

# Experimentelle und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Caryophyllaceen-Blüten.

Von Erich Kraft.

(Mit 155 Abbildungen im Text.)

## Einleitung.

In der Familie der Caryophyllaceen finden sich einerseits Formen, die ein aus fünf Kreisen bestehendes Blütendiagramm besitzen. Als Beispiele seien die Gattungen *Stellaria*, *Alsine*, *Arenaria* genannt. Bei solchen lautet die Blütenformel allgemein  $K_5C_5A_{5+5}G_{3-5}$ . Anderseits finden sich Gattungen mit vergleichsweise ärmerem Diagramm, z. B. *Scleranthus*, wo nur der Kelchblattkreis, zwei Staubblattkreise und der Fruchtblattkreis vorhanden sind, einer Formel  $K_5C_0A_{2+5}G_2$  entsprechend, oder gar *Pollichia*, mit nur fünf Kelchblättern, fünf rudimentären Kronblättern, einem einzigen Staubblatt und zwei Fruchtblättern. Ja es gibt sogar Blüten, die in ihrer fertigen Ausgestaltung nur drei Kreise aufweisen, wie z. B. *Anychia*. Angesichts dieser beträchtlichen Unterschiede in der Blütenstruktur erhebt sich die Frage, ob die Formen mit einfachem Diagramm als die primitiven, d. h. phylogenetisch älteren anzusehen sind, von denen aus sich die reich ausgestatteten unter stufenweiser Vervollständigung des Diagramms entwickelten, oder ob die fünfkreisigen, d. h. reichsten Formen an den Anfang zu stellen sind, von denen sich die einfacheren unter Reduktionen herleiten. Beide Anschauungen werden, wie unten näher zu erörtern sein wird, in der Literatur vertreten.

Das Verhalten der jetzt lebenden Formen scheint einen Fingerzeig zu bieten zur Entscheidung, ob in der Caryophyllaceen-Entwicklung fortschreitende Komplikation oder Reduktion stattgefunden hat. Die Blüten vieler mit reichem Diagramm ausgestatteter Blüten, z. B. von *Stellaria*, sind stark variabel. Sie können normal fünfkreisig, aber auch vier- und dreikreisig erscheinen. So kann *Stellaria* den Kronstaubblattkreis ganz verlieren und den Kronblattkreis so reduzieren, daß die winzigen Primordien der Kronblätter nur mikroskopisch sichtbar sind. Daß es sich hier um ontogenetische Reduktionen handelt, ist nicht zu bestreiten, zumal sich Rudimente der abortierenden Glieder in allen Verkümmерungszuständen finden.

Wenn es gelänge, bei den Caryophyllaceen-Gattungen mit armem Diagramm die Rudimente der vermißten Glieder zu finden, und wenn sich diese als die gleichen erwiesen, die auch bei einer reduzierenden *Stellaria* auftreten, so wäre höchst wahrscheinlich gemacht, daß der Reduktionsvorgang, den die Ontogenese mancher *Alsineen* heute erlebt, auch in der Phylogenie der ganzen Familie stattgehabt hat.

Der erste Teil vorliegender Arbeit befaßt sich des näheren mit der Variabilität der Caryophyllaceen mit reichem Diagramm. Als Beispiel- und Versuchspflanze wurde *Stellaria media* gewählt, eine Art, die sich durch die starke Veränderlichkeit der Blütenstruktur für den erörterten Zweck besonders zu empfehlen schien.

Im zweiten Teil finden sich die Ergebnisse der blütenentwicklungs geschichtlichen Untersuchungen, die an nahezu sämtlichen Caryophyllaceen-Gattungen unter besonderer Berücksichtigung rudimentärer Blütenglieder vorgenommen wurden.

Der dritte Teil enthält die Vergleichung der Resultate und die Kritik der in der Literatur vorliegenden Meinungsäußerungen.

## I.

Die Blütenvariationen der *Stellaria media* sind seit langem bekannt. Die normale Blüte besteht aus fünf Kelchblättern, fünf tief gespaltenen Kronblättern, drei Kelchstaubblättern, die vor den jüngsten Kelchblättern stehen, und drei Fruchtblättern. Oft indessen finden sich Blüten mit fünf Kelchstaubblättern, ferner solche mit einem bis fünf Kronstaubblättern, so daß die reichste Formel lautet  $K_5 C_5 A_{5+5} G \underline{(3)}$ . Andererseits sieht man zuweilen Blüten, in denen die Kronblätter ungleich ausgebildet, ungeteilt, ja scheinbar ganz geschwunden sind. Hierzu kommt, daß die normal fünfzählige Blüte oft vierzählig wird. Das Androeum variiert im ganzen zwischen Null und elf Staubblättern (vgl. Reinöhl 1903), das Gynäeum zwischen zwei und sieben Fruchtblättern. Endlich kommt neben der Chasmo- auch Kleistogamie vor. Ob diese Verschiedenheiten, die teilweise der Aufstellung von Unterarten zugrunde gelegt wurden, auf das Vorhandensein mehrerer Rassen mit konstanter, erblicher Eigenschaft und deren Mischung in den natürlichen Populationen zurückzuführen sind, oder ob es sich um individuelle Variationen handelt, ob diese von äußeren Bedingungen beeinflußbar sind, und wieweit endlich entwicklungsgeschichtlich Verkümmерungen nachweisbar sind, war noch nicht genauer erforscht. Hier wird versucht, die Frage experimentell zu entscheiden.

Die Fragestellung machte es erforderlich, das Pflanzenmaterial einerseits unter normalen Bedingungen ungestört wachsen zu lassen, um den normalen Entwicklungsgang festzustellen. Andererseits war es veränderten Bedingungen in bezug auf Licht, Wärme, Feuchtigkeit, Bodensalze usw. auszusetzen, um den Einfluß der Außenbedingungen zu ermitteln. Notwendig war dabei vor allen Dingen, das Material gleichartig zu erhalten, weshalb die Kulturen meist vegetativ, d. h. durch Stecklinge und Absenker vermehrt wurden. Das Verfahren ist bei *Stellaria media* einfach und führt mit großer Sicherheit zum Ziel. Die Bewurzelung geht mit Leichtigkeit vor sich. Schon die auf feuchtem Boden liegenden Zweige pflegen sich sehr rasch an den Knoten zu bewurzeln.

Daß die künstlich erzeugten Veränderungen in der Blütenausbildung erblich fixiert würden, so daß etwa die Nachkommen dieselben Abänderungen zeigten, auch wenn sie unter normalen Bedingungen erzogen wurden, war ja von vorn herein unwahrscheinlich. Trotzdem mußte zum mindesten untersucht werden, wie sich die Nachkommenschaft stark reduzierter Blüten verhält. Ferner lag die Möglichkeit vor, durch fortgesetzte Zucht bei strenger Selbstbestäubung die reinen Linien, aus deren Vermengung die natürlichen Populationen möglicherweise bestanden, zu isolieren. Aus alledem ergab sich die Notwendigkeit, durch Aussaaten zahlreiche Generationenketten zu erzeugen. Um Irrtümer auszuschließen, wurde darauf geachtet, daß jeder Topf nur eine Pflanze trug, und daß der aufgehende Keimling wirklich von dem gesteckten Samen und nicht von einem der in jeder Erde vorhandenen *Stellaria*-Samen stammte.

Es folgt die stark gekürzte Wiedergabe der Versuchsergebnisse, da die Protokolle von rund 1300 Töpfen in extenso nicht würden gebracht werden können.

### 1. *Stellaria media*, normal blühend.

a) Im Freien wurde die Pflanze allermeist normal angetroffen. Die Blütenformel ist dann  $K_5 C_5 A_3 G(3)$ . Die Kronblätter sind etwa so lang wie der Kelch, tief geteilt. Das Androeceum variiert in dem von Reinöhl (1903) an Freilandpopulationen ermittelten Umfang. Viele regelmäßig beobachtete Stöcke auf Schutthaufen, Bauplätzen, Wegrändern usw. zeigten von Frühjahr bis Herbst das gleiche Blütenbild. Die Zahl der reifen Samen betrug meist 8—12, die der Samenanlagen etwas mehr. Insbesondere eine Anzahl Stellarien, die in den nicht ganz dichten Fugen einer granitnen Steintreppe wuchsen und nie

eine Pflege erfuhren, dabei der Sonne stark ausgesetzt waren, blühten mit nicht eben großen, aber ganz regelmäßigen Blüten monatelang. Alle hierher gehörigen Stöcke hielten die Blüten bei trübem Himmel geschlossen. Öffnete man künstlich, so wurden alle Blütenteile normal, der Sexualapparat meist in Selbstbestäubung begriffen, gefunden.

b) An mehreren, in- und außerhalb des botanischen Gartens wachsenden Stellarien, die unter regelmäßiger Kontrolle standen, wurden teilweise die Sprosse geknickt, teilweise die Blätter nach Möglichkeit entfernt. Die geknickten Stroßenden starben zum Teil ab, zum Teil nicht; im letzteren Fall zeigten die Blüten keinerlei Veränderung. Auch das Entblättern blieb ohne Einfluß auf die Blütenstruktur. Soweit die Pflanzen nicht eingingen, blühten sie normal.

c) Im Gewächshaus ist es vergleichsweise schwierig, die Pflanze normalblühend zu erhalten. Am besten gelang es noch in einem hellen, ziemlich trockenen, aber nicht zu heißen Gewächshaus, wenn die Pflanzen auf schlechtem, sandigen Boden von beschränkter Feuchtigkeit wuchsen. Es traten dann zwar die üblichen leichten Etiomenterscheinungen auf: Verlängerung der Internodien, Erblassung des Blattgrüns, aber die Blüten blieben normal.

d) Normal blieben auch die Stecklinge von einer auf einem Erdhaufen gewachsenen *Stellaria* (87—98). Sie wurden im Kulturhaus auf guter, gedüngter Erde gezogen, aber bis auf eine Achse beschnitten. Die Blätter wurden fortgesetzt entfernt. Trotz dieser starken Eingriffe zeigten die Blüten keine Beeinflussung. Topf 96 bildete schließlich, nach 2 Monaten, einen 120 cm langen Stengel, der, von der Wurzel her gut genährt, offenbar genügend Assimulationskraft besaß, um die Bildung normaler Blüten zu ermöglichen. Als versucht wurde, durch Umwickeln mit schwarzem Papier die Stengel am Assimilieren zu verhindern, gingen die Pflanzen ein.

e) Von einer größeren Zahl *Stellaria*-Stöcke, die alle auf einem Erdhaufen wuchsen und übereinstimmenden Habitus zeigten, wurde ein Teil in Töpfe mit guter Gartenerde, ein Teil in solche mit schmutzigem Sand gesetzt. Alle kamen ins Gewächshaus (April) und wurden gleichmäßig begossen. Die Sandpflanzen hatten noch im Juni normale Blüten, während die auf guter Erde schon längst die weiter unten näher angegebenen Reduktionen zeigten. Später wurden allerdings auch die Sandpflanzen apetal.

### Blütenreduktionen.

#### a) Durch schlechte Gesamternährung.

*a)* *Stellaria* durch Hungerkultur im Freien zu reduzieren, insbesondere apetal zu machen, ist schwierig. Das anspruchslose Unkraut findet fast immer Nahrung genug, und blüht, soviel Stickstoff es anderseits vertragen kann, auf mageren Böden fast voller, wenn auch mit verringertem Blütendurchmesser, als auf fettem. Die ungepflegten Freilandkulturen auf schlechtem Boden blühten stets normal. Nur auf einem öfters künstlich gewässertem Beet waren im August 1915 einige Blüten zu bemerken, die drei bis fünf ungleich lange, oft ungeteilte Kronblätter hatten. An natürlichen Standorten apetal blühende Pflanzen standen leider nicht zur Beobachtung. Groß (1908) hält sie für ein Erzeugnis des mageren, trockenen Bodens. Meine auf schlechtem Boden gezogenen Freilandpflanzen blühten allerdings stets normal. Ohne weiteres wäre nicht einzusehen, warum die anderorts das Blühen begünstigenden Faktoren der Sonne und Trockenheit bei *Stellaria* anders wirken sollten.

*β)* Mehrere große Tonschalen wurden mit gewaschenem Sand gefüllt und mit Samen von *Stellaria* beschickt. Außer regelmäßiger Be- gießung wurde den im Gewächshaus befindlichen Kulturen nichts verabreicht. Die Pflanzen wuchsen kümmерlich und begannen nach Anlegung weniger Laubblattwirte zu blühen. Die ersten Blüten zeigten teilweise fünf wohl ausgebildete, teilweise ein bis fünf reduzierte Kronblätter. Auch fanden sich einige apetale Primanblüten. Durch die sehr schlechte Ernährung war hier im Gegensatz zu anderen Versuchen gelungen, bereits die ersten Blüten zu reduzieren. Die durch Unterernährung der ganzen Pflanze hervorgerufene Reduktion war die stärkste überhaupt erzielte. Nicht nur die Kronblätter blieben auf dem Primordialstadium stehen, sondern auch das Androeceum wurde bisweilen auf ein bis zwei sterile Spitzchen herabgedrückt. Auch die Zahl der Samenanlagen war gemindert, nämlich acht bis zehn im Durchschnitt, die der reifen Samen zwei bis sechs. Das Durchschnittsgewicht von 200 reifen, lufttrockenen Samen aus solchen Blüten war 0,269 mg, während das ebenso ermittelte Normalgewicht 0,431 mg betrug.

*γ)* In der feuchten Rille einer Betonplatte, wo außer etwas Staub kein Nährboden zur Verfügung stand, ging *Stellaria*-Samen normaler Herkunft auf. Die sonstigen Bedingungen waren: Gewächshauslicht, bei Sonnenschein beschattet, Temperatur nachts um 16°, tags um 23° herum. Mitte Juni blühen die kümmерlichen Pflänzchen, meist

apetal, mit drei Staubblättern. Eine Blüte mit  $K_5C_4A_0G(2)$  sei als seltene Ausnahme erwähnt. Die zwei bis fünf kleinen Samen erzeugten bei Wiederaussaat in gutem Boden normale Pflanzen, die anfangs voll, später reduziert blühten. Der Versuch, *Stellaria* auf einem feuchten, porösen, fast nährstofffreiem Stein zu kultivieren, wurde mit gleichem Erfolg öfter wiederholt. Stets fanden sich unter den Keimlingen einige, die lange voll blüten und erst spät zu einer Reduktion zu bringen waren. Die Versuche, durch fortgesetzte Auslese aus solchen eine konstante, normalblühende Rasse zu züchten, schlugen sämtlich fehl.

δ) Als ein gutes Mittel, *Stellaria*-Blüten durch Schwächung der Ernährung zu reduzieren, erwies sich die, gegebenenfalls wiederholte, Stecklingsentnahme. Die Stecklinge der scheinbar konstanten Pflanzen, von den Mutterpflanzen abgeschnitten und gezwungen, ein neues Wurzelsystem zu bilden, werden dadurch offenbar stark geschwächt und reduzieren ihre Blüten sämtlich. Wie stark die fortgesetzte Stecklingsabnahme das Blühen schwächt, sieht man auch an der verwandten *Moehringia trinervia*, wo auf solche Weise die Vegetationspunkte überhaupt gehindert werden können, Blüten zu bilden (Klebs 1903). So wurde, um die erwähnte, recht konstante Gruppe 87—98 zur Blütenreduktion zu zwingen, eine längere Versuchsreihe angestellt. Am 8. Mai 1915 wurde vom Topf 93 Steckling 700 genommen. In schmutzigem Sand kultiviert, blühte er normal. Am 6. Juni wurden von 700 die Stecklinge 1101 und 1102 genommen und wiederum in Sand gezogen. Die nächsten Blüten waren regelmäßig. Am 6. Juli bildete 1102 eine Blüte mit rudimentärem Andröceum. Nun wurden die Pflanzen durch Papierkästchen verdunkelt und nur die Gipfel im Licht belassen. Am 21. Juli blühte 1102 mit nur vier ungleichen Kronblättern. An der Stelle des fehlenden stand ein epipetales Staubblatt. Der rudimentäre Höcker des Kronblattes war aber, wie stets, vorhanden. Am 24. Juni wurden vom Topf 700 die normalblühenden Gipfel abgeschnitten und als Stecklinge 1113—1115 gezogen. Zwei davon gingen ein, 1114 blühte aus dem einen Gabelast normal, aus dem anderen am 14. Juli mit  $K_5C_3A_4G(3)$ , am 19. Juli apetal und weiblich, am 21. Juli wieder so, vom 23. Juli an aber wieder  $K_5C_5A_3G(3)$ . Der Schwächezustand war überwunden.

ε) In einem anderen Falle trat bei den Kulturen 188—191 keine Reduktion des Petalkreises ein, während die Schwesternkulturen längst apetal blühten. Es wurden daher Stecklinge genommen, die auch sämtlich reduzierten. Wurden dabei blühende Sproßgipfel mit den Blüten als Stecklinge verpflanzt, so trat eine vorübergehende Reduktion ein,

der eine Periode normalen Blühens folgte. So wurden von dem sehr konstanten 467 b am 2. Juni die vollblühenden Gipfel abgeschnitten und in gute Erde gesetzt. Sie bildeten am 16. Juni eine durch Reduktion des Staminalkreises weibliche Blüte. Am 26. Juni waren sie fast durchweg apetal. Am 3. Juli waren wieder fünf Kronblätter vorhanden. Fortab blühten die Pflanzen normal. Ende Juni, als sich die Stecklinge wieder ganz erholt hatten, wurden neuerdings die blühenden Gipfel als Stecklinge benutzt. Deren Blüten zeigten am 3. Juli zwei bis drei winzige Kronblätter, am 16. schon wieder fünf kleine, am 23. endlich fünf kräftige Kronblätter. Zum dritten Male wurde das Experiment am 16. Juli gemacht. Wieder wurden vollblühende Gipfel als Stecklinge genommen. Sie hatten vom 18. bis 20. einen minderzähligen, vom 21. ab wieder einen normalen Petalkreis. Wurden hingegen junge, noch blütenlose Seitenzweige der konstant vollblühenden Stellarien als Stecklinge benutzt, so hatten die ersten, naturgemäß erst nach einiger Zeit auftretenden Blüten fünf Kronblätter, und eine Reduktion zeigte sich erst nach längerem oder kürzerem Blühen aus anderen, unten erörterten Gründen. Zum Beispiel Steckling 571, gesteckt am 20. April, blühte am 3. Mai normal, am 30. Mai mit fünf ungleichen, am 6. Juni mit winzigen, am 9. Juni ohne Kronblätter.

Es wurde wiederholt bemerkt, daß unter anderen Hemmungen auch Kleistogamie durch ungünstige Bedingungen erzielt werden konnte. Die Kleistogamie ging aber keineswegs stets mit Petalreduktion Hand in Hand, vielmehr fanden sich in vielen der künstlich geöffneten kleistogamen Blüten fünf wohl ausgebildete Kronblätter. Einige Autoren vermuten, daß die apetale Form vollkommen kleistogam sei. So gibt Celakovsky (1881) an, daß er an einem Standort unter dreißig kleistogamen, apetalen Stellarien nur eine chasmogame mit schmalen Petala von halber Kelchblattlänge gefunden habe. Leider fehlt die Angabe, ob an dem betreffenden Tage, wie zu vermuten steht, bedeckter Himmel war. Die Stellarien, normale wie apetale, öffnen sich nur bei guter Beleuchtung. Verfasser beobachtete viele Stöcke, die ihre apetalen Blüten an hellen Tagen weit öffneten. Auch zeigten diese Pflanzen mitunter ein schönes, dunkles Grün, was Celakovsky's Angaben gleichfalls widerspricht. Vöchting's (1893) Frage, ob die *Stellaria media*  $\beta$  apetala Döll kleistogam oder chasmogam sei, kann also dahin beantwortet werden, daß auch diese Rasse, wenn sie wirklich als solche unterschieden werden soll, sich wie die andere verhält: bei hellem Licht öffnen sich die apetalen Blüten weit, bei Lichtschwächung wenig

oder gar nicht. Hin und wieder wurde beobachtet, daß frisch geschnittene und gepflanzte Stecklinge ihre Blüten während der ersten Tage trotz guter Beleuchtung nicht öffneten. Es liegt die Vermutung nahe, daß dies eine Folge der starken Schwächung war. Ist man gewillt, das Geschlossenbleiben der *Stellaria* als Kleistogamie zu bezeichnen, so kann das erwähnte Verhalten in Parallele gesetzt werden mit den Resultaten Goebel's (1904), der bei *Impatiens*, *Capsella* und *Pisum* durch schlechte Ernährung Kleistogamie hervorrief.

b) Durch gute Gesamternährung.

*α)* Reduktionen, die offenbar auf korrelativer Schwächung der Blüten bei gesteigerter vegetativer Entwicklung beruhen, kann man gelegentlich im Freien beobachten, z. B. wenn auf Komposthaufen wuchernde Stöcke regelmäßig begossen werden. Ganz ähnlich verhielten sich zahlreiche Pflanzen, 1123—1276, die im Frühjahr 1916 aus Samen gezogen wurden. Diese Samen waren von genau bestimmter Herkunft, teilweise von normalen, teilweise von apetalen Blüten. Die Keimpflanzen wurden schon im Februar in ein großes Mistbeet ausgepflanzt, das bei Frost bedeckt gehalten wurde. Es entwickelten sich durchweg gedrungene, fette, dunkelgrün gefärbte Pflanzen, die von Ende März an blühten. Die ersten Blüten waren regelmäßig, schon nach einer Woche aber reduzierte sich der Kronblattkreis ziemlich übereinstimmend bei allen, so daß hinfert stets ein bis fünf ungleiche, oft sehr kleine Kronblätter vorhanden waren. Normale und ganz apetale Blüten kamen selten vor. Andröceum und Gynäceum zeigten keine Reduktion, die Zahl der Samen war sogar reichlich.

*β)* Von einer, in einem steinigen Winkel zufällig wachsenden, normal-blühenden *Stellaria* wurden im April Stecklinge genommen (nicht-blühende Seitenzweige) und einerseits ins freie Mistbeet, andererseits in Töpfe mit sandiger Erde gesetzt. Diese Töpfe wurden bis zum Rand ins Mistbeet eingegraben, um den Kulturen beider Art den gleichen Standort zu geben, gleiche Niederschlagsmenge usw. Die Stecklinge gingen an und blühten von Anfang Mai an normal. Die ausgepflanzten Exemplare entwickelten sich jedoch bald kräftiger, bekamen dickere Stengel und größere Blätter und zeigten vom 20. Mai an Unregelmäßigkeiten im Petalkreis. Seither blühten sie mit ein bis fünf ungleichen, oft winzigen Kronblättern, während die Topfstecklinge, die sich weniger stark entwickelten, stets normal mit fünf gleich großen Kronblättern von Kelchblattlänge blühten.

γ) Dieselben Reaktionen, nur schneller und intensiver, wurden in vielen hunderten von Fällen erhalten, wo Stellarien entweder als ganze Stöcke oder als Stecklinge vom Freiland ins Kulturhaus übernommen und dort unter guten Ernährungsbedingungen kultiviert wurden. Hierbei wurde in der Regel ein aus Nymphenburger- und Komposterde gemischter Boden verwendet, der zur besseren Auflockerung einen kleinen Zusatz groben Sandes erhielt. Die so gepflegten Pflanzen, denen natürlich reichlich Licht und Feuchtigkeit geboten wurde, veränderten sich übereinstimmend sehr bald im Habitus. Die Internodien wurden länger, steif aufgerichtet, statt wie im Freien mehr am Boden gelagert. Das Blattgrün wurde heller, oft ins Gelbliche spielend. Epipetale Staubblätter traten seltener auf. Die Kronblätter wurden schmäler, ungleichmäßiger und pflegten nach drei bis vier Wochen zu schwinden. Sie wurden zwar stets angelegt, blieben aber auf dem Primordialstadium stehen. Stöcke, die wochenlang nahezu apetal geblüht hatten, zeigten gelegentlich wieder ein bis fünf kleine Kronblätter. Verglich man Stellarien in diesem Zustand mit solchen in der freien Natur, so fiel sofort der üppige, geile Habitus oder Gewächshaus-Individuen auf. Stets fanden sich Exemplare, die ihre normalen Blüten länger behielten als die anderen. Stecklinge, die davon genommen wurden, reduzierten aber rasch. Während der Übergangszeit trug oft ein und dieselbe Pflanze Blüten verschiedener Ausbildung, z. B. Topf 238 am 7. April 1915:

$K_5 C_4 A_4 G_3$

$K_5 C_0 A_3 G_3$

$K_5 C_5$  ungleiche  $A_4 G_3$ , oder am 20. April:

$K_5 C_2$  kleine  $A_3 G_3$

$K_3 C_5$  mittelgroße  $A_4 G_3$

$K_5 C_3$  winzige  $A_3 G_3$

$K_5 C_1$  kleines  $A_5 G_3$

$K_5 C_2$  kleine  $A_4 G_3$ .

