfach auf Grund verschiedener Erwägungen betont. Das Studium der Honigdrüsen leistet einen weiteren Beitrag zu diesem Thema, wie aus den Zitaten nach Velenovsky auf S. 355 vorliegender Arbeit zu ersehen ist.

8. Aber auch die Länge der Frucht (resp. das Verhältnis der Länge zur Breite), von Velenovsky und Bayer (auf Linné zurückgreifend) als Haupteinteilungsprinzip verwendet, erweist sich in dieser umfassenden Anwendung als trügerisch, und zwar entgegen der Meinung der eben genannten Forscher gerade auf Grund der Nektariengestalt. Andeutungen darüber wurden bereits früher

gemacht (vgl. S. 380 und 381). Dieser Punkt möge eine etwas eingehendere Erörterung finden.

Die Gattung *Aubrietia* besitzt eine Silicula, sollte also eigentlich nach der Anschauung Velenovskys, daß den *Siliculosae* der Alyssumtypus eignet, diesen Drüsentypus zeigen. Wie das Zitat auf S. 381 zeigt, war Velenovsky daher sehr in Verlegenheit, wohin sie zu stellen sei, da sie von dem nach ihm für die *Siliculosae* charakteristischen Drüsentypus außerordentlich abweicht. Sie zeigt nämlich nicht zwei Paare freier lateraler Drüsen am Grunde der kurzen Staubfäden, sondern einen innen offenen lateralen Drüsenring mit zwei in einen tiefen Kelchsack der lateralen Sepola hineinhängenden Zipfeln (Fig. 1—3), eine Drüsenform, wie sie sich nach Velenovsky angeblich bei keiner anderen Crucifere vorfindet (vgl. das Zitat auf S. 381). Ein genaueres Studium der schönen Abbildungen Velenovskys zeigt aber, daß das letztere nicht richtig ist. Ganz dieselbe laterale Drüsenform besitzt, wie schon gesagt, *Euarabis* (*Arabis alpina*), was bereits von Boissier (2; S. 250) erkannt worden war (Fig. 4). Was Velenovsky gehindert hat, die grundsätzliche Gleichheit der lateralen Drüsenform von *Arabis alpina* und *Aubrietia* zu erkennen, ist offenbar nichts anderes als eine gewisse Voreingenommenheit für den unbedingten Parallelismus zwischen Drüsengestalt und Fruchtform resp. die etwas voreilige Verallgemeinerung der Beobachtungstatsache, daß bei vielen Cruciferen ein derartiger Parallelismus wirklich besteht.

Daß die Schwierigkeit, die Gattung *Aubrietia* unterzubringen, nicht klein ist, ist auch daraus zu ersehen, daß Bayer sie überhaupt vollständig übergeht und unerwähnt läßt, obwohl sie von Velenovsky genau untersucht worden war. Wäre *Aubrietia* siliquos, dann hätte letzterer sicher auch nicht versucht, ihren Drüsentypus (und den von *Lunaria*) ganz ausnahmsweise und von den übrigen Ableitungen abweichend aus dem Alyssumtypus abzuleiten. Bayer, der sämtliche laterale Drüsentypen konstant aus dem Sisymbriumtypus herleitet, konnte aber die Drüsen von *Aubrietia* ohne Inkonzsequenz nicht mit Velenovsky aus dem Alyssumtypus ableiten, und ließ sie aus seinem Schema lieber ganz weg. Wie sehr dies für den Grundtypus-Charakter des Alyssumtypus spricht, ist klar.

Man wird mir vielleicht einwenden, die Ähnlichkeit der Nektarien von *Aubrietia* und *Euarabis* brauche nicht unbedingt die systematische Zusammengehörigkeit der beiden zu bedeuten. Gewiß, habe ich doch selbst die Giltigkeit des in diesem Schlußkapitel Gesagten von der künftigen Beantwortung gewisser Vorfragen abhängig gemacht. Ich glaube aber doch, daß in dem vorliegenden Falle sicherlich niemand, der *Aubrietia* und *Euarabis* kennt, einen Einwand gegen die Zusammenstellung der beiden erheben wird. *Euarabis* und *Aubrietia* sind bis auf die Unterschiede in der Fruchtform (siliqua — silicula) und in den oberen Drüsen (*Aubrietia* hat keine — *Euarabis* zungenförmige, mit den lateralen verbundene) schlechterdings morphologisch, habituell und anatomisch gleich. Sie stimmen überein in Keimlage, im Samen, Habitus (vgl. auch