Eine in vielen Fällen gemachte Beobachtung ist die, daß die obersten Gipfel der — hoch aufgerichteten — Hauptachse reduzierte Blüten trugen, während die Blüten an den unteren Seitenzweigen noch ganz regelmäßig waren, z. B. Topf 582:

am 12. Juni unten: 5 große, regelmäßige Kronblätter,  
oben: 4—5 mittelgroße, ungleiche;

am 15. Juni unten: 5 große,  
oben: 1 kleines;

am 19. Juni unten: 5 große,  
oben: 4 ungleiche, kleine.

Diese allgemeine Erfahrung muß noch dahin ergänzt werden, daß der beschriebene Unterschied zwischen oberen und unteren Blüten hauptsächlich dann eintrat, wenn die Pflanzen mit Stäben gestützt und zu senkrechter Haltung gezwungen waren. Sie wuchsen dann bis zur Höhe von mehreren Dezimetern über den Boden, wie es in freier Natur selten geschieht, die obersten Internodien streckten sich bedeutend, und es läßt sich denken, daß die Verlängerung des Weges, auf dem die Nährstoffe zu den obersten Blüten gelangen, die Ernährung ungünstig beeinflußt. In der Natur lagert sich die Pflanze mehr oder weniger am Boden, nur die vordersten Internodien sind erhoben, die den Boden berührenden Knoten bewurzeln sich oft, und so lange wurzellose Achsen wie im Gewächshaus kommen nicht vor. Läßt man Pflanzen so wachsen, unterbleibt auch die Reduktion der Gipfelblüten. Die Fähigkeit der Stengelknoten, sich zu bewurzeln, läßt sich übrigens steigern. Erhöht man nämlich die Luftfeuchtigkeit auf 90—95 %, so treten Wurzeln auch an den Knoten auf, die vom Boden 5 und mehr Zentimeter abstehen.

Bei allen diesen Versuchen wurden die Pflanzen auf einem guten mit Komposterde stark versetzten Boden gehalten. Dabei wurden Größe und Zahl der Samen nicht vermindert. Das Durchschnittsgewicht einer großen Zahl Samen (reif, lufttrocken) aus rein apetalen Blüten betrug 0,454 mg, während dasjenige von Samen aus normalen Freilandpflanzen 0,431 mg betrug.

Ein ganz ähnliches Verhalten zeigten die im Kulturhaus aus Samen gezogenen, auf gutem Boden wachsenden Stellarien. Ihre ersten Blüten waren stets normal. Nach einiger Zeit, am ehesten im Sommer, trat Reduktion des Petalkreises ein. In den Primärblüten traten auch epipetale Staubblätter am häufigsten auf. Es wurde eine lange Reihe von Aussaaten gemacht, um zu ermitteln, ob die Samen aus verschiedenen gearteten Blüten verschieden blühende Pflanzen ergeben. Zu diesem Zweck wurde Same einerseits aus den normalen Blüten der Freilandstellarien, andererseits aus apetalen Gewächshausblüten geerntet und ausgesät. Ein Unterschied war nicht zu bemerken. Die im Gewächshaus aufgegangenen und weiter kultivierten Pflanzen wurden ausnahmslos apetal, wenn auch nach sehr verschiedenen Zeiten. Die im Freiland auf bestem Boden erzogenen Keimlinge zeigten die oben unter b a) geschilderten Reduktionen. Die auf schlechtem Boden erzogenen blühten normal, gleichviel ob sie von normalen oder apetalen Blüten abstammten. Hiermit stimmen gut überein die Ergebnisse von Kulturversuchen, die Groß mit Samen von natürlich vorkommender *Stellaria*

pallida angestellt hatte. Es sei schon hier bemerkt, daß nach diesen wie nach meinen Versuchen die apetalen — und ebenso die zehnmännigen — Formen nicht als eigene Arten unterschieden, sondern höchstens als Standortsmodifikationen aufgefaßt werden können. Herr Professor Groß hatte die Güte, mir seine Resultate schriftlich mitzuteilen. „Das Hauptergebnis ist, daß sich pallida auf gelockertem, mäßig feuchtem und mäßig besonnten Boden schon in der ersten Generation zu typ. media zurückzubilden begann.“ Es geht daraus hervor, daß *Stellaria media* in freier Natur dann apetal vorkommen kann, wenn die entsprechenden Bedingungen andauernd darauf einwirken. Übereinstimmend geben alle Floristen für *Stellaria pallida* ein gleiches Milieu an: viel Sonne, Steine, leichte Durchhitzung und Austrocknung des Bodens usw. So schreibt Groß: „Ich fand auch in der Pfalz pallida an zwei Stellen, und zwar wieder nur auf hartem, sonnigem Boden bei Dürkheim und bei Freinsheim. In den kräftig gedüngten Weinbergen der Pfalz ist media überaus häufig mit mehr als fünf und sehr oft mit zehn Staubblättern zu beobachten, ohne daß m. E. diese Pflanzen zu neglecta zu stellen sind.“ Da auch ich zehnmännige Stellarien, aus dem Freien geholt und den oft geschilderten Bedingungen unterworfen, zur Reduktion brachte, steht zu vermuten, daß alle diese Unterarten, von neglecta bis pallida bzw. apetala nur als Standortsmodifikationen einer einzigen Art aufzufassen sind. Das gleiche gilt von den zahllosen Unterarten, die Béguinot aufgestellt hat (1910). Fanden sich doch oft die Charakteristika mehrerer solcher Unterarten auf einem Stock vereinigt.

Während also bei Unterernährung der ganzen Pflanze alle Blütenkreise reduziert werden konnten, erstreckte sich die Hemmung bei überernährten meist nur auf den Petalkreis. Ja es zeigte sich in diesem Falle oft eine gewisse Üppigkeit der anderen Kreise. So wurden z. B. von den Töpfen 143, 153 und 154, welche im Gewächshaus besonders rein apetal blühten, Stecklinge genommen und in guter Erde unter Zusatz von Nährsalzen kultiviert. Dabei zeigte sich, daß wohl gelegentlich ein bis zwei Kronblätter auftraten, doch kaum öfter als an den Mutterpflanzen und anderen apetalen auch. War nun auf diese Weise eine Kräftigung des Petalkreises nicht zu erzielen, so traten in den anderen Kreisen sehr auffällige Veränderungen auf. Die Kelchblattzahl begann zwischen vier und sechs zu schwanken. Epipetale Staubblätter, die sich nur an den ersten Blüten der Mutterpflanze gezeigt hatten, wurden wieder öfter bemerkt, meist ohne zugehöriges Kronblatt. Am auffallendsten war aber das Auftreten von zwei, vier, ja sieben

Fruchtblättern. Es folgt hier eine Reihe von Blütenformeln aus dieser Periode:

$$\begin{aligned}
 & K_4 C_1 A_{1+5} G_4 \\
 & K_5 C_0 A_{2+5} G_3 \\
 & K_4 C_0 A_4 G_2 \\
 & K_6 C_0 A_6 G_3 \\
 & K_6 C_1 \text{ rudimentär } A_{1+5} G_3 \\
 & K_6 C_1 \text{ rudimentär } A_{1+5} G_4 \\
 & K_5 C_0 A_5 G_7 !
 \end{aligned}$$

Die Samenzahl betrug meist über neun. Ferner traten zahlreiche Mißbildungen auf. Öfters verwuchsen zwei Blüten auf einem Stiel mehr oder weniger eng zu einer Blüte.

Bei den Stellarien dieser Gruppe wurde auch eine Variation in der Zahl der Wirtelglieder beobachtet. Eine größere Anzahl Kulturen wurde bis auf die alleruntersten Stengelteile beschnitten zu einer Zeit, da die Pflanzen ihre ersten Blüten öffneten. Nach einiger Zeit, indes die Pflanzen im Gewächshaus bei guter Helligkeit, Wärme und Feuchtigkeit blieben, wurde bemerkt, daß die aus den Blattachseln in großer Zahl gewachsenen neuen Sprosse zum Teil dreizählig Wirtel trugen. Später gingen alle diese wieder zur Zweizähligkeit über, wobei meist der erste bzw. unterste der zweizählichen Wirtel eine Übergangsbildung zeigte. Das eine der beiden Blätter hatte nämlich zwei Mittelnerven und zwischen denselben eine taschenartige Vertiefung, so daß es wie aus zwei Blättern verwachsen schien. Offenbar waren durch das totale Beschneiden der Stöcke nicht nur die unteren Achselknospen von allen Entfaltungshemmungen befreit, sondern auch von der intakten Wurzel her mit einem solchen Überschuß von Baustoffen versehen worden, daß statt der normalen zwei- die dreizählichen Wirtel gebildet wurden. Diese vegetative Abundanz gab sich auch darin zu erkennen, daß die Sprosse erst nach Bildung einer längeren Reihe von Laubblattpaaren zum Blühen schritten, während umgekehrt oft beobachtet wurde, daß Achselknospen unmittelbar aus der Achsel blühten, wenn das vegetative Wachstum des Stockes z. B. durch Wassermangel stark gehemmt war.

Dieses Dreizähligwerden der Wirtel wurde im April beobachtet. Leider wurden die betreffenden Kulturen bald darauf irrtümlich weggeworfen, auch kein Same davon aufgehoben. Die Erscheinung konnte hinfällig an normalen Kulturen nicht mehr beobachtet werden. Um sie wieder hervorzurufen, versuchte ich nochmals die gleichen Umstände zu schaffen, unter denen die Dreizähligkeit vordem aufgetreten war. Es wurden 32 Aussaaten nebeneinander gemacht. Das vegetative

Wachstum der aufgehenden Pflänzchen wurde möglichst begünstigt. Zu einer Zeit, wo eben die ersten Blüten gebildet wurden, wurde alles bis auf die untersten Stengelteile beschnitten. Unter den neu austreibenden Achselknospen fand sich auch ein Zweig, der einen dreiblätterigen Wirtel trug, ober- und unterhalb davon aber nur zweizählig. Es sollen bis zu sechszählige Wirtel vorkommen (Hegi). Beobachtungen über drei- und mehrzählige Wirtel bei anderen Caryophyllaceen liegen zahlreich vor. So nach Rohrbach (1868) bei *Silene linicola*, *Dianthus barbatus*, nach Schimper (ibid. cit.) auch bei *Silene nutans*.

Da es von Wichtigkeit schien, die Frage nach der Vererbarkeit der Blütenreduktionen von *Stellaria media* endgültig zu entscheiden, wurden Samen genau bestimmter Blüten geerntet, ausgesät, und die Keimpflanzen zum Teil im Gewächshaus, zum Teil im Freien erzogen. Parallel dazu wurden die gleichen Versuche gemacht mit Samen, der von normalblühenden Freilandpflanzen stammte. Um das Resultat vorwegzunehmen, sei bemerkt, daß ein Einfluß der speziellen Beschaffenheit der Mutterblüten auf diejenige der Abkömmlinge in keinem Fall festgestellt werden konnte. Die im Kulturhaus auf gutem Boden gezogenen Stellarien reduzierten den Petalkreis früher oder später sämtlich. Solche, die länger normal blieben als die anderen, fanden sich unter den Abkömmlingen sowohl der apetalen wie der normalen. Es waren das meist die weniger üppig entwickelten Exemplare, so daß auch hier die verschiedene Persistenz eine Folge der Zufälligkeiten der Ontogenese zu sein scheint. Übereinstimmend schritten auch die im Freiland auf gutem Boden unter häufiger Bewässerung wachsenden zur Petalreduktion, die aber selten zur völligen Apetalie gelangte. Solche scheint im Freien schwer zu erzielen zu sein. Drittens endlich blühten auf magerem, trockenem Boden im Freiland alle Stellarien normal. Auch die Samenzahl schien sich nicht nach den Eigenschaften der Eltern, sondern nur nach den Ernährungsverhältnissen zu richten. Auf Komposterde gab es stets mehr und größere Samen (10—16) als auf stark sandigem, trockenem Boden (6—12). Hier sei auch bemerkt, daß die Kulturhauspflanzen sich stets selbst bestäubten. Für die im Freiland kann nicht garantiert werden, doch ist Selbstbestäubung sicher die Regel. Blüten, die wegen trüben Wetters nie geöffnet waren, gaben stets und gleich viel reifen Samen. Bateson (1887) meint, *Stellaria media* sei „not invariably self-fertilized“, da sie gelegentlich von Insekten wegen ihres Honigs besucht werde. Parallelversuche mit selbstbestäubten und künstlich gekreuzten Blüten ergaben ein

kleines Plus für die gekreuzten in bezug auf Samenzahl und -größe, auch auf Größe und Gewicht der von gekreuzten abstammenden Tochterpflanzen. Offenbar aber kann die Pflanze auf Selbstbestäubung ohne großen Schaden verzichten.

Von den zahlreichen Generationenketten sei nur eine wiedergegeben.

Kultur 81, gewachsen auf guter Erde in einem Warmhaus, blühte vom 28. Februar 1915 bis 12. Mai, seit 24. März fast apetal. Der am 10. April geerntete Same einer Blüte mit  $K_5C_1$  kleines  $A_3G_3$  wurde ausgesät als

Kultur 540—544. Gewächshaus, gute Erde. Blüte anfangs normal, ab Mitte Juni ganz apetal. Samen solcher Blüten wurden ausgesät als

Kultur 859—864 unter gleichen Bedingungen. Erste Blüte am 27. Juli normal mit  $K_5C_5A_{3+1}G_3$ . Anfangs August Beginn der Petalreduktion. Samen fast apetaler Blüten aufgehoben und im Frühjahr 1916 ausgesät als

a) Kultur 1246—1254 (Freiland, Mistbeet, feucht). Blüte zunächst normal, seit Ende April Petalreduktion, aber keine Apetalie. Große, üppige Pflanzen.

b) Kultur 1255—1271 (Freiland, Kies, mit lehmigem Sand, trocken). Blüte stets normal, Pflanzen wie Blüten kleiner als bei vorigen.

### 3. Rückgängig gemachte Blütenreduktionen.

Weit schwieriger als die Herbeiführung der Reduktionen gestaltete sich die Rückgängigmachung derselben. Mannigfache Versuche, die in dieser Richtung angestellt wurden, schlugen fehl. So gelang es nicht, während der Monate Mai bis August die im Gewächshaus apetal gewordenen Stellarien durch Auspflanzen ins Freiland wieder normal zu machen. Die Pflanzen gingen ein, sobald man sie den natürlichen Bedingungen schutzlos preisgab. Noch weniger glückte es mit Stecklingen. Bessere Ergebnisse wurden erzielt, in den Frühjahrsmonaten, in denen auch sonst *Stellaria media* am frischesten ist.

Ende März wurden einige apetal blühende Gipfel als Stecklinge in das Mistbeet gesetzt, wo sie, fast stets unter freiem Himmel wachsend, bald ihren Habitus änderten. Die langen, steif aufgerichteten Internodien der Gewächshauspflanze wurden kürzer, und lagerten sich am Boden. Die Laubblätter wurden kleiner und saftiger. Die Blüten zeigten Mitte April kleine Kronblatt-Spitzchen, Anfang Mai drei bis fünf ansehnliche Kronblätter. Es war also in den relativ kühlen Frühjahrsmonaten gelungen, die Petalreduktion rückgängig zu machen. In

diesem Zustand verharrten die Pflanzen längere Zeit, bildeten viele ganz normale Blüten, erstarkten dann namentlich vegetativ immer mehr, wurden sehr üppig und zeigten allmählich wieder Petalreduktion (Juni). Die Vermutung liegt nahe, daß die Apetalie dieser Stellarien durch einseitige Begünstigung des vegetativen Wachstums hervorgerufen war. Die gleiche Ursache liegt offenbar vor, wenn man, wie oft getan, die Pflanzen bei reichlicher Feuchtigkeit, leicht geschwächter Beleuchtung (Verglasung des Gewächshauses) und guter Ernährung mit Bodensalzen kultiviert. Sie pflegen dann geil und üppig aufzuwuchern. Bringt man sie, nachdem sie durch vegetative Üppigkeit ihre Blüten korrelativ reduziert haben, ins freie Land, so wird durch die Stecklingsentnahme oder unvermeidliche Wurzelbeschädigung eine Schwächung herbeigeführt, die im Verein mit hellerem Licht und größerer Trockenheit die Blütenbildung begünstigt, — bis die im fetten Boden rasch erstarkende Pflanze wiederum in starkes Vegetieren gerät. Mit dieser Deutung stimmt auch folgender Versuch gut zusammen.

Am 17. Juli 1915 hatte Topf 667 lauter apetale Blüten. Die Pflanze wurde nun in einen neuen Topf mit frischer Erde gesetzt, wobei eine Beschädigung des reichen, am Ton klebenden Wurzelsystems nicht zu vermeiden war. Am 25. Juli zeigten sich Blüten mit vier bis fünf Kronblättern. Die Pflanze blühte normal bis Anfang August, worauf wieder Apetalie eintrat.

Es ist hier zu bemerken, daß die Gewächshausstellarien zwar im allgemeinen ein helleres Grün aufwiesen als die im Freien wachsenden. Andererseits waren aber gerade bei apetalen Stöcken oft die Laubblätter tief dunkelgrün gefärbt. Das entspricht durchaus dem üppigen vegetativen Ernährungszustand, der in solchen Fällen die Apetalie hervorgerufen hatte. Celakovsky meinte seinerzeit (1881), die Apetalie sei mit gelbgrüner, blasser Farbe des Laubes gepaart.

Interessant war das Verhalten der unter 2. a) erwähnten, mit Sand gefüllten Schalen, auf denen im ganzen etwa 100 Stellarien nahezu apetal blühten. Zwei dieser Schalen wurden Mitte April ins Freie gebracht. Darauf gingen die meisten Pflanzen ein. Die übrigen blühten reduziert weiter. Auch Übergießen mit Nährsalzlösung blieb ohne ersichtlichen Einfluß. Als Letztes wurde versucht, die Pflänzchen in gute Erde umzupflanzen. Sie hielten das jedoch, offenbar wegen zu großer Schwäche, nicht aus. Nur eine kam fort und entwickelte sich im Laufe von drei Wochen zu einer gesunden Pflanze, die noch heute (Mitte Juni) normale Blüten trägt.

Zum Schluß sei das Verhalten einiger Töpfe erwähnt, die im April und Mai apetal geblüht hatten. Sie wurden dann zum Wegräumen beiseite gestellt und nicht mehr gepflegt. Anfang Juni, als sie bereits teilweise verdorrt und abgestorben waren, erhielten sie zufällig wieder Begießung. Sie erholten sich nun zum Teil und blühten mit kleinen, ganz normalen Blüten weiter. Hier hatte das Austrocknen die vegetative Kraft gründlich geschwächt und deren auf die Blüten ausgeübte Hemmung beseitigt.

### Zusammenfassung der Ergebnisse des Experiments.

In den Blüten von *Stellaria media* variiert die Staubblattzahl in ziemlich weiten, die Zahl der Fruchtblätter und Samenanlagen in ziemlich engen Grenzen. Diese Variabilität ist eine der Pflanze eigene, erbliche Eigenschaft, die im einzelnen Falle auf Wirkungen äußerer Bedingungen nicht unmittelbar zurückgeführt werden kann. Neben dieser Variabilität zeigt die Stellariablüte häufig Reduktionen derart, daß die Kronblätter gehemmt, bisweilen auch Staubblätter und Samenanlagen vermindert bzw. funktionsuntüchtig werden. Diese Reduktionen sind von äußeren Bedingungen abhängig. Sie werden einerseits durch starke Unterernährung der ganzen Pflanze, andererseits korrelativ durch Begünstigung der vegetativen Entfaltung hervorgerufen. Im letzteren Falle wird meist nur der Kronstaubblattkreis reduziert. Alle Reduktionen treten mit quantitativen Unterschieden an allen Stellarien auf und können rückgängig gemacht werden.

In der freien Natur scheint sich *Stellaria* mit dem Komplex der natürlichen Bedingungen, der durch lange Zeiträume gleichförmig gewirkt hat, derart im Gleichgewicht zu befinden, daß Blüten mit der Formel  $K_5C_5A_3G\text{ (?)}$  gebildet werden. Daß es sich um ein Gleichgewicht handelt, sieht man an dem sofortigen Eintritt veränderter Bildung, sobald gewisse Faktoren des Bedingungskomplexes künstlich verändert werden.

Was die an natürlichen Standorten vorkommenden apetalen Stellarien betrifft, so dürfte die Reduktion derselben teilweise auf akkumulierender Wirkung schlechter Ernährung beruhen, teilweise auch darauf, daß diese Pflanzen einem öfteren schroffen Wechsel von Feuchtigkeit und üppigem Vegetieren einerseits, starker Besonnung und Trockenheit andererseits ausgesetzt sind. Nach Angabe der Floristen sind die Standorte der Varietät *apetala* ähnlich beschaffen. Es sind dies die gleichen Bedingungen, die auch im Gewächshaus die Apetalie begünstigen.

## II.

In der nun folgenden Schilderung der Blütenentwicklung der einzelnen Caryophyllaceen-Gattungen werden nur die Merkmale erwähnt, die für die phylogenetischen Erwägungen von Bedeutung sind, und von sonstigen Beobachtungen nur die, durch welche frühere Angaben berichtigt werden.

Bei den

typischen Alsineen

schließt, wenn genügend Laubblattwirbel gebildet sind, eine Gipfelblüte den Sproß ab. Macht man einen Querschnitt so, daß die Achse der Blüte samt den beiden Vorblättern und den zugehörigen Achselsprossen getroffen wird (Fig. 1), so sieht man, daß die Vorblätter  $V$  und die zugehörigen Achselsprosse  $\alpha$ , von denen in der Figur nur die undifferenzierte, unterste Partie getroffen ist, ungleich sind, und daß die Achse der Mittelblüte  $A$  nicht in der Mitte liegt, sondern gleichsam von den beiden Achselsprossen einseitig hinaus gedrückt ist. Dasselbe, aber höher geschnitten, zeigt Fig. 2. Am Stengel  $S$  entspringt aus der Achsel des Blattes  $B$  die Blüte  $A$ , die von ihren Vorblättern  $v$  und deren Achselsprossen  $\alpha$  einseitig hinausgedrückt ist. Auf der hinausgeschobenen, breiteren Seite entsteht Kelchblatt  $\iota$  schräg oberhalb des  $\alpha$ -Vorblattes  $v_1$ . Diese Reihenfolge der Anlagen am Vegetationspunkt:  $\alpha$ -Vorblatt  $v_1$ ,  $\beta$ -Vorblatt  $v_2$ , Kelchblatt  $\iota$  ist durchaus verständlich. An den Blütenzweigen ist der  $\beta$ -Achselsproß stets der geförderte. Verbindet man im Diagramm die geförderten Achselsprosse, so erhält man eine Zickzacklinie (punktiert). Der subordinierte, geförderte Achselsproß kommt abwechselnd rechts und links zu liegen, worin sich Wickeltendenz offenbart. Das Kelchblatt  $\iota$  einer Achselsproßblüte liegt immer abgewendet 1. von der übergeordneten Abstammungsachse, 2. vom eigenen  $\beta$ -Vorblatt. Kelchblatt  $\varphi$  liegt dann gegen die Abstammungsachse hin. Damit ist der Drehungssinn der Kelchspirale festgelegt. Obwohl diese nach  $\frac{2}{5}$  forschreitet, sind die Öffnungswinkel der Sektoren ungleich. Kelchblatt  $\iota$  und  $\varphi$  stehen sich meist näher, als das Schema erlaubt, Kelchblatt  $\varphi$  und  $\vartheta$  haben Neigung zu transversaler Stellung, rücken also von Kelchblatt  $\varphi$  mehr als je  $72^\circ$  ab. Entsprechend den Vorblattverhältnissen läuft die Kelchspirale bald rechts, bald links herum. Nach Anlegung der Kelchblätter erscheinen gleichzeitig die fünf Kronblätter als sehr sanft gewölbte Höcker. Gleich darauf werden die Primordien der Kelchstaubblätter sichtbar. Die vor den jüngsten Kelchblättern treten zuerst auf. Der Vorsprung ist aber nur klein. Deutlich ist dagegen, daß das Primordium des vor Kelchblatt  $\varphi$  stehenden Staubblattes immer größer und dicker aussieht als

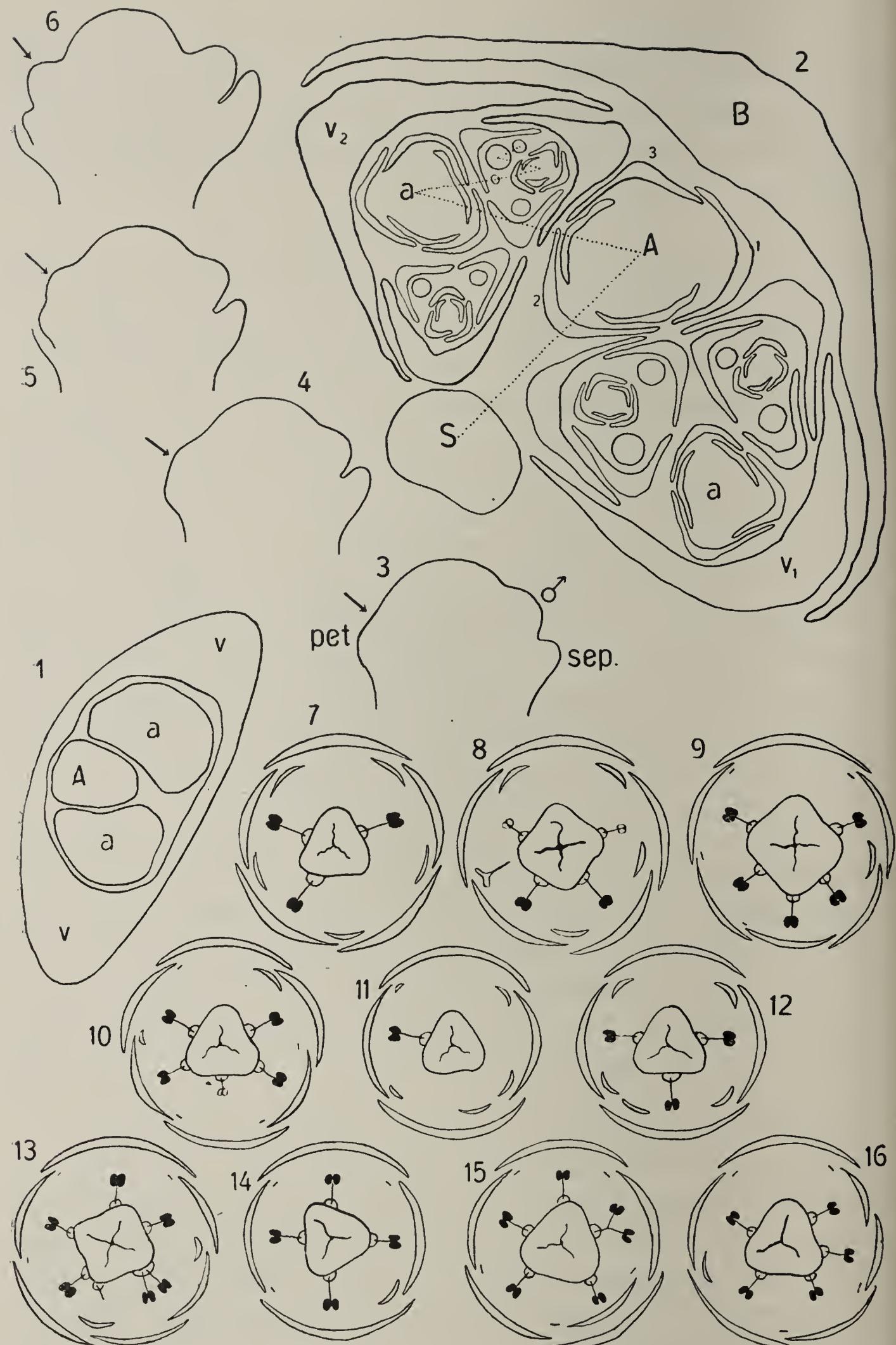


Fig. 1, 2. *Stellaria media*, Sproßquerschnitte halbschematisch. 3—6. *Cerastium arvense*, mediane Längsschnitte junger Blüten. 7—16. Diagr. von *Stellaria media*.

das vor Sep. 5, dieses wieder größer als die übrigen. Später gleichen sich die Größenunterschiede wieder aus. Die genannten Staubblätter gehen nach meinen Beobachtungen an *Stellaria media* den übrigen im Ausstäuben nicht selten voraus. Nach Anlegung der Kelchstamina geschieht folgendes: die Einsattelung (in Fig. 3 durch einen Pfeil gekennzeichnet), mit der die Petalprimordien nach oben in den Blütenboden übergehen, verflacht sich, hebt sich (Fig. 4), und es erscheinen unmittelbar über den Kronblättern, aber unter- bzw. außerhalb der Kelchstaubblätter die fünf Primordien der Kronstaubblätter. Payer hat dies sehr gut beobachtet. Er beschreibt den für Alsineen so typischen Vorgang, wie das dicht über dem Petalum stehende Staubblatt allmählich größer wird, bis „à un certain moment, les étamines sont plus grosses que les pétales et disposées de tel façon que le pétales ne semble plus qu'un bourrelet extérieur né sur cette étamine“. Vgl. hierzu Fig. 3—6. Mikrotomschnitte von solchen Stadien lehren, daß zu der Zeit, wo die Kronblätter angelegt werden, das darüber befindliche Gewebe des Blütenbodens weder nach Form, noch nach Inhalt der Zellen Andeutungen von epipetalen Staubblättern zeigt. Von einer Entstehung der beiden, so eng gepaarten Glieder aus einem Primordium kann keine Rede sein. Nach den Kronblättern werden erst die Kelchstaubblätter angelegt und ziemlich weit differenziert. Dann erst erscheinen die Kronstaubblätter. Anzeichen für ontogenetisches Dédoubllement fehlen vollständig. — Die Kronblätter bleiben lange sehr klein und strecken sich erst kurz vor Öffnung der Blüten. Bei den häufig vorkommenden apetalen Formen unterbleibt die Streckung, nie aber die Anlegung. — Erst nachdem die Staminalprimordien alle sichtbar sind, erscheinen die Fruchtblätter, die meist, aber nicht immer, mit den Kelchstaubblättern alternieren. Was die weitere Entwicklung des Fruchtknotens anlangt, so ist den Ausführungen Schäfer's (1890) nichts hinzuzufügen. Die Fruchtblätter treffen sich mit ihren Rändern, die als Scheidewände bis zur zentralen Erhebung der Blütenachse reichen; mit dem Wachstum der Fruchtblätter laufen auch die Scheidewände höher am Zentralkegel hinauf, oberhalb derselben ragen sie schließlich frei vom Rande herein, ohne sich zu treffen. Die Samenanlagen treten an den äußersten Rändern der Fruchtblätter auf, oben beginnend, zwei Reihen in jedem Fach. Die Scheidewände werden später aufgelöst usw.

### *Malachium aquaticum.*

An dieser Pflanze läßt sich besonders deutlich die Entwicklung der alternisepalen Blütensektoren verfolgen (Fig. 17 und 18). Schon

Payer schildert und zeichnet anschaulich, wie die Kelchstamina zuerst erscheinen, stets größer sind und weiter innen stehen als die Kronstamina. Der Zeichnung (Pl. 73, Fig. 6) ist auch zu entnehmen, daß die Staubblätter vor den jüngsten Kelchblättern gefördert sind und in der Entwicklung den anderen vorausseilen. Vergegenwärtigt man sich, daß dem zuerst erscheinenden höchsten Staubblatt vor Sep. 5 die anderen in absteigender Spirale folgen, daß sodann die noch tiefer stehenden Kronstaubblätter erscheinen, so ergibt sich für diese typischen Caryophyllaceen eine basipetale Entwicklung des Andröceums.

Schumann konnte sich wegen der Insertionshöhe der Staminalkreise nicht entscheiden. Er meinte, daß die epipetalen Stamina höher stehen als die episepalen. Jedenfalls aber bilden, wie er sagte, die großen episepalen Primordien die Kontakthöcker und bedingen die epipetale Lage der Fruchtblätter (1889). Es ist hierbei nicht verständlich, wie die Kelchstamina die Kontakthöcker für die Fruchtblätter bilden können, wenn sie doch tiefer stehen als die Kronstamina. Nachprüfung ergab, daß die Fruchtblätter über den Kronblättern stehen, also in diesem Falle mit dem innersten Staminalkreis, den Kelchstaubblättern, alternieren; vgl. hierzu auch Payer, Pl. 73, Fig. 10.

Es kommen auch weibliche Blüten vor, in denen das Andröceum verkümmert; vgl. Schulz (1888/90).

### **Stellaria graminea und Stellaria holostea**

lassen in der Blütenentwicklung Abweichungen vom Normalen kaum erkennen. Die Petalprimordien sind unscheinbarer als bei *Malachium*, und die scharfe Furche zwischen ihnen und den zugehörigen Kronblättern tritt später auf. Das von der Fünf- auf Dreizahl reduzierte Gynäceum besteht gelegentlich aus vier Fruchtblättern. Sabransky (1910) gibt eine *Stellaria graminea* f. *micropetala* an, die durch Reduktion eingeschlechtig und kleinblütig geworden sei. Auch Schulz (l. c.) fand, daß die Blüten mit steriles Andröceum kleiner sind als die normalen. Wichtig scheint die Beobachtung, daß oft nur die Terminalblüte und die Primanblüten der Dichasien normal, die späteren aber weiblich sind. Die Beobachtung, daß die ersten Blüten die kräftigsten sind, während später leicht Reduktionen eintreten, wurde auch an anderen Caryophyllaceen gemacht. Bei *Stellaria holostea* wird eine f. *apetala* angegeben (Hegi III), auch das Vorkommen kleinerer, weiblicher Blüten.

### Stellaria media.

Die Blütenentwicklung verläuft durchaus typisch. Von den Blütenvariationen war im ersten Teil schon ausführlich die Rede. Fig. 7—16 zeigen außer dem Normaldiagramm 7 eine Reihe stark abweichender. Die Zahl der Kelchblätter schwankt zwischen vier und sechs. Im Fall der Vierzähligkeit stand das erste Kelchblattpaar median. Bei sechs Kelchblättern stand stets ein beiderseits deckendes vor der Achse, im übrigen herrschte aber keine Regel. Oft gab es rein absteigende Deckung wie in Fig. 9 und 10, oft schien der Kelch aus zwei dreizähligen Wirtern zu bestehen, meist lag eine Spirale mit sechs ungleichen Sechsteln vor. Auffällig war es, wenn das sechste Blatt wieder vor das erste fiel, wie in Fig. 15. Die verschiedenen Kelchformen üben auf die Kelchstaubblätter einen richtenden Einfluß aus. Letztere werden entweder auch vier- bzw. sechszählig oder sind im Fall der Minderzähligkeit den jüngeren Kelchblättern streng superponiert. Man erkennt daran, daß Kelchblatt und Kelchstaubblatt hier im Sinne Goebel's (1911) gepaart sind. Die gleiche Paarung besteht, wie nebenbei bemerkt sei, auch in den Petalsektoren. Kronblätter und Kronstaubblätter sind sehr genähert, streng superponiert und neigen zu gemeinsamem Schwinden. Hingegen greifen die Änderungen in den Zahlen der Kelchblätter nur selten auf die Petalsektoren über, wie Fig. 11 und 12 beweisen.

Die Zahl der ausgebildeten Kronblätter in normalen, pentameren Blüten pflegt zu schwanken, sobald die Pflanzen dem Zustand der Apetalie zuneigen. Auch bei den sogenannten apetalen Blüten werden alle Petala angelegt. Obwohl sehr viele Blüten untersucht wurden, konnte keine Norm gefunden werden, nach der gewisse Petala bei Abort persistieren oder vorangehen. Vielmehr finden sich regellos alle Hemmungsstadien. Anders bei den Kelchstamina. Hier bleiben im Fall der Minderzähligkeit die vor den jüngeren Kelchblättern stehen. Da es meist drei sind, stehen sie also vor Sep. 5, 4 und 3. Eichler (1875/78) gab eine *Stellaria media* mit trimerem Andröceum wieder, bei der die Staubblätter vor 5, 4 und 1 stehen. Das ist ein von mir nicht beobachteter, jedenfalls sehr seltener Fall. Daß gerade die genannten Staubblätter persistieren, stimmt überein mit der Tatsache, daß sie die höchsten und ersten sind. Einen Einfluß auf die Stellung der Petala üben die Staubblätter noch nachträglich aus. Da sie nämlich viel schneller wachsen und an basalem Umfang zunehmen als die Kronblätter, werden die Räume zwischen den Kronblättern ungleich. An den Stellen, wo oberhalb ein Staubblatt eingeschaltet ist, also vor

Sep. 5, 4 und 3, werden die Kronblätter auseinander gedrängt; dafür rücken sie vor Sep. 1 und 2 scheinbar näher zusammen. Noch in der fertigen Ausgestaltung der geöffneten Blüte ist diese Verschiebung der Kronblätter oft deutlich sichtbar und verleiht der Blüte ein etwas dorsiventrales Gepräge.

Bisweilen wurden Mitteldinge zwischen Staubblatt und Petalum beobachtet. An einer Blüte, die nur vier Kronblätter hatte, fand sich an der Stelle des fünften ein Gebilde, wie in Fig. 19 wiedergegeben. Im unteren Teile hatte es ein von Honigdrüsenhöckern flankiertes, typisches Filament. In der Höhe, wo bei einem normalen Staubblatt die Antheren gesessen hätten, gabelte sich das Gebilde in zwei ungleiche, weiße Lappen von ausgesprochenem Kronblattcharakter. An der Außenseite der Lappen war je ein länglicher Abschnitt von der roten Färbung, wie sie die fast reifen Antheren haben. Bei mikroskopischer Untersuchung fand sich, daß die roten Abschnitte Pollensäcke waren; die Verdickungen des Endotheciums waren deutlich zu sehen. In einem kürzeren Ast waren reife Pollenkörner, im anderen nicht. Die übrigen weißen Teile der Lappen waren petalartig gebaut, mit etwas papillöser Vorwölbung der Zellen usw.

Bei minderzähligem Androeum finden sich zuweilen Rudimente der fehlenden Staubblätter in allen Stadien, vom einfachen Höcker bis zum großen Staminodium, bei dem nur der Pollen in den Antheren steril ist. In der Regel aber werden die fehlenden Staubblätter gar nicht angelegt, worin ein großer Unterschied gegenüber den stets angelegten, aber oft nicht weiterwachsenden Kronblättern besteht. Fig. 20 zeigt die Ansicht auf eine junge Blüte, die dem apetalen Steckling 143 angehörte. Man sieht über den Kelchblättern *s* alle fünf Kronblätter *p* angelegt, darüber nur die drei Kelchstaubblätter *st*; die Fruchtblätter sind noch nicht sichtbar. Andere Entwicklungsstadien sind in Fig. 21 bis 23 abgebildet.

Die Zahl der Fruchtblätter schwankt nach meinen Beobachtungen zwischen zwei und sieben, beträgt aber meist drei. Ihre Stellung wird in den kerkömmlichen Diagrammen richtig angegeben, ist aber nicht starr festgelegt. Eine Spitze des stumpfen Fruchtknoten-Dreiecks ist bald genau gegen Sep. 2, d. h. gegen die Achse hin gerichtet, bald schief dazu, bald mehr gegen Sep. 1 hin. Allgemein für alle Alsineen mit trimerem Gynäeum kann nur gesagt werden, daß die Fruchtblätter den beiden vor Sep. 5 und 4 stehenden — also höchsten und ersten — Staubblättern auszuweichen scheinen. Damit soll nicht behauptet werden, daß die Stellung der Karpelle durch die der Staubblätter bestimmt

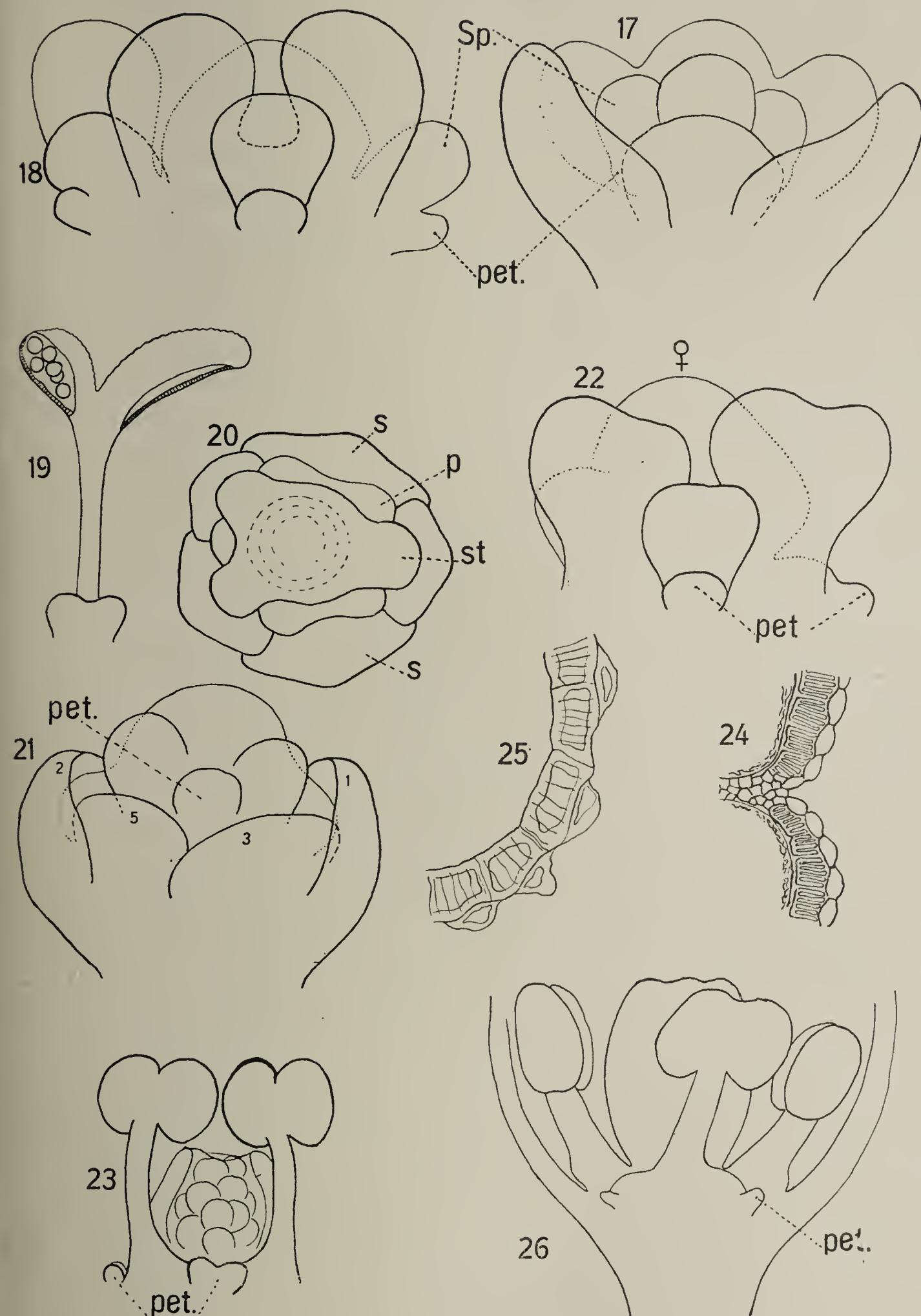


Fig. 17, 18. *Malachium aquaticum*. 19—25. *Stellaria media*; 19 Staubblatt-mißbildung; 20 junge Blüte von oben; 21—23 von der Seite; 24, 25 Querschnitte durch die Antherenwand. 26. *Sagina apetala*; *s* Kelchblatt, *p* Kronblatt, *st* Kelch-staubblatt, *Sp* Kronstaubblatt.

werde. Eher ist anzunehmen, daß die einen so wichtigen und zentralen Teil der Blüte bildenden Fruchtblätter schon vor ihrem sichtbaren Auftreten durch Momente stofflicher Natur, z. B. Nährstoffkonzentration, gewissermaßen ihren Platz belegen und die ihnen zunächst stehenden Staubblätter zum Ausweichen zwingen; dies sind aber die Stamina vor Sep. 5 und 4.

In die Kelchblattsektoren können die Fruchtblätter nicht einbezogen werden, da, wie die Diagramme 7—16 lehren, die Kelchblätter weder bei normaler, noch bei anormaler Zahl und Stellung auf die Fruchtblätter einen richtenden Einfluß haben.

Es muß hier kurz auf die Schilderung der Blütenentwicklung eingegangen werden, die Schumann (1890) für *Stellaria media* gab. Hiernach entstehen zuerst fünf Kelchblätter, dann keine Petala, dann je ein Staubblatt-Primordium vor Sep. 5 und 4, dann paarige Gebilde vor den drei übrigen Kelchblättern. Das Primordienpaar vor Sep. 3 sei ungleich groß, der größere Höcker werde zum dritten Staubblatt, den kleineren aber wie die vor Sep. 2 und 1 stehenden Primordienpaare verliere man aus den Augen, bis man merke, daß sie zu Kronblättern geworden sind . . . „nachdem einmal die ersten Kalotten vor Sep. 4 und 5 aufgetreten sind, können nach dem herrschenden Arrangement Blumenblätter nicht in Alternanz mit den Kelchblättern angelegt werden“ . . . „die Blumenblätter würden nur dann auftreten können, wenn durch eine radiale Dehnung im Blütenboden zwischen dem Kelche und dem Androeum ein Raum für sie geschaffen würde“ . . . „die Blüten können auch nicht durch in der Vorstellung existierende Verschiebungen oder anderweitige Korrekturen auf das Caryophyllaceen-Diagramm zurückgeführt werden“. Die Behauptung, die Kronblätter entstünden ursprünglich episepal und nach den ersten Staubblättern, erregt gewiß Staunen. Offenbar hat Schumann eine normale Blüte mit trimerem Androeum untersucht. Er übersah, daß die fünf Kronblätter unmittelbar nach den Kelchblättern und mit ihnen alternierend entstehen. Dies ist allerdings wegen der Kleinheit und Flachheit der Petalprimordien nicht leicht zu sehen, leichter bei Blüten der nächstverwandten Gattungen. Dagegen sah der genannte Autor richtig die absteigende Entwicklung des Androeums, wenn er angibt, daß die Staubblätter vor Sep. 5 und 4 höher stehen und größer sind als das vor Sep. 3. Zu seinem Irrtum betreffs der Petalentstehung mag ihn auch die Tatsache verführt haben, daß der Blütenboden kein regelmäßiges Fünfeck darstellt, und daß, wie oben erwähnt, die drei Kelchstamina durch ihr schnelles Wachstum die Kronblätter etwas zur Seite drängen. Schu-

mann würde seinen Irrtum sofort selbst gemerkt haben, wenn er Blüten mit vier oder fünf Staubblättern untersucht hätte. Denn wie in diesen Fällen die Blütenentwicklung dem zitierten Schema folgen könne, ist nicht ersichtlich.

Weiter sei hier eine Beobachtung verzeichnet, die zwar mit dem Thema der Abhandlung nichts zu tun hat, aber dennoch Interesse verdient. Bei der Entwicklung der Antheren stellen die Zellen des Exotheciums zu einem gewissen Zeitpunkt das tangentiale Wachstum ein. Sie werden durch die mächtig wachsenden Zellen des Endotheciums mehr oder weniger voneinander getrennt (Fig. 24 und 25) und namentlich gegen Ende hin so unansehnlich, daß es aussieht, als sei das Endothecium die äußerste Schicht. Vielleicht handelt es sich bei *Struthanthus*, wo Goebel (1911) getrennte Exotheciumzellen bemerkte, um einen gleichen Hergang der Entwicklung.