Arabis aubrietioides Boiss.), ästige Behaarung, Blattform, Verzweigung; beide besitzen sackartig vertiefte laterale Kelchblätter. Einige *Arabis*-arten resp. Formen besitzen auch violette Färbung der Petala, wie sie für *Aubrietia* charakteristisch ist.

Dazu kommt aber noch die anatomische Übereinstimmung, die mir schon aufgefallen ist, als ich an das Studium der Honigdrüsen noch gar nicht dachte. *Aubrietia* besitzt nämlich wie *Euarabis* keine nachweisbaren Myrosinzellen (vgl. 10; S. 463 ff.) und das Mesophyll ist bei beiden ganz gleich gebaut. Insbesondere besitzen beide ein ganz charakteristisches, sehr lakunöses, an ein Sternparenchym erinnerndes Schwammgewebe. Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß Prantl (8; S. 188 u. 191) *Aubrietia* und *Arabis* in zwei unmittelbar aufeinanderfolgende Gruppen einreihet, *Aubrietia* in die *Hesperideae-Capsellinae* (mit *Draba*, welche bekanntlich zu *Arabis* s. str. in ähnlichen Beziehungen steht), *Arabis* in die *Hesperideae-Turritinae*.

Auch *Lunaria* wußte Velenovsky nicht recht unterzubringen. Ihr Drüsentypus weicht von dem nach Velenovsky für die *Siliculosae* charakteristischen ebenfalls sehr ab. Auf Grund einer oberflächlichen Ähnlichkeit hat Velenovsky *Lunaria* mit *Aubrietia* zusammengekoppelt, für welche ein Partner wohl erwünscht sein mußte. Ein Blick auf die beiderseitigen Drüsen (Fig. 7, 9 resp. 1—3) zeigt aber zur Genüge, daß diese Zusammenstellung unbefriedigt läßt. Bayer machte denn auch lieber aus *Lunaria* eine monotype Gruppe der *Lunarieae* (1; S. 140) innerhalb der *Siliculosae*, während *Aubrietia* ganz ausgelassen wurde. Doch lehnt er sich immerhin in der Weise an Velenovskys Ableitung des Drüsentypus von *Lunaria* aus dem *Alyssum*-typus an, daß er seine *Lunarieae* unmittelbar vor seinen *Alysseae* einreihet, obwohl die Drüse entschieden den *Sisymbrium*-typus repräsentiert.

Sucht man aber unbefangen nach ähnlichen Drüsenformen, so findet man unter den von Velenovsky abgebildeten eine laterale Drüse von der größten Ähnlichkeit mit der von *Lunaria*. Es ist aber merkwürdigerweise keine Gattung, für welche Velenovsky den *Sisymbrium*-typus angibt, sondern eine, die nach ihm im allgemeinen den *Arabistypus* zeigt, nämlich *Arabis* selbst, bei welcher sich diese außerordentlich ähnliche Drüse findet. Es ist die von *A. colorata* Tausch. (Fig. 8). Diese Drüse zeigt, abweichend von dem für *Arabis* nach Velenovsky charakteristischen *Arabistypus* (Drüsen-Variabilität!) den ausgesprochenen *Sisymbrium*-typus, und stimmt im übrigen in der ganzen Verteilung der Massen auf dem Drüsenring vollkommen mit *Lunaria* überein.

Ich will nicht leugnen, daß die Ähnlichkeit eine zufällige sein kann, eine Kongenenzerscheinung vielleicht. Aber könnte nicht tatsächlich eine nähere Verwandtschaft bestehen zwischen *Arabis* s. str. und *Lunaria*? Ich weise darauf hin, daß beide exoididioblastisch sind (9; S. 283); und ist nicht das „Schötchen“ von *Lunaria*, absolut genommen, viel länger als manche „Schote“? Ist es absurd, das „Schötchen“ von *Lunaria* als „Schote“ mit ausnahmsweise sehr breiter Scheidewand zu betrachten? — Gerade

bei den Cruciferen kann das scheinbar heterogene oft gerade sehr nahe verwandt und das scheinbar verwandte sehr heterogen sein.