### Cerastium.

Von dieser Gattung wurden *Cerastium triviale* und *Cerastium arvense* untersucht. Die Blütenentwicklung verläuft normal, den trefflichen Zeichnungen in Payer's Organogénie ist nichts hinzuzufügen. Schumann meint, aus Pl. 72, Fig. 9 entnehmen zu können, daß die jungen Karpelle epipetal gezeichnet seien. Ich kann das nicht finden. Tatsächlich stehen die Fruchtblätter, wie Schumann richtig angibt, über den Kelchblättern, also auch über den Kelchstaubblättern. *Cerastium* ist ein gutes Beispiel dafür, daß die Fruchtblätter sich nicht nach den Kontaktverhältnissen der vorausgehenden Staminalprimordien richten. Denn bei *Cerastium* liegen die oberen Ränder der Kronstaminalprimordien tiefer (vgl. auch Payer) als die der Kelchstaminalprimordien. Nach der Kontakttheorie müßten sich die Karpelle, wie z. B. bei *Malachium*, zwischen die Kelchstamina schieben; sie tun es aber nicht.

Der epipetale Staubblattkreis neigt zum Abort. Auch apetale Formen, rein tetramere Blüten und dreigliedrige Wirtel sind festgestellt worden (vgl. Hegi). Am veränderlichsten scheint *Cerastium glomeratum* zu sein, wo Kronblätter vorhanden seien oder fehlen, Kronstaubblätter fertil, oder steril oder ganz abwesend sein können. Formae apetalae werden von mehreren Arten unterschieden. Weibliche Blüten mit rudimentären Staubblättern sind kleiner als die zwittrigen. Daß es sich dabei um eine Reduktion handelt, sieht man auch daran, daß bei *Cerastium brachypetalum* weibliche Blüten meist auf solchen Stöcken vorkommen, deren übrige Blüten nur wenige Kelchstaubblätter

haben. Die Reduktion des Andröceums verläuft also, wie so oft, stufenweise.

### Holosteum

verhält sich typisch, besonders in der Inkonstanz der Kronstaubblätter. *Holosteum umbellatum* mit seinem Schwanken zwischen Fünf- und Vierzahl und seinem meist trimeren Kelchstaubblattkreis erinnert in diesem Verhalten an *Stellaria media*. Auch tritt bei schlechter Beleuchtung Kleistogamie ein. Die Gattung

### Moenchia

bietet keine hier interessierenden Momente. Über die Variabilität, fakultative Kleistogamie vgl. Hegi und Schulz.

### Sagina.

Was die Blütenentwicklung betrifft, werden bei *Sagina apetala* die Kronblätter stets angelegt. Sie bleiben aber außer bei den ersten Blüten auf dem Primordialstadium stehen und verhalten sich oft innerhalb derselben Blüte ungleich (Fig. 26). Beim Vergleich der in Fig. 27 bis 31 abgebildeten empirischen Diagramme von *Sagina subulata* zeigt sich bei 28 sehr deutlich, wie die Glieder zusammen gehören. Vor vier großen Kelchblättern stehen vier Kelchstamina. Einem fünften, kleinen, Kelchblatt-ähnlichen Gebilde ist eine drüsenartige Erhebung an der Fruchtknotenbasis, wie sie für Kelchstaubblätter charakteristisch ist, opponiert. Nach den fünf normalen, aber unsymmetrisch verteilten Kronblättern richten sich alsdann fünf Kronstaubblätter. Bei 31 ist eins der Kronblätter doppelt so groß und breit wie die anderen. Ihm stehen zwei sehr genäherte Staubblätter gegenüber. Celakovsky hätte dieses Zusammenrücken als Vorstufe zu einem kollateralen Dédoulement mit negativem Charakter aufgefaßt. Auch bei solchen Formen, die gewöhnlich nur Kelchstaubblätter haben, treten gelegentlich, besonders gern in kräftigen Primanblüten, Kronstaubblätter bzw. -staminodien auf. Fig. 32 und 33 zeigen Diagramme von *Sagina apetala*. In Fig. 32 sind epipetale Glieder aufgetreten. Die Fruchtblätter stehen epipetal. Das Öffnen der Blüten ist bei vielen Arten von heller Beleuchtung abhängig.

### Alsine.

Die Blütenentwicklung verläuft normal. An *Alsina setacea* ist die absteigende Spirale der Kelchstaubblätter sehr gut zu beobachten.

Die Zeit- und Höhenunterschiede wurden hier am größten gefunden. Kronblätter und Kronstaubblätter neigen auch in dieser Gattung stark zum Abort. Die Blüten schwanken zwischen Fünf- und Vierzähligkeit, das Gynäceum kann bis auf Zweizahl heruntergehen. *Alsina verna* (und gewiß manche andere Arten auch) wird bei schlechter Beleuchtung kleistogam und bildet bisweilen kleinere, weibliche Blüten, deren Staubblätter mehr oder weniger reduziert sind. Von Interesse ist die Beobachtung Schulz' (l. c.), daß weibliche Blüten wohl auf solchen Individuen vorkommen, deren übrige Blüten ein auf die Fünfzahl reduziertes Androeum haben, nicht aber auf solchen, die im übrigen alle zehn Staubblätter besitzen. Schulz knüpft daran die Bemerkung, daß Pflanzen mit  $A_0$  und  $A_{10}$  wohl ebenfalls vorkommen müßten. Diese Vermutung dürfte kaum zutreffen, denn es handelt sich nicht um beliebige Kombination verschiedener Blütentypen, sondern um fortschreitende Reduktionsstufen. Es ist unwahrscheinlich, daß eine Pflanze, deren meiste Blüten alle zehn Staubblätter normal ausgebildet enthalten, gleichzeitig Blüten hervorbringen kann, die alle zehn Staubblätter reduziert haben. Faßt man, wie nach den Experimenten nicht zweifelhaft sein kann, die Reduktionsstufen als sichtbare Begleiterscheinung von Ernährungszuständen, so müßte eine Pflanze mit  $A_0$  und  $A_{10}$  gerade die beiden Extreme in sich tragen. Viel erklärlicher und mit den Beobachtungen übereinstimmend ist es dagegen, wenn Pflanzen, deren Blüten an sich schon ein mehr oder weniger reduziertes Androeum haben, gelegentlich und besonders in oberen Teilen weibliche Blüten mit total reduziertem Androeum hervorbringen; vgl. auch Fisch (1899).

### **Moehringia**

weicht vom Typus nicht ab. Einige Diagramme der stark variablen Blüte von *Moehringia trinervia* zeigen Fig. 34—40. Bei der vierzähligen Blüte 37 stehen die Fruchtblätter ungefähr epipetal. Über die Gattungen

### **Merckia, Dolophragma und Lepiropidclis**

ist in diesem Zusammenhange nichts Neues oder Abweichendes zu berichten. Die Gattung

### **Arenaria**

sei nur der Vollständigkeit halber erwähnt. Ihre an *Arenaria serpyllifolia* studierte Blütenentwicklung weicht in keiner Beziehung vom Normalen ab. Die Kronstamina neigen zum Abort (*Arenaria*

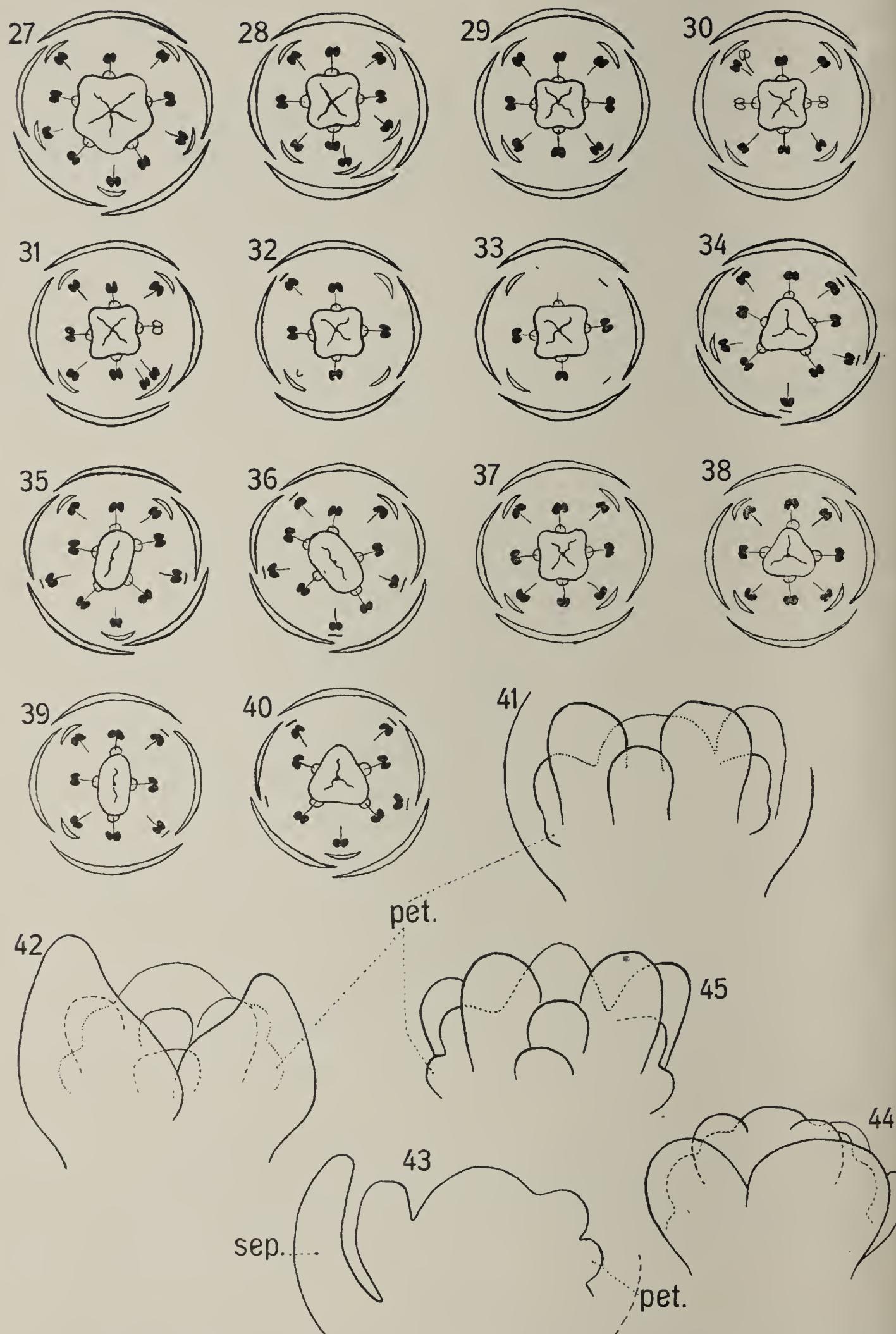


Fig. 27—31. *Sagina subulata*. 32, 33. *S. apetala*. 34—40. *Mochringia trinervia*. 41. *Silene venosa*. 42, 43. *Viscaria oculata* (43 Median). 44, 45. *Melandryum album* ♂.

*serpyllifolia*, *Arenaria biflora* u. a.), kleinere, weibliche Blüten finden sich (Schulz, l. c.) auf solchen Pflanzen, bei denen das Androeum schon bis zu einem gewissen Grade reduziert ist. Die Fruchtblattzahl schwankt zwischen fünf und zwei, beträgt aber meistens drei.

### Silene.

Die Blüten von *Silene venosa* (Fig. 41) wurden als obdiplostemon befunden. Damit stimmen überein die Angaben von Rohrbach (1868), welcher sagt, daß der äußere (Kelchstaubblatt-) Kreis, obwohl der ältere, doch scheinbar mehr nach innen stehe, und daß die Filamentbasis der fünf inneren (Kron-) Stamina sehr frühzeitig mit dem Nagel der Blumenblätter verwachse. Indessen scheint hier, wie bei den nächst verwandten Gattungen, keine sehr ausgeprägte Opdiplostemonie zu herrschen. Vielmehr gehören diese zu den Formen, von denen Celakovsky sagte (1894), daß ihr epipetaler Staminalkreis weder höher noch tiefer, sondern in gleicher Höhe wie der episepale stehe.

Die Fruchtblattstellung der isomeren *Silene*-Arten ist episepal nach Rohrbach (l. c.) und Schumann (1889), epipetal nach Hegi (III.), und in Wirklichkeit nicht starr festgelegt (vgl. *Lychnis*). Auch die Zahl schwankt zwischen fünf und drei, *Silene chloraeifolia* hat nach Rohrbach sogar nur zwei Fruchtblätter. Daß auch bei dieser, von Rohrbach als Mittel- und Ausgangspunkt seiner Silenaceen bezeichneten Gattung die typischen Reduktionstendenzen aller Caryophyllaceen vorhanden sind, beweist das Vorkommen einer *Silene cretica* subsp. *annulata* (Thoré) Hayek mit kleinen, bisweilen fehlenden Kronblättern (Hegi). Häufig vorkommende, eingeschlechtige Blüten tragen nach Schulz noch die Rudimente des fehlenden Geschlechts und sind kleiner als die zwittrigen.

### Viscaria.

Bei der untersuchten *Viscaria oculata* f. *nana compacta* entstehen die Blütenkreise in normaler Reihenfolge. Baillon (1887) zeichnet in seinem Diagramm den Kronstaubblattkreis als den äußersten. Nun sind aber (Fig. 42, 43) ausnahmsweise bei dieser Gattung die Primordien der Kronstamina etwas höher inseriert als die der Kelchstamina. Sie sind auch schon vom ersten Auftreten an von den zugehörigen Kronblättern durch einen deutlichen Sattel getrennt und bilden mit ihnen nicht den typischen, länglichen Höcker, wie er sonst stets gefunden und von *Cerastium* (Fig. 3—6) abgebildet wurde. Man sieht, daß auch in diesem Punkte kein allgemeines Schema gilt.

Die zwischen 5- und 3-Zahl schwankenden Fruchtblätter stehen im Fall der 5-Zähligkeit episepal. *Viscaria vulgaris* reduziert bisweilen das Androeum (Schulz) und bildet sogar weibliche und männliche Blüten, die kleiner sind als die zwittrigen.

### Melandryum.

Die Blüten sind obdiplostemon. Schwach, aber doch deutlich ist die Obdiplostemonie bei den männlichen Blüten (Fig. 44 und 45), wo die Verkümmерung des Fruchtknotens den Kronstaubblättern ein unbehindertes Wachstum erlaubt. Bei den weiblichen Blüten vollends (Fig. 46) sind die Rudimente der Kronstamina tiefer hinuntergedrückt. Ihre Primordien bedecken eine vielfach kleinere Fläche am Vegetationskegel als die der Kelchstaubblätter. Ihr unterer Rand liegt zwar etwas höher als derjenige der Kelchstaubblätter, aber der obere Rand liegt viel tiefer. Schumann (1889) meinte, daß die Glieder des episepalen Kreises als Kontakthöcker für den Vegetationskegel fungieren, wenn dieser die Fruchtblätter anlegt. Die Stellung der letzteren müsse also episepal werden. Es ist jedoch gerade bei den weiblichen Blüten wahrscheinlich, daß die mächtig bevorzugten Fruchtblätter lokal längst fixiert sind, bevor die schwächeren und spät erscheinenden Kronstaminodien auftreten. Übrigens findet sich zwischen diesen und den Karpellen ein — für Blütenbodenverhältnisse — sehr großer Zwischenraum, so daß von räumlichem Kontakt keine Rede sein kann. Das von Baillon (l. c.) gegebene Diagramm ist demgemäß zu berichtigen. Die Zahl der Fruchtblätter schwankt zwischen fünf und drei.

### Cucubalus

zeigt keine Abweichungen vom Typus. Die Zahl der Fruchtblätter scheint mit großer Regelmäßigkeit auf drei beschränkt zu sein.

### Heliosperma

verhält sich in seiner Blütenentwicklung durchaus normal. Die Obdiplostemonie ist schwach ausgeprägt. Die Zahl der Fruchtblätter beträgt in der Regel drei, seltener fünf.

### Lychnis.

Die Blütenentwicklung bietet nichts Neues. Es herrscht schwach ausgeprägte Obdiplostemonie wie bei *Silene*. Die Fruchtblätter stehen nach Schumann (1889) über den Kelchblättern. Nach meinen Untersuchungen an *Lychnis flos cuculi* ist die Insertion aber nicht

immer streng episepal. In manchen Blüten schieben sich die etwas vorspringenden Fruchtblattnähte zwischen zwei Staubblättern ein, so daß dann weder episepale noch epipetale Stellung herauskommt (Fig. 47). Die Fig. 48 gibt die Aufsicht auf eine junge Blüte, bei der die Fruchtblätter fast genau über den Kronblättern stehen. Offenbar besteht auch hier Variabilität innerhalb der Art.

### Agrostemma

kann wegen Fehlens von Abweichungen übergangen werden. Es sei nur erwähnt, daß eine *Agrostemma githago* f. *nicaeensis* auf Helgoland vorkommt, deren mit kleiner Platte versehene Kronblätter nur ein Drittel so lang sind als die Kelchblätter. Offenbar handelt es sich um Reduktion.

### Uebelinia.

Leider stand diese interessante Gattung nicht zur Verfügung. Allerdings hätte die Untersuchung der Blütenentwicklung kaum neue Gesichtspunkte liefern können. Es sind nur fünf Staubblätter vorhanden, ob die alternisepalen, wie Baillon (1887) angibt, ist zweifelhaft. Die Kronblätter sind im Kelch versteckt, schmal und ungestielt, die Zahl der Samenanlagen ist klein (Pax 1889). Das bei den anderen Lychnideen relativ große Mittelsäulchen im Gynäceum ist hier sehr klein, wie Rohrbach (1868) angibt. Damit ist der Unterschied vom Lychnideentypus umschrieben und zugleich bewiesen, daß die Reduktionen die für die Caryophyllaceen charakteristische Richtung auch bei dieser Gattung einhalten.

### Saponaria.

Fig. 49 und 50 zeigen zwei wichtige Stadien der Blütenentwicklung von *Saponaria ocymoides*. Noch in Fig. 49 bilden Kronblätter und zugehörige Staubblätter einen länglichen, in der Mitte kaum gesattelten Höcker. Man könnte versucht sein, hier von Dédoublement zu reden, wenn nicht der untere Teil des Höckers, das Petalum, so viel früher entstünde und schon deutlich differenziert wäre zu einer Zeit, wo im Zellgewebe oberhalb davon noch keine Anstalten zu Kronstaubblättern gemacht werden. Lediglich der Umstand, daß das Staubblatt so dicht oberhalb des Petalums entsteht, bewirkt das Unterbleiben jeglicher Lücke oder Einsattelung. Also nicht Dédoublement, sondern innige Paarung. In Fig. 50 ist die starke Deckung bemerkenswert, die das Kronstaubblatt im Vordergrund über die beiderseitigen Kelchstaubblätter innehalt. Die Zahl der Fruchtblätter beträgt meist zwei,

selten drei. Auf einer Pflanze finden sich zuweilen alle Reduktionsstufen des Androeums bis zu rein weiblichen Blüten (vgl. Schulz).

### Gypsophila.

Die auf die Zweizahl reduzierten Fruchtblätter sind bei *Gypsophila repens* und *Gypsophila Margini* in ihrer Lage nicht starr festgelegt. Die Längsachse des jungen Fruchtknotens trifft meist Kelchblatt 2, aber auch Kelchblatt 1. Auch dreizählige Fruchtknoten kommen vor. Die Kronstaubblätter stehen scheinbar auf gleicher Höhe wie die Kelchstaubblätter, doch wird auf ganz jungen Stadien die schwache Obdiplostemonie deutlich. Die Staubblätter sind selten vollzählig. Fortschreitende Reduktion führt bis zu weiblichen Blüten, die noch Staminalrudimente besitzen und kleiner sind als die zwittrigen.

### Acanthophyllum.

Bei *Acanthophyllum glandulosum* sind die zehn Staubblätter am Grunde zu einem ziemlich hohen Ring verwachsen. In den Winkeln, wo die einzelnen Filamente zusammenstoßen, finden sich zahlreiche, etwas silberglänzende Zellen, die man nach ihrer Form als Spaltöffnungen ansprechen möchte. *Acanthophyllum Tournefortii* neigt dazu, immer drei Blüten in der Art zusammenzustellen, wie es bei *Queria* und den *Pterantheen* Regel ist. Die Blütenentwicklung weicht nicht von der Regel ab.

### Tunica und Vaccaria

verhalten sich ganz gleichartig. Das Androeum ist selten vollständig. Auch

### Dianthus

hat eine normale Blütenentwicklung. Bei *Dianthus plumosus* stehen die Primordien der Kronstamina verhältnismäßig hoch und sind von den Kronblättern frühzeitig abgesetzt. Erwähnt sei, daß *Dianthus silvester* eine var. *micropetalus* mit kleinen Blüten besitzt (Hegi). Diese Pflanze ist xerophil gebaut. Gemäß den Ergebnissen unserer Experimente (Teil I) können wir schließen, daß die Petalreduktion mit der Anpassung an ungünstige, trockene Standorte Hand in Hand ging. Das ist ein Indicium mehr dafür, daß die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm, deren Petalsektor unscheinbar oder ganz abwesend ist, und die fast durchweg xerophil sind, Reduktionsstufen darstellen. Reduktion des Androeums, verbunden mit Kleinerwerden der weiblichen Blüten, wurde von Schulz bei vielen Arten beobachtet.

### Velezia.

Für diese Gattung wird von Eichler ein fünfzähliges, von Pax ein zehn- oder fünfzähliges Androeum angegeben. Bei der von mir näher untersuchten *Velezia rigida* fanden sich meist nur fünf Stamina vor den Kelchblättern, oft aber außerdem ein oder mehrere Kronstamina. Blüten mit zehn Staubblättern waren nicht zu beobachten. Die Blütenentwicklung verläuft normal. Wo Kronstaubblätter ausgefallen sind, sind die betreffenden Kronblätter vom Fruchtknoten durch den typischen, breiten Wulst getrennt. Fig. 51 gibt das häufig beobachtete Diagramm einer Blüte von der Formel  $K_5 C_5 A_{5+1} G(2)$ . Die in den zwei Fruchtblättern eingeschlossenen, nicht sehr zahlreichen Samenanlagen bevorzugen keine bestimmte Mikropylenrichtung, wie aus Fig. 52 hervorgeht.

### Drypis.

Die von Payer gegebene Blütenentwicklung bei *Drypis spinosa* ist in allen Punkten zu bestätigen. An dem auffällig breiten und niedrigen Blütenboden ist von Kronstaubblättern nichts zu sehen. Ferner sind nur drei Fruchtblätter vorhanden, und nur zwei Samenanlagen, von denen meist nur eine zur vollen Reife gelangt. Es sei noch hingewiesen auf die von Payer abgebildete (Pl. 71, Fig. 21) und beschriebene, eigentümliche Auflösung der Scheidewände im Fruchtknoten. Die Wände werden nicht ganz resorbiert, sondern teilen sich der Länge nach in zwei Teile: einer verläuft wie eine Naht an der Innenwand des Fruchtknotens, der andere „parcourt le centre de l'ovaire de la base au sommet sous la forme d'un filament plus ou moins tenu“. Ein gleiches Verhalten der Scheidewände ist unten für *Buffonia* und *Queria* beschrieben. Den offensichtlichen Reduktionen im Androeum und Gynäeum entsprechend ist die zentrale Erhebung im Fruchtknoten, die bei den Nachbargattungen noch recht ansehnlich ist, bei *Drypis* sehr klein; vgl. Rohrbach (1868).

### Spergula.

Die untersuchte *Spergula arvensis* verhält sich in der Entwicklung ihrer Blüte ganz wie eine Alsinee. Die Kronstamina stehen tiefer als die Kelchstamina und neigen zum Schwinden. Manchmal ist nur eins vorhanden (Fig. 53). Die fünf Fruchtblätter fallen über die Kronblätter. Schulz fand, daß die Blüten mit Schwinden des Androeums kleiner werden und bei trübem Wetter geschlossen bleiben. *Spergula vernalis* ähnelt *Stellaria media* darin, daß gewöhnlich

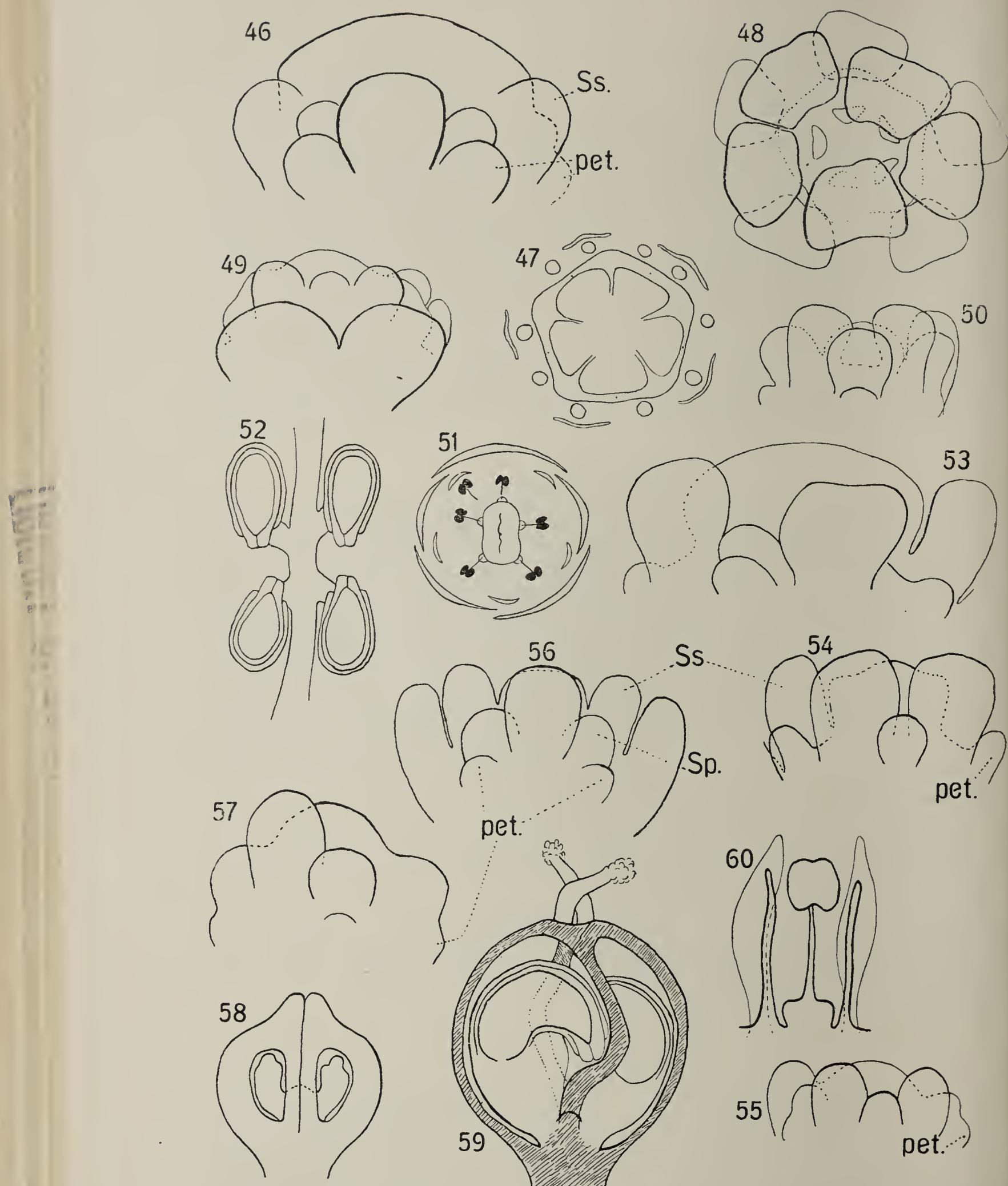


Fig. 46. *Melandryum album* ♀. 47—48. *Lychnis flos cuculi* (47 Blütenquerschnitt, 48 Sporophylle von oben). 49, 50. *Saponaria ocymoides*. 51, 52. *Velezia rigida*. 53. *Spergula arvensis*. 54. *Telephium imperati*. 55. *Brachystemma calycinum*. 56, 57. *Buffonia enervis*. 58, 59. *Buffonia macrosperma*. 60. *Queria hispanica*; Ss Kelchstaubblatt, Sp Kronstaubblatt.

nur drei Kelchstaubblätter und ein bis zwei Kronstaubblätter vorhanden sind.

Genau so verhält sich die Gattung

### Spergularia,

nur daß die Zahl der Fruchtblätter meist drei beträgt. Bei

### Telephium

(imperati) konnten epipetale Blütenglieder überhaupt nicht bemerkt werden (vgl. Fig. 54). Die Zahl der Fruchtblätter schwankt zwischen drei und vier.

### Brachystemma.

Das untersuchte *Brachystemma calycinum* verhält sich in Zahl, Reihenfolge und Insertionshöhe der Blütenteile wie eine echte Alsinee. Fig. 55 gibt das aufschlußreichste Stadium wieder. Fruchtblätter sind in Zweizahl vorhanden, in jedem Fruchtknotenfach zwei Samenanlagen, von denen normal nur eine zur Reife kommt. Die Kelchblätter sind viel länger als die Kronblätter, vor letzteren fünf Staminodien.

### Buffonia.

Fig. 56 zeigt eine junge, vierzählige Blüte von *Buffonia enervis*, deren Entwicklung bis auf die des Fruchtknotens von normaler Alsineen-Entwicklung nicht verschieden ist. Man sieht sehr deutlich, wie die Primordien der Kronstaubblätter *Sp* viel tiefer inseriert sind als die der Kelchstaubblätter *Ss*. In Fig. 57 ist die Ansicht so genommen, daß zwei Petalsektoren im Profil getroffen wurden. Die Kelchblätter sind nicht mitgezeichnet. Von Kelchstaubblättern steht nur eins links vorn. Im Vordergrund ein Kronstaubblatt, unter ihm die schlecht sichtbare Vorwölbung des zugehörigen Kronblattes. *Buffonia macrosperma* hat normal keine Kronstaubblätter, bisweilen aber entwickeln sich ziemlich verspätet ein oder mehrere Kronstaminodien. Interesse beansprucht die Entwicklung des Fruchtknotens, die an *Buffonia macrosperma* am besten zu verfolgen ist. Wenn die zwei Fruchtblätter nach Caryophyllaceen-Art die zentrale Erhebung der Blütenachse überwachsen haben, mit den Rändern daran hinauflaufend, findet man in jedem der so gebildeten Fächer eine Samenanlage. Fig. 58 zeigt einen nicht ganz medianen Längsschnitt durch beide Fruchtblätter. Die total umwachsene Kuppe der Blütenachse ist punktiert angedeutet. In einem späteren Stadium werden die Scheidewände teilweise aufgelöst, indem ähnlich wie bei *Drypis* der mittlere Teil einer jeden

Wand verschwindet. Der etwas dickere, plazentartige Rand bleibt bestehen und durchzieht, mehrfach gewunden und von den Samenanlagen beiseite gedrückt, den Fruchtknoten von unten nach oben (Fig. 59). Von den beiden Samenanlagen kommt normal nur eine zur völligen Reife. Die zweite wird wohl befruchtet und wächst bis zu gewisser Größe heran, die Samenschale färbt sich braun, dann aber bleibt das Wachstum stehen. Rudimente weiterer Samenanlagen wurden nicht beobachtet.

### Queria.

Es sei kurz erwähnt, was bei Bentham and Hooker (1862/67) über die Blüte steht: „Sepala 5, petala vera 0, staminodia linearia, integra, brevia, sepalis opposita, rarius 0, stamina 10 . . . Flores glomerolum sessiles, centrales perfecti, laterales solitarii ad sepala 2 bracteae-formia reducti, vel 3. centrali massulo.“ Nach dieser Charakteristik, die in alle späteren Beschreibungen der Gattung übergegangen ist, läge eine erhebliche Abweichung vom Alsineen-Typus vor. Dies ist in Wirklichkeit nicht der Fall. Nach meinen Untersuchungen an *Queria hispanica* werden erst fünf Kelchblätter angelegt, dann fünf Kronblätter, die anfangs klein bleiben, später zu langen, schmal spatelförmigen Gebilden auswachsen. Da die Kelchblätter sehr weit übereinander greifen, hat es öfter den Anschein, als ständen diese Gebilde nicht zwischen, sondern teilweise vor den Kelchblättern. Es ist dies der gleiche, trügerische Augenschein, der z. B. Schumann bewog, die Kronblätter der *Stellaria* als ursprünglich episepale Glieder anzunehmen. Präpariert man die Kelchblätter der *Queria* ab, so sieht man, daß vor ihrer Mitte nur die Kelchstamina stehen. Auf jungen Stadien ist das noch viel deutlicher. Die Kronblätter verhalten sich auch insofern typisch, als sie zwar stets angelegt werden, später aber oft Hemmungen erfahren. Solche halberwachsene, längliche Petalrudimente können wie linealische, gestutzte Schuppen aussehen (Pax, l. c.), und, wenn man die Genese nicht verfolgt, für Staminodien oder „Squamulae“ gehalten werden. Nach den Kronblättern erscheinen die Kelchstamina, hierauf die Kronstamina. Im ganzen neigt das Androeum stark zur Reduktion. Es finden sich ganz, halb und gar nicht fertile Staubblätter in allen Verkümmerungsstadien. An ihrer Basis sind die Staubblätter durch einen niedrigen Ring verbunden, der sich an den Flanken der Kelchstaubblatt-Filamente zu den typischen zwei Honigdrüsen erhebt. Auch kommt es vor, daß vor einem Kelchblatt zwei Staubblätter stehen. Fig. 60 zeigt ein Stück Staminalring, von der Blütenmitte gesehen. Zwischen zwei Kronstaminodien und zugehörigen Kronblättern steht ein Kelchstaubblatt.

Der Fruchtknoten besteht aus drei Fruchtblättern, hat aber nur eine einzige Samenanlage. Bei Auflösung der drei Scheidewände bleiben drei zentrale, gebogene Stränge übrig, die den Fruchtknoten von unten nach oben frei durchziehen, ähnlich wie das bei *Buffonia macrosperra* ausführlich geschildert ist, und wie es Payer für *Drypis* zeichnet. Lägen über die Blütenbiologie der Gattung so umfassende Beobachtungen vor, wie sie Schulz für viele der einheimischen Caryophyllaceen gibt, so würde sich jedenfalls eine noch größere Variabilität erweisen, als sich an Herbarmaterial studieren läßt.

### Schiedea.

Pax (l.c.) gibt für diese Gattung die Blütenformel  $K_5 C_0 A_{5+5} G_{3-4-5}$  an. Bei *Bentham and Hooker* findet man die Bemerkung „petala vel staminodia sepalis opposita“. An dem mir vom k. k. Hofmuseum in Wien zur Verfügung gestellten Herbarmaterial ward folgender Sachverhalt festgestellt: Nach den fünf Kelchblättern werden keinerlei Petalhöcker sichtbar, vielmehr sogleich fünf Kelchstaubblätter, sodann etwas unterhalb der letzteren fünf Kronstaubblätter. Hierauf folgen die Fruchtblätter. Sind alle Organe einigermaßen differenziert, so bietet sich ein Bild der Sporophylle wie in Fig. 61. Man erkennt die kleineren, weiter außen stehenden, deckenden Kronstaubblätter, an deren Basis von Petalrudimenten nichts zu sehen ist. Etwas später zeigen sich am Fuße der Kelchstaubblätter die beiden typischen Drüsenhöcker der Alsineen. Diese Höcker stehen ziemlich weit nach außen vor. Bald bildet sich eine kleine ovale Grube, deren Ränder rasch heranwachsen. An den Flanken, den primären Höckern entsprechend, ist das Wachstum gefördert, so daß ein zweizipfliger Sack entsteht (Fig. 62—64), der später oben schlank, unten bauchig wird. Das Ganze steht zwischen Kelchblatt und Kelchstaubblatt. Diese auf den Sandwichinseln einheimische Alsinee hat es also zu einer hohen Ausbildung der Drüsen gebracht, und es wäre interessant, die zweifellos bestehenden Beziehungen zum Insektenbesuch zu kennen. Fig. 65 zeigt zwei Kelchblätter einer aufgeklappten, des Fruchtknotens beraubten Blüte von *Schiedea Oahnensis*. Vor den Kelchblättern die vasenartigen Drüsen, vor diesen wiederum die Kelchstaubblätter. Die Reduktion der Petalsektoren geht bei dieser Gattung noch einen Schritt weiter. Die sonst fertilen Kronstamina bleiben Staminodien. Die Pax'sche Blütenformel ist also richtig, das Normaldiagramm der Gattung ist in Fig. 66 gezeichnet. Die angeführte Bemerkung von *Bentham and Hooker* ist

dagegen nicht richtig. — In den meist drei Fruchtblättern wurden ungefähr 20 Samenanlagen gezählt.

### Alsinodendron.

Für diese Gattung wird von Pax (l. c.) die Formel  $K_4 C_0 A_{5+5} G_{4-7}$  angegeben. Nachprüfung an ausgewachsenen Blüten ergab die Richtigkeit dieser Angabe. Petalreste waren nicht zu sehen. Die zehn Staubblätter standen, scheinbar ganz gleichwertig, auf einem niedrigen Ringe. Der Fruchtknoten enthielt sehr zahlreiche Samenanlagen. Leider war das Herbarmaterial arm an jungen Blüten. An den untersuchten fanden sich nirgends Petalprimordien. Für junge Stadien kann die Fig. 61 (*Schiedea*) ohne Abänderung gelten. Es sei darauf hingewiesen, wie nahe am Fruchtknoten diese alternisepalen Staubblätter entstehen. Man könnte schon darin ihre Staminalnatur erkennen. Die Petalrudimente vieler anderer Gattungen, bisweilen als Staminodien bezeichnet, sind stets vom Fruchtknoten durch eine relativ breite, leere Zone getrennt. Bei *Schiedea* und *Alsinodendron* ist also vom alternisepalen Sektor das Stamen erhalten, das Petalum geschwunden, wie bei *Scleranthus*. Wie die pentameren Staubblattkreise in den tetrameren Kelch gestellt sind, konnte nicht festgestellt werden. Es wird daher von der Aufstellung eines Diagramms vorerst abgesehen.

### Scleranthus.

Die Blütenentwicklung dieser vielumstrittenen Gattung wurde an *Scleranthus annuus*, *perennis*, *ruscinonensis*, *tabernaemontani*, *uncinatus*, *tenellus* und *pungens* studiert. Es sei mit dem auch von Payer behandelten *Scleranthus annuus* begonnen.

Die Anlegung der fünf Kelchblätter erfolgt normal. Kelchblatt 1 fällt schräg nach vorn, und zwar auf die vom geförderten Achselsproß abgewendete Seite. Die Einengung zwischen dem Tragblatt und den fertilen Vorblättern gibt auch hier der jeweiligen Achse die Form eines gleichschenkeligen Dreiecks, dessen Spitze der Achse zugekehrt ist. Über die Spitze des Dreiecks fällt späterhin Kelchblatt 2, Kelchblatt 1 und 3 teilen sich in die Basis. Verbindet man die einander subordinierten, geförderten Achselsproßblüten, so erhält man wieder die typische, von der Hauptachse fliehende Zacklinie. Hiermit ist nicht zu verwechseln, daß die Insertionsfolge der von der Hauptachse nach einander abzweigenden, fertilen Seitenzweige die Achse in  $\frac{1}{4}$ -Spirale umläuft.

Auf die Kelchblätter sollen nach Payer fünf Petala folgen, von denen es heißt: „... a peine nés, ils disparaissent et l'on n'en aperçoit plus aucune trace sur les fleurs un peu plus agées“. Ich möchte die Beobachtung eines so geübten und genauen Forschers wie Payer nicht anzweifeln, zumal ihm eine andere Rasse von *Scleranthus annuus* vorgelegen haben kann. Jedoch konnte die Anlegung und das alsbaldige Verschwinden der Petalprimordien trotz aller Aufmerksamkeit nicht bemerkt werden. Es waren wohl oft Andeutungen solcher Höcker zu sehen, aber so unregelmäßig und undeutlich, daß das Ergebnis heißt: *Scleranthus* hat keine Petala mehr. Auch mit Hilfe von Mikrotom-schnitten längs und quer war nichts zu entdecken.

Es folgt auf die Kelchblätter sofort je ein Staubblatt vor Kelchblatt 5 und 4 (Payer, Pl. 70, Fig. 3). Unsere Fig. 67 zeigte eine Blüte in diesem Stadium von oben. Von alternisepalen Höckern ist nichts zu sehen. Nunmehr werden unterhalb der beiden Kelchstamina fünf Kronstamina aternisepal angelegt. Schon die hohe, von den Kelchblättern weit entfernte Insertion am Blütenboden zeigt, daß diese Höcker mit Petalprimordien nichts zu tun haben. Fig. 68 und 69 zeigen eine solche Blüte von beiden Seiten. Die Nummern beziffern die Kelchblätter. Die beiden Staubblätter vor Sep. 5 und 4 dominieren hoch oben am Vegetationskegel. An den Basen der Kronstaminal-Primordien wurden bisweilen schwache Vorwölbungen getroffen, die zur Not als Reste der total abortierten Kronblätter hätten gedeutet werden können. Fig. 70 zeigt eine junge Blüte, bei der auch vor Kelchblatt 3 ein Staubblatt steht. Das Staubblatt vor Sep. 5 ist links hinten angedeutet. Die alternisepalen Staubblatt-Primordien sind immer vollzählig. Man erkennt an dem links im Profil getroffenen Kronstaminodium die dem Blütenzentrum stark genäherte Lage. In etwas älteren Stadien geschieht es oft, daß durch das ungleiche Wachstum des Blütenbodens die Kronstamina, die durch kein Kelchstaubblatt getrennt sind, wie z. B. in Fig. 70 die neben Sep. 1, scheinbar näher zusammenrücken, so daß es dann aussieht, als ständen vor solchem Kelchblatt zwei Höcker. Daher wohl Payer irrtümlich in Pl. 70, Fig. 4 vor Sep. 1, 2 und 3 je zwei Höcker zeichnen ließ. Die Kronstamina sind im Gegenteil stets zwischen die Kelchblätter in Fünfzahl verteilt. Nur selten tritt eine Spaltung ein, derart, daß dann in der Lücke zwischen zwei Kelchblättern zwei Kronstamina stehen. Daher müssen die Fig. 4, 5 und 6 auf Payer's Taf. 70 als der Wirklichkeit nicht entsprechend bezeichnet werden. Eine solche Verteilung der Primordien wurde nie angetroffen, obwohl sehr viele Pflanzen in den verschiedensten Ent-

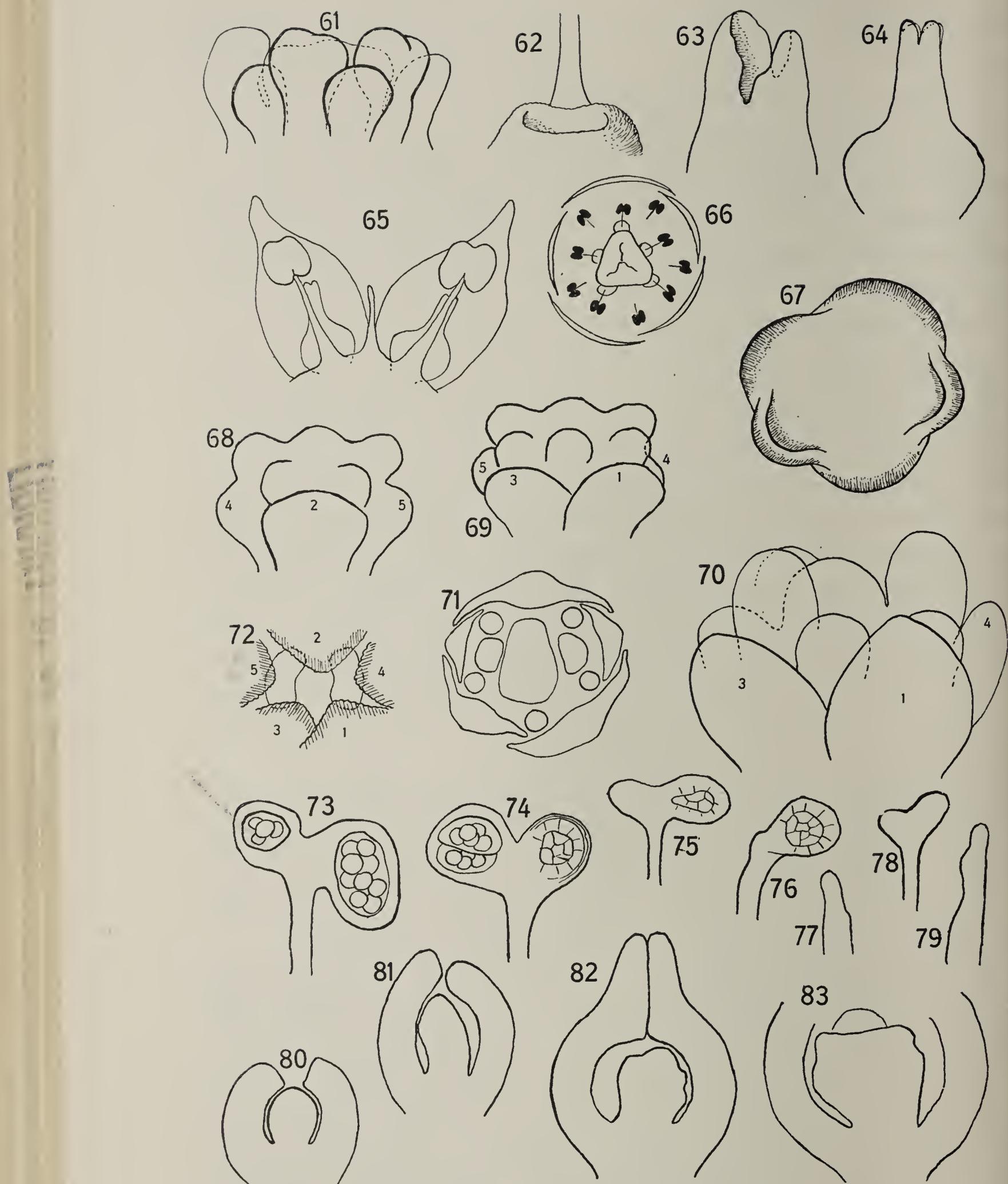


Fig. 61—66. *Schiedea*. 67—83. *Scleranthus annuus* (67 junge Blüte von oben, 68—70 von der Seite, 71, 72 Blütenquerschnitte, 73—79 Kronstamina bzw. -staminodien, 80—83 Fruchtknotenlängsschnitte).

wicklungsstadien untersucht wurden. Die Spaltung der Kronstaubblätter in zwei nebeneinander stehende Glieder vollzieht sich mit allen Übergangsstufen. Bald stehen zwei freie Filamente nebeneinander, bald gabelt sich ein Filament oben in zwei Äste, deren jeder eine ganze oder eine halbe Anthere tragen kann. Die kollaterale Spaltung des Kronstaubblattkreises ist ein bei Caryophyllaceen nicht eben seltenes Vorkommnis. *Stellaria* und andere verhalten sich ebenso. Sie ist die einzige nachweisbare Spaltung und verläuft stets kollateral. Natürlich kann man, wenn man will, auch einen sechszähligen Kelch als durch Spaltung eines Kelchblattes entstanden denken; aber hier wurden nie halbgespaltene Übergangsbildungen gesehen.

Legt man durch etwas weiter entwickelte *Scleranthus*-Blüten Querschnitte, so gleicht ein mittlerer der Fig. 71 ein höher geführter der Fig. 72. In der ersten Figur sieht man zwischen den fünf Kelchblättern die fünf Kronstaminodien, außerdem die massigeren zwei Kelchstaubblätter vor Sep. 5 und 4. In der zweiten Figur sind nur noch die beiden hochstehenden Kelchstamina zu sehen. Bei *Scleranthus annuus* bleiben die Kronstamina meist Staminodien. Es gibt alle Übergänge, auch innerhalb einer Blüte, vom länglichen Höcker bis zur fertilen Doppelanthere (Fig. 73—79). Die Größe der Pollenkörner, wenn solche überhaupt gebildet werden, scheint kaum zu schwanken, wohl aber die Zahl. Ähnliches gibt auch Familler an (1896), der betont, daß an ein und derselben Pflanze Staminodien aller Übergänge vorhanden sein können. Bei *Scleranthus* sind auch im Fall der Fertilität die Kronstamina viel kleiner als die Kelchstamina.