Lundenburg, Dezember 1910.

Zitierte Literatur.

1. Bayer, A., Beiträge zur systematischen Gliederung der Cruciferen. (Beih. z. Bot. Centralbl. XVIII, 2. 1905.)
2. Boissier, E., Flora orientalis. I. 1867.
3. Celakovsky, L., Prodromus der Flora von Böhmen. 1867. (zit. nach Bayer.)
4. Eichler, A. W., Über den Blütenbau der Fumariaceen und Cruciferen. (Flora. 1865.)
5. Hildebrand, F., Vergleichende Untersuchungen über die Saftdrüsen der Cruciferen. (Jahrb. f. wiss. Bot. XII. 1879—81.)
6. Müller, H., Einige tatsächliche und theoretische Bemerkungen zu F. Hildebrands vergleichenden Untersuchungen über die Saftdrüsen der Cruciferen. Ebenda.
7. Nicotra, L., Sulla simmetria fiorole delle Crocifere. (V. Rendiconti d. Congr. Bot. Nazion. Palermo 1902. Palermo 1903; zit. nach Villani.)
8. Prantl, K., *Cruciferae* in Englers Pflanzenfamilien. III, 2. 1891.
9. Schweidler, J. H., Über die systematische Bedeutung der Eiweiß- oder Myrosinzellen der Cruciferen etc. [Vorl. Mitteilung.] (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XXIII. 1905.)
10. — Die Eiweiß- oder Myrosinzellen der Gattung *Arabis* L. etc. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. XXVI. 1910.)
11. — Der Grundtypus der Cruciferen-Nektarien. [Vorl. Mitt.] (Ber. d. D. bot. Ges. XIII. 1910.)
12. Velenovský, J., O medových žlázkách rostlin křížatých. [Über die Honigdrüsen der Kreuzblütler.] (Abhandlungen [nicht Sitzungsber.!] d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. 1883.)
13. Villani, A., Dei nettarii delle Crocifere e del loro valore morfologico nella simmetria florale. (Malpighia. XIX. 1905.)

Erklärung der Figuren.