Nach den Staubblättern werden die zwei Fruchtblätter median und rein oberständig angelegt. Die Entwicklung des Fruchtknotens ist in Fig. 80—86 in medianen Längsschnitten dargestellt. Die zentrale Erhebung im Fruchtknoten bekommt früh ein asymmetrisches Aussehen und geht hernach völlig in der Bildung der einen Samenanlage auf. Eine zweite Samenanlage wurde nie bemerkt. Späterhin wird der Fruchtknoten tief in die Blütenachse versenkt, deren Gewebe ihn so lückenlos wie bei keiner anderen Caryophyllacee umschließt. Für *Scleranthus annuus* gilt also die Normalformel  $K_5 C_0 A_{2s+5} p$  <sub>rud. G(2)</sub> und das Diagramm Fig. 87 mit dem Bemerken, daß bisweilen drei Kelchstaubblätter auftreten, bisweilen die Kronstamina fertil sind.

*Scleranthus perennis* verhält sich im wesentlichen ebenso. Bei *Scleranthus ruscinonensis* scheinen die Kronstaminodien sehr viel seltener fertil zu werden. *Scleranthus uncinatus* hat, wenig-

stens bei meinem Material, zwei bis drei episepale und stets fünf fertile alternisepale Staubblätter. *Scleranthus tabernaemontani* und *Scleranthus tenellus* gleichen *Scleranthus annuus*. Von Kronblättern nirgends unzweifelhafte Spuren. *Scleranthus*-Blüten, in denen die Kronstaminodien petaloid ausgesehen hätten, wurden nicht ange troffen. Lüders (1907), der solche bemerkt hat, gibt z. B. für *Scleranthus pungens* ein Diagramm (pag. 9, Fig. 1 *G*), in dem die fünf alternisepalen Glieder als Kronblätter eingezeichnet sind. Das mir vor liegende Blütenmaterial (k. k. Hofmuseum, Wien) zeigte fünf stets voll zählige, fertile Kelchstamina und fünf stets vollzählige, kürzere, schmälere Kronstaminodien. Letztere erscheinen wie bei allen anderen *Scleranthus*-Arten nach den Kelchstaubblättern dicht am Fruchtknoten. Sie sind an ihrer Basis mit den Filamenten der Kelchstaubblätter leicht verwachsen und in ihrem oberen Teil oft so gegabelt, wie es oben für die Kronstamina anderer *Scleranthus*-Arten beschrieben wurde. Es liegt also kein Grund vor, diese Gebilde als Kronblätter anzusehen. *Scleranthus pungens* mit seinen großen Kelchblättern, dem pentameren Kelchstaubblattkreis und dem bisweilen trimeren, gar nicht tief versenkten Gynäceum scheint in der Einseitigkeit der Ausbildung nicht so weit geschritten zu sein wie unsere *Scleranthus*-Arten, wie denn australischen Pflanzen oft ein gewisser Primitivismus eigen ist. Als Diagramm für *Scleranthus pungens* gilt das von *Scleranthus annuus* Fig. 87, vermehrt um die drei fehlenden Kelchstamina.

### Colobanthus.

Schon Eichler drückte seine Verwunderung aus, daß bei dieser Gattung Krone und Kelchstamina fehlen. An *Colobanthus crassifolia*, *lycopodioides*, *Billardieri*, *Kerguelensis* und *quitensis* sah ich diese Angaben bestätigt. Alle genannten Arten verhalten sich übereinstimmend. Auf vier Kelchblätter folgen vier mit ihnen alternierende Staubblätter. Rudimente von Kronblättern waren nicht zu sehen. Leider standen die jüngsten Stadien nicht zur Verfügung. Die Staubblätter sind mit ziemlich breiter Basis einem niedrigen Diskus aufgesetzt. Bei *Colobanthus lycopodioides* fanden sich gelegentlich auch Kelchstaubblätter, in einer fünfzähligen Blüte sogar ein doppeltes Staubblatt vor einem Kelchblatt. Dieser Zustand: fehlende Kronblätter, minderzählige Kelchstaubblätter und gleichzählige Kronstaubblätter, hat eine deutliche Parallele bei *Scleranthus* (s. dort). Fünfzähligkeit als Regel scheint bei *Colobanthus Billardieri* vorzuliegen. Die Fruchtblätter sind isomer, die Dehiszenz der Kapsel ist lokulizid, wie auch

allgemein angegeben wird. Die Spaltung verläuft genau längs des schwachen Gefäßbündels, das die Karpelle als Mittelnerv durchzieht. Da die Klappen immer zwischen, die Fruchtblattmitten also über die Kelchblätter fallen (Fig. 88), kann die Insertion der Fruchtblätter nicht, wie Eichler angibt, alternisepal sein, sondern ist episepal. Im Hinblick auf das Diagramm 89 ist das auch verständlicher, da alsdann die Fruchtblätter mit den Staubblättern alternieren. Auch Bentham and Hooker geben an: „styli tot quot sepala et iis opposita“. Die Styli sind aber die verlängerten Fruchtblattspitzen.

### Cometes.

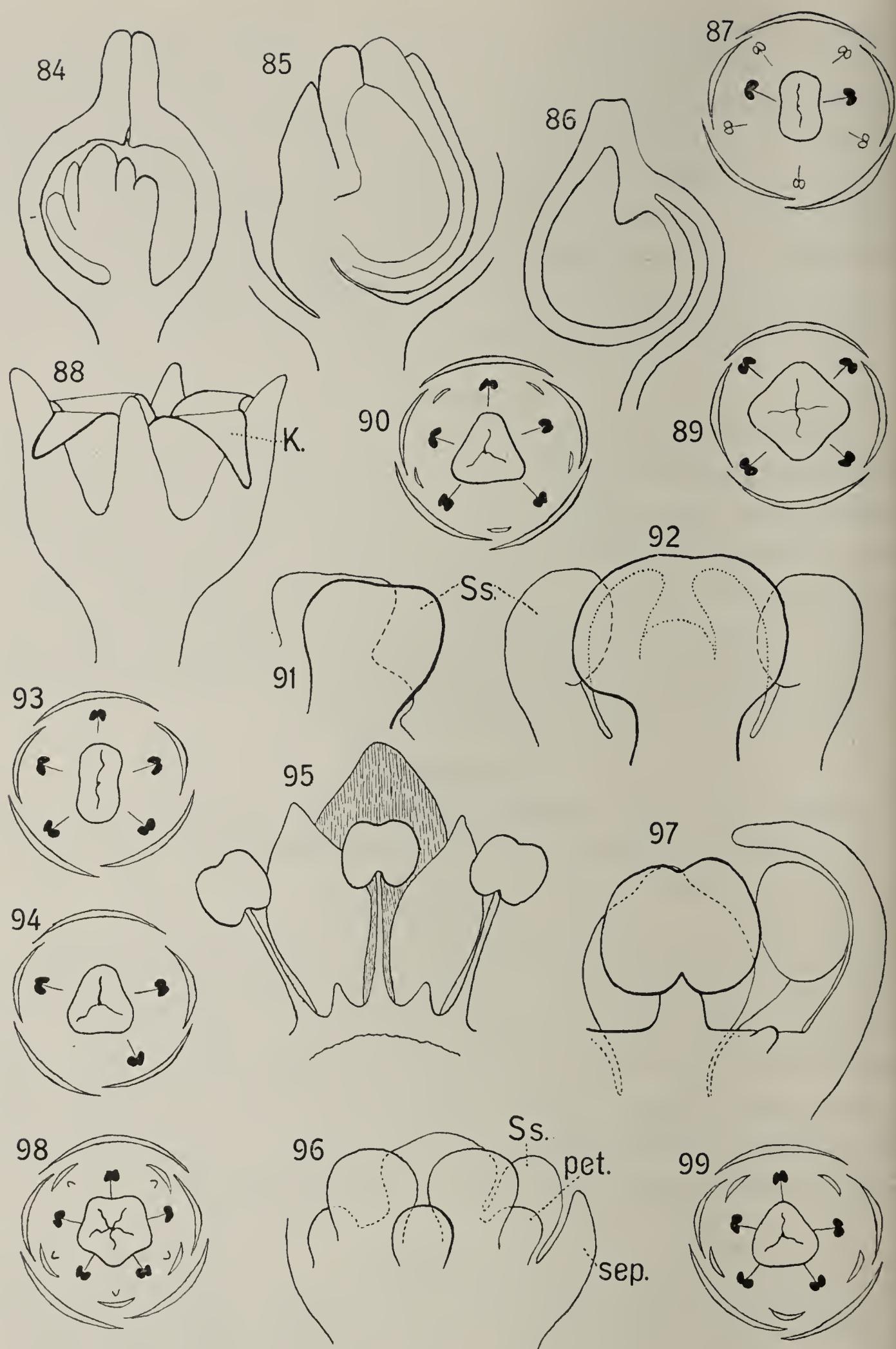
Die Blütenformel lautet nach Pax (l. c.)  $K_5 C_5 A_5 G(3)$ . Lüders findet, daß die alternisepalen Glieder bald petaloid, bald staminodial aussehen oder ganz fehlen. Die Anlegung derselben konnte leider nicht untersucht werden, da die jungen Blüten des Herbarmaterials zu stark geschrumpft waren. Die Basen der langen Staubblätter und der kürzeren, breiteren Kronblätter sind zu einem mäßig hohen Ring verwachsen. Die Mikropyle der einzigen Samenanlage schaut nach unten, wie auch Lüders angibt. Diagramm Fig. 90.

### Pteranthus.

Aus Pax ist die Blütenformel  $K_4 C_0 A_4 G(2)$  zu entnehmen. Die an *Pteranthus echinatus* studierte Blütenentwicklung zeigt, daß es zu keiner deutlichen Anlegung von Petalprimordien kommt. Bringt man die Stelle, wo solche zu erwarten wären, ins optische Profil, so sieht man auf einem gewissen Stadium eine Aufwölbung des Blütenbodens (Fig. 91 rechts hinter dem Staubblatt), die nach Belieben als Petalhöcker wie als Profil des hier umlaufenden Staminalwulstes deutet werden kann. Denn schon auf wenig älteren Stadien (Fig. 92) ist von solchen Höckern nichts mehr zu sehen, und der Wulst hebt sich zu einem die Staubblätter tragenden Ring. Die beiden Fruchtblätter bergen nur eine Samenanlage. Diagramm Fig. 93.

### Dicheranthus.

Pax gibt für diese Gattung die Formel  $K_5 C_0 A_{2-3} G(3)$  an. Mangels brauchbarer junger Blüten konnte die Entwicklung nicht studiert werden; daher bleibt unentschieden, ob der alternisepale Kreis wirklich restlos abortiert ist. Die meist zwei bis drei Kelchstaubblätter von *Dicheranthus plocamoides* bevorzugen die Stellung vor den jüngsten Kelchblättern. Die drei Fruchtblätter schließen nur eine Samenanlage



Eig. 84—87. *Scleranthus annuus* (84—86 Fruchtknotenlängsschnitte und Samenanlage, 87 Diagr.). 88, 89. *Colobanthus crassifolia* (K Klappen der Kapsel). 90. *Cometes Surratensis*. 91—93. *Pteranthus echinatus*. 94. *Dicheranthus plocamoides*. 95, 96, 98. *Polycarpaea Zollingeri*. 97. *Polycarpaea atherophora*. 99. *Drymaria*; Ss Kelchstaubblatt.

ein, deren Mikropyle nach unten gewendet ist. Während die Seitenblüten der dreiteiligen Einzelblütenstände gern unter Reduktion des Gynäceums männlich werden, verkümmern in den zwittrigen Mittelblüten bisweilen die Antheren bzw. die Pollenkörner. Die starre Pflanze mit den reduzierten Blüten und den pfriemlichen Blättern macht xerophilen Eindruck. Das nach der ausgewachsenen Blüte entworfene, also nicht unanfechtbare Diagramm ist in Fig. 94 abgebildet.

### Polycarpea.

Aus den Angaben von Pax (l. c.) ist zu entnehmen, daß einigen *Polycarpea*-Arten die Blütenformel  $K_5 C_5 A_{5s+5p} \text{rud. } G(5)$ , andern die Formel  $K_5 C_5 A_5 G(5)$  zukommt. Blüten nach der ersten Formel besitzt die bei *Bentham and Mueller* (1863) als Untergattung von *Polycarpea* genannte Sect. 2: *Aylmeria* Mart., von der es heißt: „petals and stamens free or nearly so, with 5 short staminodia inside the petals and opposite to them.“ Es werden zwei Arten unterschieden: *Polycarpea violacea* und *Polycarpea staminodina*. Die ersten Angaben über diese interessante, fünfkreisige *Polycarpea* finden wir bei *Martius* (1826), wo es pag. 276 ff. heißt: „... durch die Güte des Herrn Aylmer Bourke Lambert Esq. erhielt ich zwei Pflanzen, die auf der Expedition des Kapitäns King an der Westküste von Neuholland gesammelt wurden und im Habitus die größte Ähnlichkeit mit *Lahaya* (heute *Polycarpea*), namentlich mit *Lahaya corymbosa* und *spadicea* haben.“ Er gibt dann folgenden Character genericus: „. . . stamina 10, membranacea, in tubum hypogynum connata, 5 exterioribus abortivis petalis oppositis, 5 interioribus subulatis cum exterioribus alternantibus . . .“

Das mir vom k. k. Hofmuseum in dankenswerter Weise überlassene Material von *Polycarpea* (*Aylmeria*) *Zollingeri* bestätigte vollkommen die Angaben von *Martius*. Fig. 95 zeigt ein Stück eines herauspräparierten Staminalringes, von innen gesehen. Zwischen drei großen Kelchstamina stehen zwei kleine Kronstaminodien, hinter diesen zwei Kronblätter. Zu hinterst das zum mittleren Staubblatt gehörige Kelchblatt (schraffiert). Fig. 96 zeigt ein junges Stadium. Die Kronblätter sind deutlich an ihrer vom Fruchtknoten relativ weit entfernten Lage zu erkennen. Vor ihnen sind die erst sehr spät erscheinenden Kronstaminodien noch nicht zu sehen. Die Reihenfolge und Insertionshöhe der einzelnen Kreise entspricht durchaus der für *Alsineen* gültigen Norm. Die Fig. 96 gilt nun auch bis in alle Einzelheiten für andere untersuchte *Polycarpea*-Arten, z. B. *corymbosa*, *atherophora*,

*orthoclada*. Bei diesen schreitet die schon bei *Aylmeria* vorhandene Reduktion noch weiter, d. h. die Kronstaminodien treten auch späterhin nicht mehr auf. Auch die Petalprimordien entwickeln sich nicht mehr so weit wie bei *Aylmeria*, sondern bleiben früher oder später stehen, ein Umstand, der z. B. Lüders veranlaßt hat, sie bei *Polycarpaea orthoclada* für Staminodien zu erklären. Daß diese Bezeichnung unrichtig ist, bedarf nach obigem keiner Erklärung. Es sind die den unzweifelhaften Kronblättern der Untergattung *Aylmeria* homologen Glieder. Der epipetale Kreis ist abortiert.

Noch weniger ist es angängig, in einer Blüte (Lüders, pag. 21, Fig. 3 C) zwei Kronblätter und drei Staminodien vorkommen zu lassen. Auf ihrer fortschreitenden Reduktion nehmen die Kronblätter dieser Gattung immer mehr die Form unansehnlicher Höcker an (Fig. 97), deren Betrachtung an der fertigen Blüte natürlich keinen Aufschluß über ihr Wesen geben kann. Es sei hinzugefügt, daß junge *Polycarpaea*-Blüten kurz nach Anlegung aller Primordien von entsprechenden *Drymaria*, *Polycarpon* usw. kaum zu unterscheiden sind. Alle haben die deutlich und in gleicher Entfernung vom Fruchtknoten, zeitlich gleich nach den Kelchblättern angelegten, nur später verschieden weit wachsenden Kronblätter. Das Diagramm für *Polycarpaea Zollingeri* ist in Fig. 98 wiedergegeben. Denkt man sich darin die Kronstaminoiden weg, so hat man das Diagramm von *Polycarpaea orthoclada*, *corymbosa* u. a.

### Drymaria.

Die von Payer (l. c.) abgebildete und beschriebene Blütenentwicklung von *Drymaria divaricata* wurde an *Drymaria cordata* in allen Punkten bestätigt. Es erscheinen der Reihe nach fünf Kelchblätter, fünf Kronblätter, fünf Kelchstaubblätter, von denen bisweilen eins oder mehrere verkümmern, und drei Fruchtblätter. Die Fig. 100 zeigt ein junges Stadium. Es sind drei Kronblatt-Primordien und zwei ungleiche Kelchstaubblätter *st* zu sehen. Die Zone des Blütenbodens, auf der die Staubblätter stehen, hebt sich sehr bald ringwulstartig. Der Höcker, der sich in dem Medianschnitt Fig. 101 links zwischen Fruchtknoten und Kronblatt schiebt, ist kein epipetales Rudiment, sondern das optische Profil des Staminalwulstes. Dies ist ein für alle Drymarien typisches Bild. Hätten die alternisepalen Höcker Staminalcharakter, so müßten sie mehr auf dem Ring, nicht hinter ihm stehen. Gegenüber der irreführenden Ausdrucksweise, wonach bei den Caryophyllaceen bald Staminalhöcker sich zu Kronblättern differenzieren,

bald Kronblätter staminoidal ausgebildet sein sollen, liegt unter anderem auch bei *Drymaria* ein Beweis für den prinzipiellen Unterschied von *Petalum* und *Epipetalum* der Caryophyllaceen vor.

Die Ähnlichkeit der jungen *Drymaria*-Blüte mit solchen aus der *Alsineen*-Gruppe fiel schon Payer auf. Besonders der dreifächerige, später einfächerige Fruchtknoten mit seinen zwei Reihen Samenanlagen in jedem Fache, die sich von oben nach unten entwickeln, gleicht sehr dem einer *Alsinee*. Auch die von den *Alsineen* her genügend bekannte, von oben eingeschnittene Gestalt der schmalen Petala ist bei *Drymaria* vorhanden, wie Lüders (l. c.) hervorhebt. Endlich weisen die Namen mehrerer *Drymaria*-Arten wie „stellarioides“ „alsinoides“ auf die große Ähnlichkeit des Habitus hin.

Das *Drymaria*-Diagramm ist also identisch (Fig 99) mit dem einer fünfmännigen *Stellaria media*, deren Kronstaubblattkreis, wie zumeist, nicht ausgebildet ist. Epipetale Staubblätter kommen nach jetziger Kenntnis bei keiner *Drymaria* vor. Während wir nun den Verlust des Kronstaubblattkreises ontogenetisch nicht verfolgen können, geht die weitere Reduktion noch vor unseren Augen vor sich. *Drymaria diandra* hat noch alle Kronblätter wohl ausgebildet, von den Kelchstaubblättern aber zwei bis drei verloren, ein ebenfalls an *Alsineen* gemahnendes Vorkommnis. *Drymaria villosa* reduziert die Kronblätter zu kleinen, allermeist pfriemenförmigen und einfachen, nur selten zweigabeligen, sehr schmalen Spitzchen, wie auch Lüders angibt. Der genannte Autor zeichnet und benennt diese Spitzchen als Staminodien und erblickt darin einen Beweis, daß auch bei *Drymaria apetala* „der äußere Staubgefäßkreis ergänzt werden“ müsse. Hätte nun schon das gelegentliche Vorkommen der petaloiden Gabelung an den Rudimenten genanntem Autor die Deutung als Petalrudimente nahelegen müssen, so wäre dies beim Studium der Entwicklungsgeschichte vollends klar geworden. Denn die betreffenden Höcker erscheinen vor den Kelchstaubblättern, sind vom Fruchtknoten durch die typische breite Zone (Wulst) getrennt und verhalten sich ganz wie Kronblätter. Junge Stadien der *Drymaria villosa* können denn auch von solchen der *Drymaria cordata* nicht unterschieden werden. Übrigens fanden sich auch ausgewachsene Blüten von *Drymaria villosa*, die fünf große, zweigabelige Kronblätter besaßen.

Noch weiter geht der Abort bei *Drymaria apetala*, wo die Kronblätter zwar stets angelegt werden, aber auf dem Primordialstadium stehen bleiben, so daß sie später im allgemeinen Wachstum des Blütenbodens aufgehen. Junge Blüten gleichen ganz denen von

*Drymaria cordata* u. a. Es ist also im Diagramm kein Staubblattkreis, sondern der Kronblattkreis zu ergänzen.

### Pycnophyllum.

Auch für diese Gattung gilt das Diagramm Fig. 99. Die fünf Kronblätter sind wohl ausgebildet, ziemlich schmal, oben nach Alsineen-Art gabelig eingeschnitten. Fig. 102 zeigt die Aufsicht auf ein Stück Blütenboden von *Pycnophyllum molle*. Die Kelchblätter sind nicht gezeichnet, der Fruchtknoten ist abpräpariert. Vor den Kronblättern sieht man den Staminaldiskus schwach höckerartig anschwellen. So gut auch epipetale Gebilde in den Rahmen dieser regelmäßigen Blüte mit ihren Alsineenpetala passen würden, können doch die genannten Höcker nicht so gedeutet werden. Dennoch ähnelt der Umriß der Staminalplatte der von *Polycarpaea Zollingeri* (Fig. 95), nur daß die epipetalen Spitzchen auf ganz schwache Aufwölbungen reduziert wären. Jedenfalls zeigt ihre Anwesenheit, daß vor den Kronblättern sozusagen ein Platz leer ist.

### Loefflingia.

Die Blütenentwicklung, die an *Loefflingia hispanica*, *gaditana*, *squarrosa* und *micrantha* studiert wurde, verläuft normal und rechtfertigt das Normaldiagramm Fig. 99. Fünf Kronblätter werden stets angelegt, so daß Baillons (l. c.) Angabe „petala 3—5, parva vel 0“ nicht richtig ist. Die Staubblätter vor den älteren Kelchblättern neigen nach Alsineenart zum Abort. Während junge Blütenstadien von den entsprechenden *Polycarpaea* (Fig. 96) und *Drymaria* (Fig. 100) kaum abweichen, kennzeichnet sich die Gattung späterhin durch Perigynie, wie der Längsschnitt Fig. 103 (*hispanica*) zeigt. Links ist Kelchblatt + Staubblatt, rechts das Kronblatt zu sehen. Der Höcker vor dem Kronblatt ist kein epipetales Rudiment, sondern der Umriß des in dieser Höhe, längs der gestrichelten Linie, verlaufenden Staminaldiskus. Fig. 104 zeigt ein Stück eines ausgebreiteten Diskus. Die großen Doppelpetala, die Lüders gesehen hat, traten an meinem Material nicht auf.

### Polycarpon.

Das untersuchte *Polycarpon tetraphyllum* hat fünf Kelchblätter, fünf Kronblätter, selten fünf, meist drei Kelchstaubblätter, keine Kronstaubblätter und drei, selten zwei Fruchtblätter. Die Kronblätter treten als kleine, aber außergewöhnlich scharf abgesetzte Primordien am jungen Blütenboden auf und seien ganz so aus, wie die von Poly-

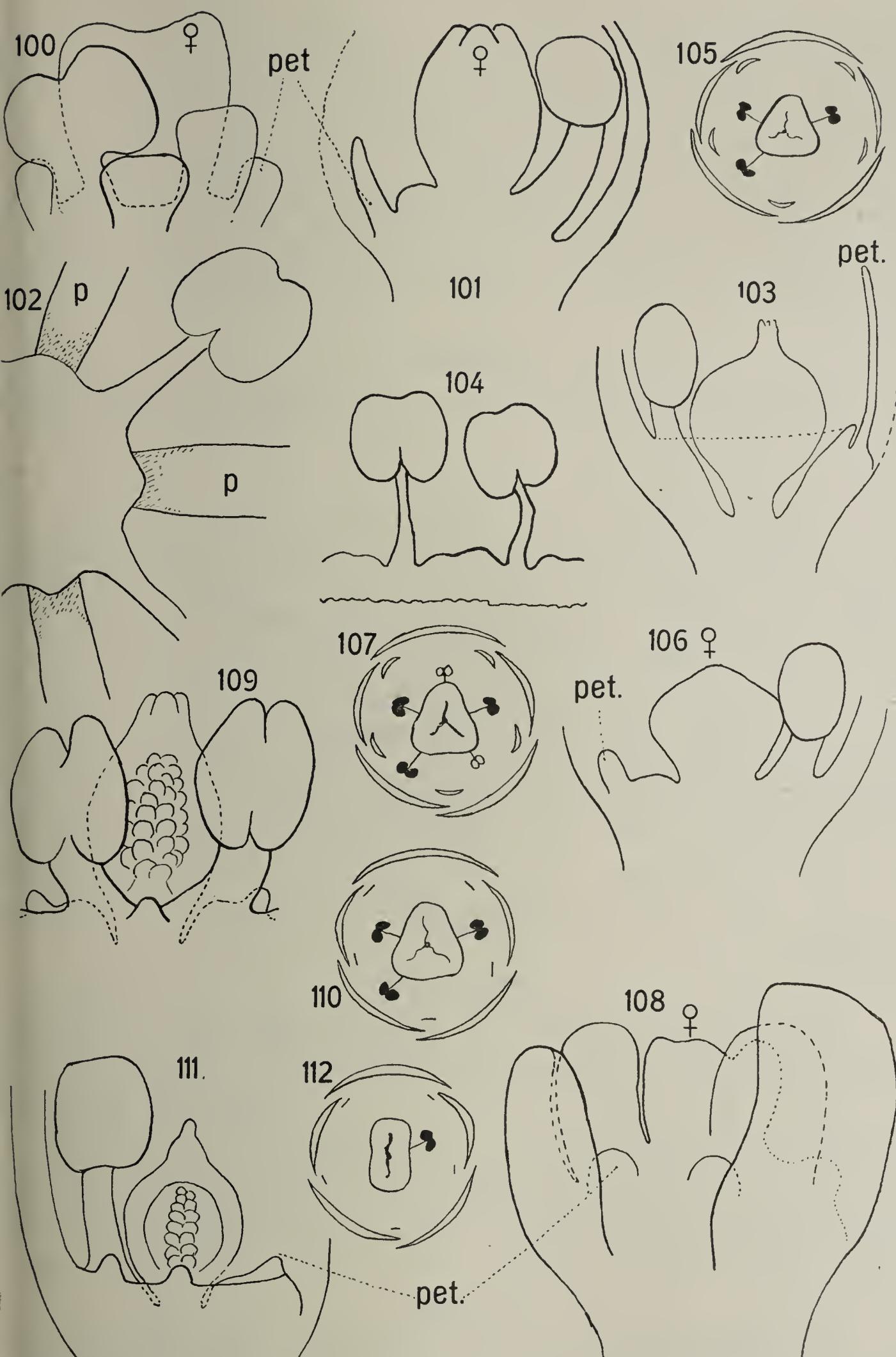


Fig. 100, 101. *Drymaria cordata*. 102. *Pycnophyllum molle*. 103, 104. *Loefflingia hispanica*. 105. *Polycarpon tetraphyllum*. 106, 107. *Microphyllum lanuginosus*. 108—110. *Ortegia hispanica*. 111, 112. *Cerdia congestiflora*.

*carpaea* (Fig. 96) und *Drymaria* (Fig. 100). Lüders zeichnet sie als Kronblätter, spricht aber im Text von Staminodien und meint, daß Staubblätter und Staminodien scheinbar einem Kreise angehören. Die Betrachtung der jungen Stadien zeigt aber, daß eine deutliche Verteilung auf zwei Kreise vorhanden ist. Auch Baillon spricht von fünf Kronblättern. Für Reduktionstendenzen im Petalkreis zeugt die Kleinheit der ausgewachsenen Kronblätter und ihr frühzeitiges Abfallen. Das Diagramm (Fig. 105) ist wieder das einer gewöhnlichen *Stellaria media*.

### Microphyes.

Die an *Microphyes lanuginosus* studierte Entwicklungsgeschichte der Blüte lehrt, daß auf die fünf Kelchblätter fünf normale Kronblätter folgen, die (vgl. Fig. 106) vom Fruchtknoten sehr weit abstehen und sich in jeder Beziehung wie die entsprechenden Primordien der vorher besprochenen Gattungen verhalten. Von den fünf Kelchstaubblättern bleiben häufig einige klein und steril. Kronstaubblätter wurden nie bemerkt. Später wachsen sich die Petalprimordien zu nicht sehr großen, relativ breiten Kronblättern aus, die, wie auch Pax (l. c.) angibt, mit den Kelchstaubblättern zusammen einem ringförmigen Diskus perigyn eingefügt sind. Die Kronblätter stehen indessen nicht im vollen Sinne des Wortes auf dem Ring, sondern vor ihnen, nach der Blütenmitte zu, verlaufen noch einige Zellschichten. Sie sind also auch in diesem Stadium etwas nach außen geschoben. Lüders nennt die Kronblätter Staminodien. Baillon kennt die alternisepalen Glieder überhaupt nicht. Das am häufigsten gefundene Diagramm ist in Fig. 107 gezeichnet.

### Stipulicida.

Die untersuchte *Stipulicida setacea* verhält sich wie die soeben besprochenen Gattungen, nur daß von den vor den ältesten Kelchblättern gern fehlenden Staubblättern hier meist keine Rudimente zu sehen sind. Das Diagramm ist das gleiche wie von *Polycarpon* (Fig. 105). Die Kronblätter werden auch von Lüders als solche anerkannt, wenngleich die homologen Organe der Nachbargattungen als Staminodien angesprochen werden.

### Ortegia.

Die Untersuchung an *Ortegia hispanica* ergab folgendes Resultat: Auf die fünf Kelchblätter folgen fünf Kronblätter, welche stets normal als ziemlich große Primordien angelegt werden (Fig. 108). Die Angaben von Eichler, Baillon, Pax und Lüders, daß dieser Kreis

stets und vollständig ausfalle, sind also zu berichtigen. Es folgen nun drei Staubblätter vor den jüngsten Kelchblättern, endlich die drei Fruchtblätter, die späterhin zahlreiche Samenanlagen einschließen. Zwischen den Kronblättern und dem jungen Fruchtknoten liegt wieder der typische, breite Zwischenraum. Die Kronblätter bleiben auf sehr junger Entwicklungsstufe stehen und können später höchstens als winzige Spitzchen gesehen werden (Fig. 109). Es herrscht also volle Übereinstimmung mit einer apetalen, triandrischen *Stellaria media*, wo auch die stets angelegten Kronblatt-Primordien auf dem Primordial-Stadium stehen bleiben. Die Blütenformel heißt daher  $K_5 C_5$  rud.  $A_3 G(3)$ . Im Diagramm (Fig. 110) sind die fünf Kronblätter als kleine Striche eingezeichnet, nicht weil sie zu ergänzen, sondern weil sie wirklich vorhanden sind

### Cerdia.

Die an *Cerdia congestiflora* und *Cerdia purpurascens* studierte Blütenentwicklung lehrt, daß nach den fünf Kelchblättern fünf Kronblätter angelegt werden, ganz wie bei *Ortegia*. Sie bleiben ziemlich klein (vgl. Fig. 111) und sind in der erwachsenen Blüte als winzige Spitzchen bisweilen zu erkennen. Die Angaben von Baillon, Pax und Lüders, wonach der alternisepale Kreis auch hier stets und vollständig ausfallen soll, sind also nicht richtig. Das einzige Staubblatt steht vor Kelchblatt 4 oder 5. Es herrscht schwache, spät eintrtende Perigynie. Die Blütenformel heißt  $K_5 C_5$  rud.  $A_1 G(2)$ , das Diagramm ist in Fig. 112 gezeichnet.

### Habrosia.

Aus dem Herbarium Hausknecht erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Konservators Bornmüller sehr wertvolles, selbstgesammeltes Herbarmaterial von *Habrosia spinuliflora*. So war es möglich, die Blütenentwicklung dieser hochinteressanten Gattung eingehend zu studieren.

Nach den fünf Kelchblättern werden fünf Kronblätter angelegt. Darauf erscheinen die fünf Kelchstaubblätter, und zwar die vor den jüngsten Kelchblättern zuerst. Der vor Kelchblatt 4 stehende Staminalhöcker zeichnet sich wie bei vielen Alsineen durch besondere Massigkeit aus (vgl. Payer, Pl. 73, Fig. 6; Pl. 70, Fig. 21). Die Kelchstaubblätter wurden stets in Fünfzahl gesehen. An den Basen ihrer Filamente findet man die zwei Honigdrüsen als flankierende Höcker typischer Gestalt. Nach den Kelchstaubblättern erscheinen Kronstaubblätter in schwankender Anzahl, wie bei einer beliebigen Form der variablen

Alsineen. Diese Kronstamina stehen tiefer als die Kelchstamina, dicht über den Kronblättern, und entwickeln sich ganz so, wie bei *Cerastium* (Fig. 3—6) für die Kronstamina angegeben ist. Es wurden solche mit fertilen, mit sterilen und solche ohne Antheren bemerkt. Fig. 113 zeigt eine junge Blüte; über den sichtbaren Kelchblättern 4, 2 und 1 steht je ein Staubblatt, dazwischen je ein Kronblatt. Die epipetalen Primordien sind noch nicht erschienen. Fig. 114 zeigt ein älteres Stadium. Über dem Kronblatt  $\varphi$  rechts ist ein Staubblatt entwickelt, über dem links nicht. In Fig. 115 steht über dem Kronblatt  $\varphi$  im Vordergrund ein Kronstaubblatt  $s\varphi$ , welches die benachbarten Kelchstaubblätter  $ss$  deckt. Vor den seitlichen Kronblattköpfen dagegen ist der leere Blütenboden zu sehen, der, wie stets, Fruchtknoten und Kronblatt als schwach gewölbter Wulst trennt. Fig. 116 zeigt in der Mitte ein Kronstaubblatt mit davorstehendem Kronblatt, welches sich noch nicht gestreckt hat, daneben zwei Kelchstaubblätter. Schon der Anblick dieser Figuren, noch mehr aber das eigene Studium der Entwicklungsgeschichte zeigt die genaue Übereinstimmung von *Habrosia* mit jeder beliebigen Alsinee. Auch hier werden die Kronblätter stets angelegt, wachsen auch meist weiter, bleiben aber zuweilen klein. Abort trifft stets zuerst den epipetalen Staubblattkreis.

Etwas abweichend geht die Entwicklung des Fruchtknotens vor sich (Fig. 117—122). Es werden wie bei *Buffonia* nur zwei Fruchtblätter angelegt. In der Mitte des jungen Fruchtknotens fällt zuerst die große, fast bis zum Scheitel der Wölbung reichende Mittelsäule auf, an der sich rechts und links je eine Samenanlage entwickelt. Während diese schnell heranwachsen, wächst die Mittelsäule nicht mit und wird zuletzt nur noch als kleiner, aber deutlicher Höcker zwischen den beiden Plazenten gesehen. Späterhin hungert meist eine Samenanlage die andere aus, so daß im reifen Fruchtknoten nur ein Same zu finden ist. Die Mikropyle ist anfangs schräg nach oben, dann nach der Seite, dann nach unten, endlich wieder schräg nach oben gerichtet. Sie beschreibt nahezu einen Dreiviertelkreis. Die Samenanlage muß deshalb als stark kampylotrop bezeichnet werden. In Fig. 122 sieht man links neben der großen, fast reifen die kleinere, ausgehungerte, etwas geschrumpfte Samenanlage liegen.

Demzufolge lautet die Blütenformel  $K_5 C_5 A_5 +_5 G(2)$ . Zu dem Diagramm Fig. 123 ist zu bemerken, daß Blüten mit allen fünf Kronstaubblättern selten sind, aber vorkommen. Vierhapper (1907) meint, die Pflanze gleiche im Habitus einer *Alsine tenuifolia*. Man kann

hinzufügen, daß sie ihr auch in der Blütenentwicklung gleicht. Über das Verhältnis von *Habrosia* zu *Scleranthus* wird unten die Rede sein.

Es bleibt übrig, zu den Ausführungen Lüders (l. c.) einige Bemerkungen zu machen. Lüders bezeichnet die regelmäßige auftretenden, alternisepalen Glieder, die wir soeben als unzweifelhafte Kronblätter identifiziert haben, als Staminodien. Sie sollen dem alternisepalen Staminodialkreis von *Scleranthus* entsprechen. Der genannte Autor findet nun, daß sehr häufig im Innern dieses aus Staminodien bestehenden Kreises nochmals Staminodien, ja selbst unter Umständen reduzierte, aber doch fertile Staubgefäße stehen. Er bezeichnet dieses Verhalten als sehr gewöhnlich und bildet es in pag. 15, Fig. 2 *C* so ab, daß er den in Fig. 2 *A* und *B* als Staminodialkreis gezeichneten hier als Petalkreis ganz richtig wiedergibt. Es möchte ihm auch „bei Betrachtung dieses Diagramms nicht zweifelhaft sein, daß es eine mit Kelch und Krone versehene, diplostemon Blüte darstelle. Trotzdem kann davon . . . nicht die Rede sein.“ Es handelt sich vielmehr um seriales Dédoublement des äußeren Staminalkreises. Dabei sollen die nach außen gelegenen Spaltungsprodukte zu Kronblättern werden, während die inneren Staminalnatur beibehalten. Lüders bemerkt, daß er die Blütenentwicklung nicht studiert habe, daß aber auch der Nachweis einer getrennten Entstehung von Petalen und epipetalen Stamina die auf vergleichend morphologischem Weg gewonnenen Anschauungen nicht ändern könne.

Es wird indes aus obigen Tatsachen der Entwicklungsgeschichte mit Sicherheit zu folgern sein, daß „eine kongenitale Differentiation der theoretisch zusammenhängenden, serial gespaltenen Glieder des äußeren Staminalkreises in Petala und Stamina“ bei *Habrosia* so wenig vorliegt wie bei irgendeiner anderen Caryophyllacee. Denn erstens sind die mit Regelmäßigkeit zwischen den Kelchblättern stehenden Gebilde in jeder Beziehung echte Kronblätter; ihre Anlegung, Insertionshöhe, Aussehen und späteres Verhalten gleichen ganz der Anlegung usw. der Alsineenkronblätter; zweitens entstehen ihre zugehörigen Stamina erst viel später, nachdem vorher alle Kelchstaubblätter angelegt wurden. Drittens erscheinen die Kronstamina oft gar nicht, ein Fall, für den man nach der anderen Theorie seriales Dédoublement in Abwesenheit des einen Spaltproduktes annehmen müßte.

### Sphaerocoma.

Leider lag von dieser Gattung kein Material vor. Wie aus dem in Fig. 124 abgebildeten, nach Lüders gezeichneten Diagramm der

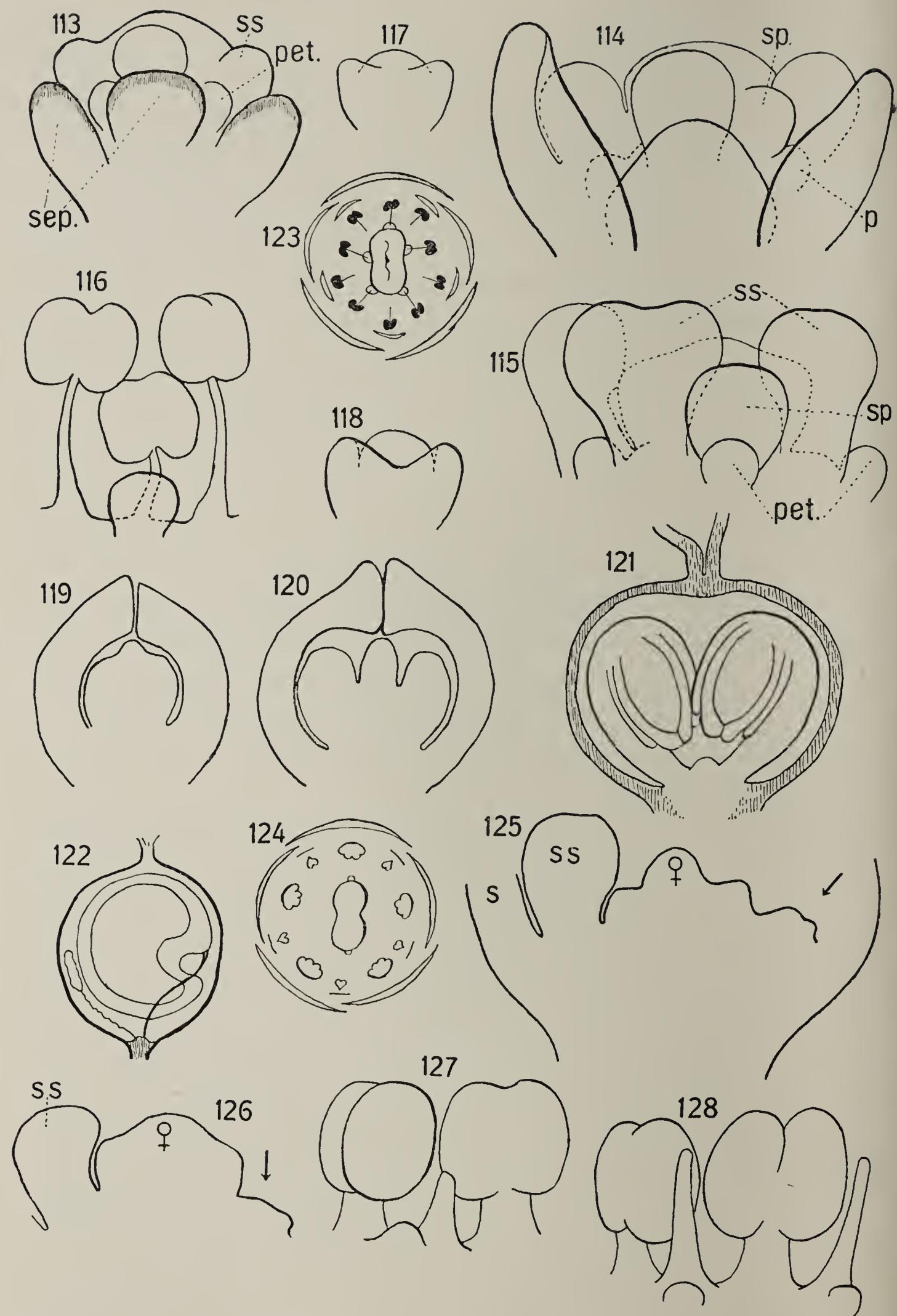


Fig. 113—123. *Habrosia spinuliflora* (117—122 Fruchtknotenentwicklung).  
 124. *Sphaerocoma Hookeri* nach Lüders. 125—128. *Herniaria hirsuta*;  
 ss Kelchstaubblatt, sp Kronstaubblatt.

*Sphaerocoma Hookeri* zweifelsfrei hervorgeht, ist die Blüte fünfkreisig mit Reduktionstendenzen der Petalsektoren und des Fruchtknotens. Das aus zwei Fruchtblättern mit je einer Samenanlage gebildete Gynäceum soll, wie sehr einleuchtet, an das von *Habrosia* erinnern, der überhaupt die Pflanze sichtlich nahesteht.

### Herniaria.

Aus der Literatur läßt sich über die Normalformel das folgende entnehmen. Aus Eichler:  $K_5A_5G_{2-3}$ , „jedoch öfter mit Petalen“. Aus Pax:  $K_5C_{4-5}$ , haarförmig oder fehlend,  $A_{3-5}$ . Garcke (1912) nennt die „Krone sehr klein, gelbgrün“. Auch Hegi schreibt: „Kronblätter fünf, pfriemlich, kürzer als der Kelch“. Schulz spricht von fünf Kelchstamina und fünf Kronstaminodien. Auch Lüders nennt die alternisepalen Glieder Staminodien. Was lehrt nun die Entwicklungsgeschichte?

Nach den fünf Kelchblättern werden die fünf Kelchstaubblätter angelegt, darauf die beiden Fruchtblätter. Erst viel später erhebt sich der Blütenboden zwischen den Kelchstaubblättern, und zwar deutlich außerhalb ihres Kreises, zu fünf kleinen Höckern, die langsam zu schmalen, pfriemlichen Gebilden heranwachsen. Macht man in dem Stadium, wo die alternisepalen Höcker eben erscheinen, Längsschnitte durch die Blüte von *Herniaria hirsuta*, so sieht man, wie in Fig. 125, links Kelchblatt  $s +$  Kelchstaubblatt  $ss$ , rechts einen bald einfachen, bald scheinbar zweifachen Höcker ziemlich weit außen am Blütenboden; in der Figur durch einen Pfeil gekennzeichnet. Auch Fig. 126 zeigt deutlich, daß es sich hier um nichts anderes handeln kann als um die verspäteten Kronblätter. Diese äußeren Höcker bleiben stets sehr klein, sind nicht immer zu sehen (am besten bei *Herniaria hirsuta*) und verschwinden später meist völlig. Vor ihnen nun erheben sich die Höcker, die man später allein noch wahrnimmt, und um deren Petal- oder Staminalnatur der Streit geht. Aus der Insertion vor den bisweilen sichtbaren Petalrudimenten ist zu folgern, daß es sich hier wirklich um die Kronstaminodien handelt. Es bedeutet abermals eine Rechtfertigung der genetischen Methode, daß in diesem Falle, wo die Staminalnatur zweifelhafter Rudimente entwicklungsgeschichtlich wahrscheinlich gemacht wird, die Auffindung eines Antherenrestes, wenn auch nur an einem einzigen Staminodium, gelang. Durch letztere Beobachtung ist Lüders Bemerkung, daß bei keiner Paronychioidee „eine Umwandlung der Staminodien in Staubgefäß“ beobachtet werden könne, widerlegt. Bei anderen Paronychioideen können Antheren-

reste wohl deshalb nicht auftreten, weil es nicht Staminodien, sondern Kronblattrudimente sind. Man hat es also bei *Herniaria* mit dem in Reduktion begriffenen Kronstaminalkreis zu tun. Fig. 127 und 128 zeigen Fälle, wo bei *Herniaria hirsuta* ausnahmsweise sehr deutlich ein Petalhöcker außen am Staminodium zu sehen war. Man kann also in günstigen Fällen alle fünf Blütenkreise beobachten, und es bleiben nur die Bedingungen zu ermitteln, unter denen man das Auswachsen aller Kreise experimentell erzielen kann. Die Formel für diese Art lautet daher  $K_5 C_5$  <sub>rud.</sub>  $A_{5s+5p}$  <sub>rud.</sub>  $G(2)$ . Für die Arten, wo Petalrudimente überhaupt nicht auftreten, heißt die Formel  $K_5 C_0 A_{5s+5p}$  <sub>rud.</sub>  $G(2)$ .

### Corrigiola.

Fig. 129 zeigt ein junges Stadium der sehr regelmäßigen, kaum variablen Blüte von *Corrigiola litoralis*. Die Kronblätter  $\not p$  werden als zwar kleine, aber scharf abgesetzte Höcker angelegt. Die Blütenformel heißt  $K_5 C_5 A_5 G(3)$ , das Diagramm ist das von Fig. 99. Lüders bemerkt, *Corrigiola* allein sei ausgezeichnet durch obere Mikropyle, während bei allen anderen Formen dieser Gruppe die Mikropyle nach unten gerichtet sei. Nun ist die Mikropylenrichtung aller dieser auf einem gewissen Stadium abwärts, kurz darauf aber wieder mehr oder weniger aufwärts. Unter den nächsten Verwandten der *Corrigiola* wurde bei *Siphonychia diffusa*, *Siphonychia americana*, *Gymnocarpon decandrum*, *Anychia capillacea*, *Anychia dichotoma* und *Sclerocephalus arabicus* eine vor der Befruchtung zeitweise nach abwärts, am fast reifen Samen nach aufwärts gewendete Mikropyle festgestellt.

### Acanthonychia.

Die an *Acanthonychia ramosissima* untersuchte Blütenentwicklung verläuft normal. Nach den fünf Kelchblättern werden fünf Kronblätter angelegt, dann die drei bis fünf Kelchstaubblätter, endlich die drei Fruchtblätter, die nur eine Samenanlage bergen. Epipetale Glieder wurden nie bemerkt. Junge Blütenstadien gleichen denen von *Corrigiola*. Der Umriß des dreizipfligen Kronblattes ist als Fig. 130 abgebildet. Da bei meinem Material die meisten Blüten nur drei Staubblätter vor den jüngsten Kelchblättern besaßen, kann für die Gattung das Diagramm 131 aufgestellt werden.