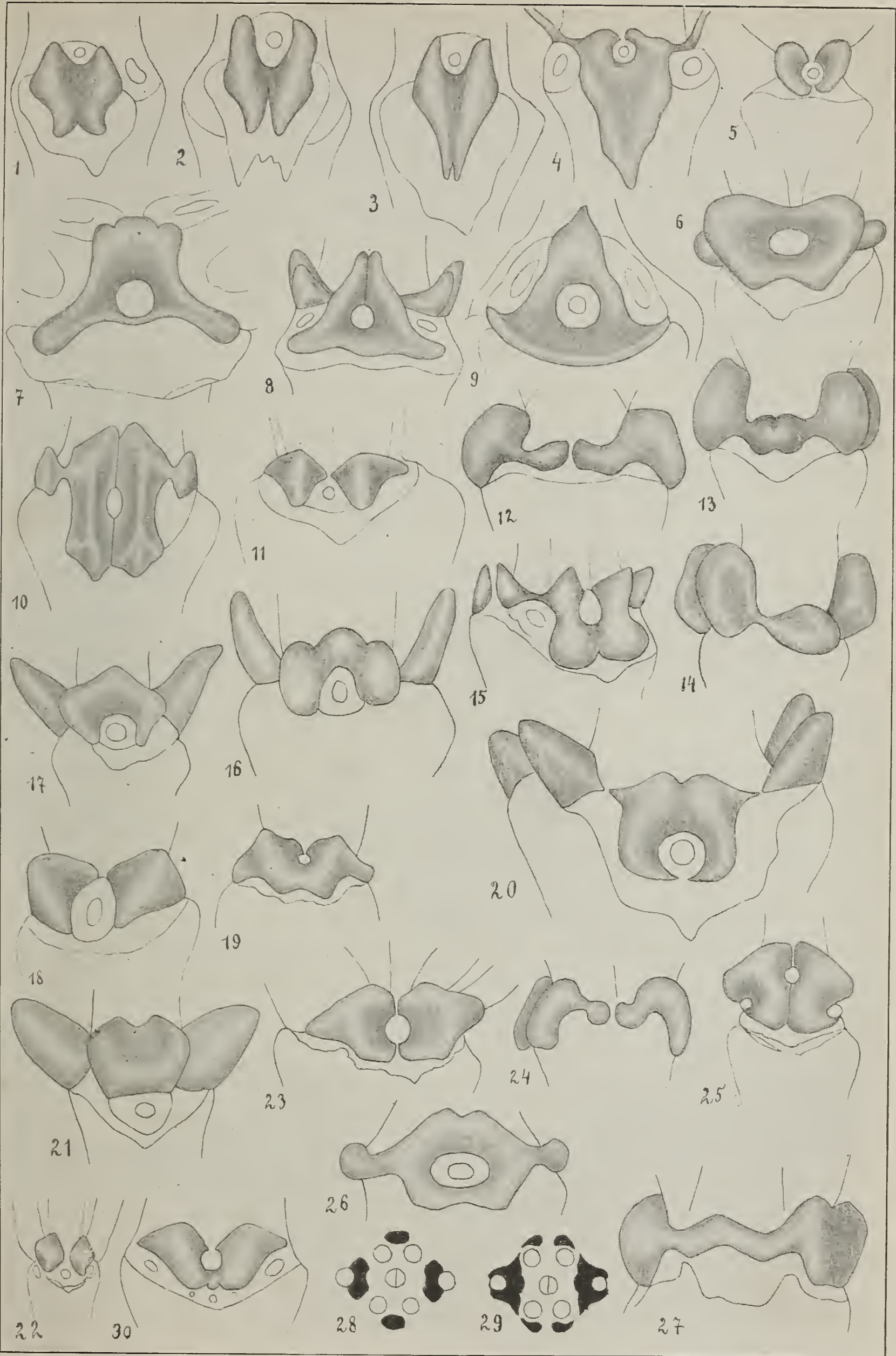
(Tafel XIII.)

Sämtliche Figuren sind Kopien nach Velenovsky resp. Bayer in der von diesen Autoren gebrauchten Originalvergrößerung: bei Velenovsky 40fach, bei Bayer ist die Vergrößerung nicht angegeben.

- Fig. 1. *Aubrietia deltoidea* L. (Vel.; Taf. II. Fig. 37). Laterale Drüse.
 „ 2. *Aubrietia columnae* Guss. (Vel.; Taf. II. Fig. 43). Ebenso.
 „ 3. *Aubrietia Pinardi* Boiss. (Vel.; Taf. II. Fig. 38). Ebenso.
 „ 4. *Arabis alpina* L. (Vel.; Taf. III. Fig. 25). Ebenso.
 „ 5. *Draba verna* L. (Vel.; Taf. II. Fig. 24). Ebenso.
 „ 6. *Chamaeplium officinale* Wallr. (Vel.; Taf. IV. Fig. 7). Laterale und (seitlich) mediane Drüsen.
 „ 7. *Lunaria biennis* Moench. (Vel.; Taf. II. Fig. 42). Laterale Drüse.
 „ 8. *Arabis colorata* Tausch. (Vel.; Taf. III. Fig. 24). Laterale und (an den Seiten) mediane Drüsen.

390 Schweidler, Grundtypus u. systemat. Bedeutung d. Cruciferen-Nektarien.

- Fig. 9. *Lunaria rediviva* L. (Vel.; Taf. II. Fig. 29). Laterale Drüsen.
- „ 10. *Matthiola annua* L. (Vel.; Taf. I. Fig. 2). Laterale Drüse mit an den Enden angeschwollenen seitlichen Ausläufern.
- „ 11. *Malcolmia africana* L. (Vel.; Taf. I. Fig. 6). Laterale Drüsen links und rechts vom kurzen Filament.
- „ 12. *Roripa silvestris* Boiss. (Vel.; Taf. I. Fig. 12). Von den lateralen Drüsen (rechts und links) ausgehende, einander in der Blütenmediane entgegenlaufende seitliche Ausläufer.
- „ 13. *Roripa terrestris* Celak. (Vel.; Taf. I. Fig. 13). In der Mediane miteinander verschmelzende seitliche Ausläufer der lateralen Drüsen.
- „ 14. *Roripa austriaca* Boiss. (Vel.; Taf. I. Fig. 17). Laterale (rechts und links) und mediane (Mitte) Drüsen, miteinander durch „seitliche Ausläufer“ verbunden. Die mediane Drüse ist durch Verschmelzung der angeschwollenen Enden der „seitlichen Wälle“ oder Ausläufer hervorgegangen. Fig. 12, 13 und 14 stellen eine Reihe dar, welche dies erläutern soll.
- „ 15. *Arabis arenosa* Scop. (Vel.; Taf. II. Fig. 8.) Die laterale Drüse die Basis des kurzen Staubfadens von außen umfassend und mit den kegelförmigen paarigen medianen Drüsen durch einen dünnen „seitlichen Wall“ in Verbindung stehend.
- „ 16. *Barbarea stricta* Andrzej. (Vel.; Taf. I. Fig. 5). Dreilappige laterale und einfache mediane Drüsen.
- „ 17. *Barbarea vulgaris* R. Br. (Vel.; Taf. I. Fig. 4). Dreihöckerige laterale Drüse und mediane Drüsen.
- „ 18. *Alyssum incanum* L. (Vel.; Taf. IV. Fig. 17). Dreiseitig pyramidale laterale Drüsen rechts und links vom kurzen Filament.
- „ 19. *Sisymbrium Sophia* L. (Vel.; Taf. III. Fig. 15.) Laterale Drüse mit seitlichen Ausläufern, die (in der Figur nicht sichtbar) unter den längeren Staubfäden einen drüsigen Querwall bilden analog der Figur 27.
- „ 20. *Chorispora iberica* DC. (Vel.; Taf. IV. Fig. 27). Laterale Drüse (halbringförmig) und paarige mediane Drüsen.
- „ 21. *Melanosinapis communis* Schimp. et Spenn. (Vel.; Taf. V. Fig. 26). Zweihöckerige laterale und einfache mediane Drüsen.
- „ 22. *Iberis amara* L. (Bayer; Taf. I. Fig. 14a). Laterale Drüsen rechts und links vom kurzen Filament.
- „ 23. *Thlaspi arvense* L. (Vel.; Taf. II. Fig. 35). Laterale Drüsen mit kurzen seitlichen Ausläufern.
- „ 24. *Thlaspi montanum* L. (Vel.; Taf. II. Fig. 21). Der Mediane sich nähernde angeschwollene Enden der seitlichen Ausläufer der lateralen Drüsen (letzterer links und rechts).
- „ 25. *Vesicaria gracilis* Hook. (Vel.; Taf. IV. Fig. 37). Laterale Drüsen.
- „ 26. *Sisymbrium decipiens* Bunge (Vel.; Taf. IV. Fig. 20). Ringförmige laterale und wallartige mediane Drüsen.
- „ 27. *Sisymbrium erysimoides* Desf. (Vel.; Taf. IV. Fig. 11). Mediane Drüse als einfacher Querwall. Rechts und links die ringförmigen lateralen Drüsen.
- „ 28. Drüsendiagramm von *Brassica oleracea* L. (Vel.; S. 45),
- „ 29. Drüsendiagramm von *Erysimum angustifolium* Ehrh. (Vel.; S. 45).
- „ 30. *Draba aizoides* L. (Vel.; Taf. II. Fig. 18). Laterale Drüsen mit kleinem sekundärem Keil dazwischen.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [BH_27_1](#)

Autor(en)/Author(s): Schweidler Josef Heinrich

Artikel/Article: [Über den Grundtypus und die systematische Bedeutung der Cruciferen-Nektarien I. Historisch-kritische Studie 337-390](#)