### Illecebrum.

Der bereits von Payer (l. c.) gegebenen Schilderung der Blütenentwicklung ist nichts hinzuzufügen. Es sei nur hervorgehoben, was

er von den Kronblättern sagt: „. . . développent peu, mais persistent jusqu'à l'époque de l'épanouissement de la fleur.“ Auch Pax, sowie alle Floristen sprechen von kurzen, fadenförmigen Blumenblättern. Wenn demgegenüber Lüder's die alternisepalen Glieder als Staminodien bezeichnet, so beweist das nur, daß er die Entwicklungsgeschichte der Blüte nicht untersucht hat. Denn die Kronblätter werden so deutlich wie nur irgendwo gleich nach den Kelchblättern angelegt und nehmen, wie Fig. 132 und 133 zeigen, späterhin eine so typische Stellung weitab vom Fruchtknoten ein, daß an ihrer Petalnatur nicht gezweifelt werden kann. In Fig. 133 steht im Vordergrund vor dem Fruchtknoten ein Kelchstaubblatt, links ein Kelchblatt *sep* ohne Staubblatt. Die Illecebrum-Blüte ist, wenn man von der Zahl der Samenanlagen absieht, vergleichbar einer solchen von *Stellaria media*, in der die Kronstaubblätter ganz, die Kelchstaubblätter bis auf zwei geschwunden sind, und der Fruchtknoten zweizählig geworden ist. Solche und ähnliche *Stellaria*-Blüten wurden beobachtet, bzw. experimentell erzeugt, wie oben berichtet. Die Blütenformel für *Illecebrum* lautet also  $K_5 C_5 A_2 G(2)$ , das Diagramm entspricht dem in Fig. 134 abgebildeten.

### Paronychia.

Die Entwicklungsgeschichte der Blüten, die hauptsächlich an *Paronychia serpyllifolia* untersucht wurde, ist nicht ganz eindeutig. Aus Eichler entnimmt man die Blütenformel  $K_5 A_5 G_{2-3}$ , „oft mit rudimentären Petala“, aus Pax  $K_5 C$  bisweilen fehlend,  $A_5$  seltener  $3, 4$  oder mehr. „Meist fünf kleine, haarförmige Blumenblätter.“ Auch Hegi spricht von fünf „borstlichen Blütenblättern“. Lüders hingegen nennt die alternisepalen Glieder Staminodien.

Verfolgt man die Entwicklung der Blüte, so vermißt man nach Anlegung der Kelchblätter das Auftreten deutlicher Petalprimordien. In Fig. 135 sieht man ganz links Kelchblatt *sep.* + Kelchstaubblatt *ss* im Profil getroffen, rechts gegenüber diejenige Stelle des Blütenbodens, wo ein Petalhöcker im Profil hervortreten müßte. Es ist aber keiner vorhanden, obwohl die Kelchstaubblätter schon sehr groß sind. Erst ziemlich spät erheben sich zwischen letzteren kleine Höcker, die eine mehr oder weniger lange, pfriemliche Gestalt annehmen. Nach Analogie mit der Mehrzahl der nächstverwandten Gattungen möchte man diese Gebilde als Kronblattrudimente ansprechen. Denn eine pfriemenförmige Gestalt der alternisepalen Gebilde liegt auch bei *Illecebrum* vor, wo die Entwicklungsgeschichte die Petalnatur der betreffenden Gebilde deutlich erweist. Ferner könnte Hand in Hand mit der zweifellosen

Reduktion der fraglichen Glieder eine Verspätung des Auftretens gehen, wie sie bei rudimentären Organen auch sonst vorkommt. So wäre erklärlich, daß die Kronblätter hier erst nach den Kelchstaubblättern sichtbar werden. Andererseits treten die Kronblätter bei allen anderen Caryophyllaceen, auch bei apetalen, so regelmäßig gleich nach den Kelchblättern auf, daß gerade dieser Umstand als Kriterium für die Petalnatur zweifelhafter Glieder gelten muß. Es ist daher möglich, daß es sich bei den in Frage stehenden Blütenteilen der *Paronychia* um dieselben Organe handelt wie bei den alternisepalen großen Rudimenten von *Herniaria*, die wir als Staminodien ansprechen mußten. Könnte einmal an einem der Rudimente von *Paronychia* ein Antherenrest gefunden werden, was bisher nicht gelungen ist, so wäre ihre Staminalnatur erwiesen. In diesem Falle wäre anzunehmen, daß von den beiden alternisepalen Kreisen der typischen, fünfkreisigen Blüte der Petalkreis ganz abortiert, der epipetale nur rudimentär geworden sei. Vorderhand aber dürften gegen die Formel  $K_5C_5$  rud.  $A_5G(2)$  und das Diagramm 136 keine starken Bedenken vorliegen.

### Siphonochia.

Die an *Siphonochia americana* und *Siphonochia diffusa* studierte Blütenentwicklung lehrt, daß fünf Kelchblätter, fünf Kelchstaubblätter und zwei Fruchtblätter angelegt werden, ohne daß die Spur eines alternisepalen Höckers zu bemerken wäre (vgl. Fig. 137). Erst spät stellen sich wie bei *Paronychia*, *Anychia* und *Gymnocarpon* zwischen bzw. außerhalb der Kelchstamina kleine Rudimente ein, die aus den oben erläuterten Gründen mit großer Wahrscheinlichkeit als verspätete Kronblätter anzusprechen sind (vgl. Fig. 138). Die Mikropyle, anfangs nach oben, später nach unten gewendet, schaut bei der reifen Samenanlage schräg nach oben, nachdem sie im ganzen einen Vierfünftelkreis beschrieben hat. Blütenformel und Diagramm (136) sind die gleichen wie bei der vorhergehenden Gattung.

### Sclerocephalus.

Die an *Sclerocephalus arabicus* untersuchte Blütenentwicklung gleicht durchaus der von *Siphonochia*, nur daß die Petalrudimente noch kleiner bleiben. Blütenformel und Diagramm (136) von *Siphonochia* gelten daher auch für *Sclerocephalus*. Interessant ist die Form der einzigen Samenanlage, die auf sehr langem, bandartigem Funiculus unter üblichem, einseitigem Flankenwachstum schließlich die Form annimmt, die in Fig. 139 abgebildet ist. Die Mikropyle

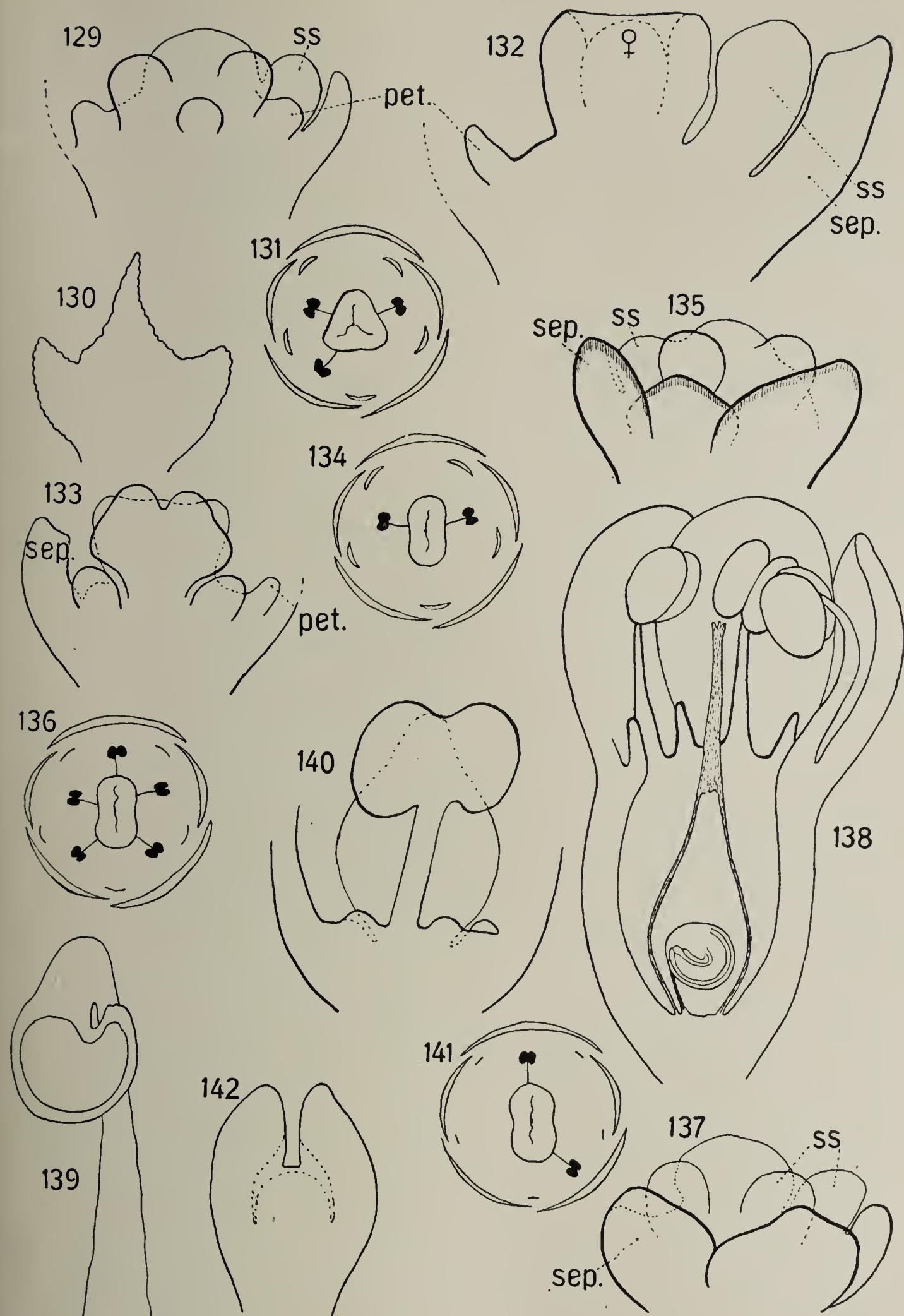


Fig. 129. *Corrigiola litoralis*. 130, 131. *Acanthonychia ramosissima* (130 Kronblatt). 132—134. *Illecebrum verticillatum*. 135, 136. *Paronychia serpyllifolia*. 137. *Siphonochia diffusa*. 138. *Siphonochia americana*. 139. *Sclerocephalus arabicus*, Samenanlage. 140, 141. *Anychia capillacea*. 142. *Achyronychia Cooperi*, junger Fruchtknoten; ss Kelchstaubblatt.

schaut also auch hier zuletzt nach oben. Der tief in den Achsenbecher versenkte Fruchtknoten, die dornigen Hochblätter unterhalb des Blütenknäuels, die starren, reich behaarten, zu langen Spitzen ausgezogenen Kapuzenkelchblätter, die relative Armblütigkeit — alles das macht den Eindruck einer stark abgeleiteten, xerophil angepaßten Pflanze. Das mir vorliegende Material war durchweg stark versandet.

### Gymnocarpon.

Die Blütenentwicklung wurde an *Gymnocarpon decandrum* untersucht. Sie weist große Ähnlichkeit mit der von *Paronychia* auf. Auch hier werden nach den Kelchblättern keinerlei alternisepale Primordien angelegt, vielmehr tauchen erst nach weitgehender Differenzierung der Kelchstamina zwischen denselben kleine Höcker auf, die später zu langen, schmalen Gebilden auswachsen. Man wäre wiederum versucht, sie einfach für Staminodien zu erklären, wie es Lüders tut, wenn sich jemals der Rest einer Anthere daran fände. Dies ist aber nicht der Fall, obwohl sonst in der Familie der Caryophyllaceen die Rudimente von Kronstaubblättern in allen Übergangs- und Verkümmungsstadien aufzutreten pflegen; vgl. *Scleranthus*. Ferner sind die Rudimente bei *Gymnocarpon* breiter als die Filamente der Kelchstaubblätter. Ihre Oberfläche hat wellig begrenzte, oben schwach papillös vorgewölbte Zellen. Man hat es daher wohl mit Kronblättern zu tun, bei denen die Reduktion mit Verspätung des Sichtbarwerdens gepaart ist. Pax spricht von pfriemenförmigen Blumenblättern. Die Mikropyle ist nach oben gerichtet. Formel und Diagramm sind die gleichen wie vorher (136).

### Anychia.

Nach den fünf Kelchblättern werden sofort zwei Kelchstaubblätter angelegt. Diese erscheinen so früh, daß es aussieht, als eilten sie sogar den jüngsten Kelchblättern voraus. Erst nachdem die beiden Fruchtblätter mit der einzigen, von ihnen eingeschlossenen Samenanlage wohl differenziert sind, werden an den Stellen des Blütenbodens, wo man die Kronblätter suchen müßte, fünf kleine Höcker sichtbar (vgl. Fig. 140), die im späteren Wachstum der Blüte wieder verschwinden. Diese als verspätete Petalrudimente deutbaren Höcker wurden in allen Blüten wahrgenommen. Die Formel heißt also  $K_5C_5$  rud.  $A_2G(2)$  und das Diagramm muß mit geringer Abänderung des von Eichler und Lüders gegebenen wie in Fig. 141 gezeichnet werden.

*Anychia* weicht nun von allen anderen Caryophyllaceen, die einen minderzähligen Kelchstaubblattkreis haben, insofern ab, als die beiden persistierenden Staubblätter gerade vor die ältesten Kelchblätter fallen. Da die beiden Fruchtblätter median stehen, sind alle Sporophylle fast in einer Linie übereinander angeordnet, statt, wie verständlicher wäre, sich mit Alternation über Kreuz zu stellen. Die Kontakttheorie versagt hier durchaus. Ein Grund für die abweichende Stellung der Staubblätter ist schwer einzusehen, auch braucht, wie Goebel (1900, pag. 718) sagt, eine „solche Gegenüberstellung an und für sich keine Erklärung; wenn die Verhältnisse am Vegetationspunkt dafür geeignet sind, ist sie — vom Zweckmäßigkeitssstandpunkt aus — genau ebenso berechtigt wie die Alternanz der Quirle“. Bei *Anychia* ist der Blütenboden breit genug, und die opponierten Höcker belästigen sich nicht. Sucht man aber nach der zweifellos vorhandenen Ursache der Anomalie, so kann vielleicht der Gesamtaufbau der Blütenregion herangezogen werden. Während bei anderen Caryophyllaceen die Achse der Achselsproßblüten sich kaum streckt, wächst sie bei *Anychia* stark in die Länge. Jede Blüte steht so statt zwischen zwei kleinen, tieferen Blüten zwischen zwei großen Stengeln, und es ist möglich, daß durch den starken Nährstoffverbrauch an beiden Flanken, also auf Seite der jüngsten Kelchblätter eine laterale Ausbildung der Staubblätter verhindert, eine mediane dagegen zugelassen wird. Die starke Streckung der Achse in der Blütenregion ist vielleicht auch die Ursache, weshalb von gewisser Höhe an ein Vorblatt schwindet, und zwar das untere  $\alpha$ -Blättchen, wie bereits Wydler (1851) und Eichler bemerkten. Wie stark der Aufbau des Infloreszensgerüstes auf Primärblüten rückwirken kann, zeigt das von Goebel (1913, pag. 100) angeführte Beispiel von *Begonia vitifolia*, wo durch das starke Wachstum der verzweigten Achse die Primärblüten ganz ausgehungert werden.

Schließlich sei darauf hingewiesen, daß auch bei *Anychia* die kampylotrope Samenanlage auf langem Funiculus so angeheftet ist, daß zuletzt sowohl Chalaza wie Mikropyle schräg nach oben schauen.

### Achyronychia.

Das an *Achyronychia Cooperi* und *Achyronychia Parryi* bewirkte Studium der Blütenentwicklung hatte in Kürze folgendes Ergebnis. Nach den fünf Kelchblättern treten fünf Kronblätter am äußersten Rand des noch verfügbaren Blütenbodens auf (vgl. Fig. 145). Sodann wird das bei *Achyronychia Cooperi* meist einzige Staubblatt angelegt, das den Platz vor Kelchblatt 5 oder 4 bevorzugt. Auch

zwei Staubblätter wurden beobachtet, wiederum nur vor den jüngsten Kelchblättern. *Achyronychia Parryi* hat fünf Staubblätter. Endlich folgen die beiden median gestellten Fruchtblätter. Die Entwicklung des Fruchtknotens ist in Fig. 142—144 abgebildet. *Achyronychia Cooperi* hat zwei, *Achyronychia Parryi* drei Samenanlagen, von denen nach meinen Beobachtungen immer nur eine zur völligen Reife gelangt, obwohl alle eine Zeitlang mitwachsen. Eine Mittelsäule war nicht zu sehen. Ziemlich spät tritt Perigynie ein, die den Fruchtknoten allmählich tief mittelständig macht. Von Interesse ist nun das Verhalten der Kronblätter. Während sie bei *Achyronychia Parryi* einheitlich bleiben, differenzieren sich bei *Achyronychia Cooperi* nach und nach drei Zipfel heraus, wie die Fig. 146—151 zeigen. Die Dreizipfligkeit der Kronblätter teilt diese Art mit den Gattungen *Pollichia* (Fig. 154) und *Acanthonychia* (Fig. 130), nur daß bei diesen die Zipfel nicht so lang werden. Der Mittelzipfel ist stets der längste. Lüders erklärt die drei Zipfel für Staminodien, die durch Dédoublement aus der Anlage eines Staminodiums hervorgegangen seien. Ist es schon merkwürdig, wenn eine in Reduktion begriffene Anlage mit solcher Regelmäßigkeit und stets in Fünfzahl sich verdreifachen soll, so lehrt die Entwicklungsgeschichte vollends deutlich, daß es sich hier um Kronblätter handelt. Denn sie werden nach Zeit und Ort als solche angelegt und sind homolog den bei anderen *Achyronychia*-Arten stets als Kronblätter anerkannten Gliedern. An *Pollichia* erinnert *Achyronychia* auch durch die fast geraden Embryonen, durch die starke Mittelständigkeit des Fruchtknotens und durch die spätere starke Wucherung der Diskusgegend. Daß für diese, die den Verschluß des Achsenbechers zu bewirken hat, Baumaterial in Form von Schleim oder sonst quellbarer Substanz frühzeitig bereit liegt, kann man leicht erkennen. Behandelt man junge Blüten mit verdünnter Kalilauge, so sieht man rings um den noch rein oberständigen Fruchtknoten mächtige Schleimbasen sich aufwölben, die, weil sie sich besonders vor den Kronblättern erheben, fast den Eindruck epipetaler Blütenglieder machen.

### Pollichia.

Von dieser Gattung stand *P. campestris* lebend zur Verfügung. Fünf Kronblätter werden normal angelegt, als einfache Primordien erscheinend, wie in Fig. 145 für *Achyronychia* gezeichnet ist. Die Perigynie tritt ziemlich früh ein (vgl. Fig. 152). Zuletzt stehen die Kronblätter als kleine Lappen am Rande des Blütenbechers (Fig. 153 links oben). Ihr

späterhin dreizipfliger Umriß ist in Fig. 154 gezeichnet. Man erkennt die Ähnlichkeit mit einer gewissen Entwicklungsstufe der Achyronychia-Kronblätter. Über die Stellung des einen Staubblattes findet sich bei Lüders die Angabe, es stehe stets vor dem ersten, also ältesten Kelchblatt. Mit diesem Verhalten würde Pollichia vom Caryophyllaceentypus stark abweichen, weil, abgesehen von Anychia, überall

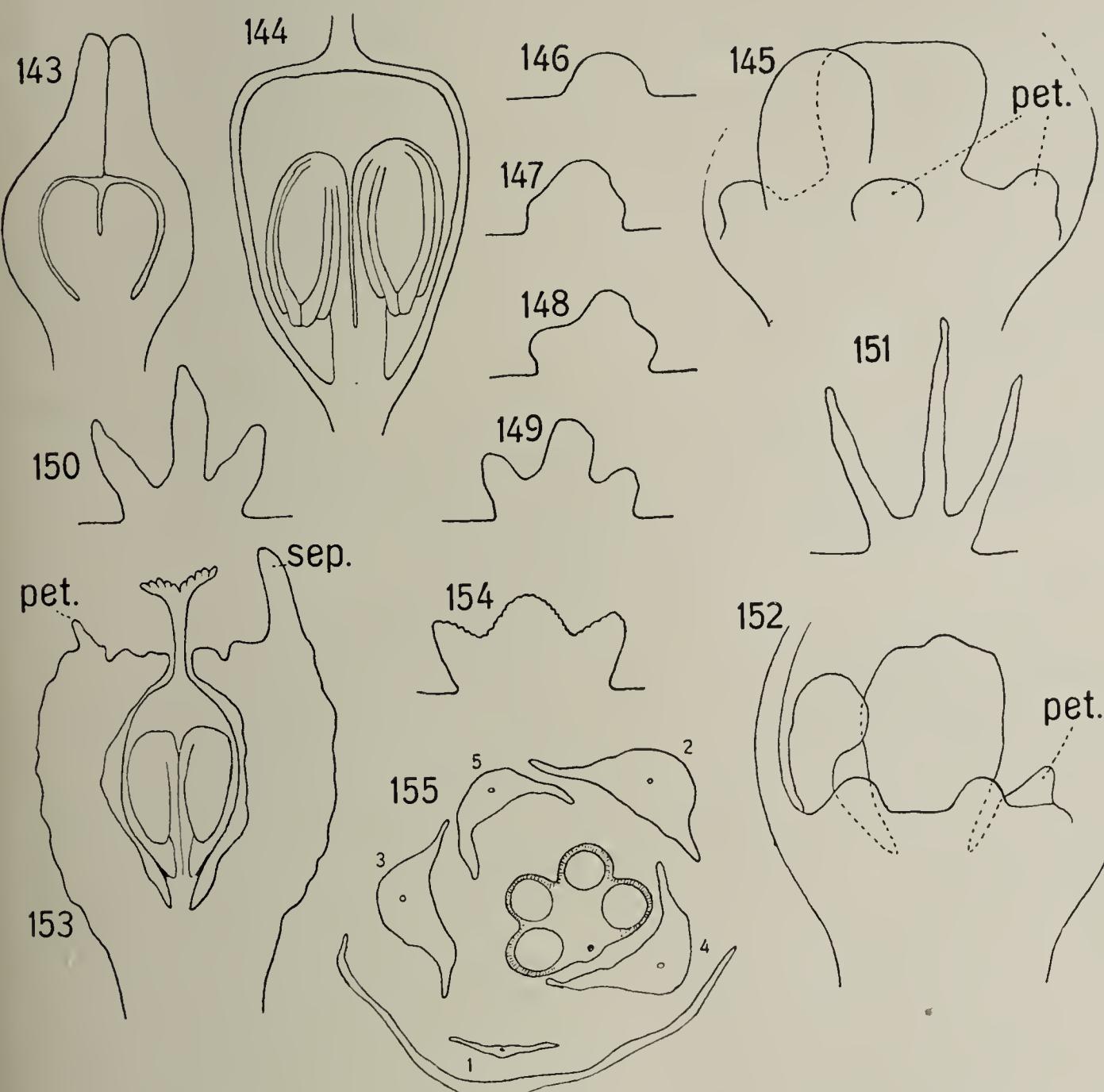


Fig. 143—151. *Achyronychia Cooperi* (143, 144 Fruchtknoten, 145 junge Blüte ohne die Kelchblätter von der Seite, 146—151 Entwicklung des Kronblattes).  
152—155. *Pollichia campestris* (154 Kronblatt, 155 Blütenquerschnitt).

die Staubblätter vor den ältesten Kelchblättern zuerst abortieren. Genaue Untersuchung ergab, daß auch bei Pollichia das eine Staubblatt vor Kelchblatt 5 oder 4 steht. Das dichte Blütenknäuel ist genau nach der Regel aufgebaut. Die Terminalblüte trägt in den Achseln ihrer Vorblätter je eine Blüte, diese trägt ihrerseits weitere und so fort. Das Unterbleiben jeglichen Stengelwachstums macht das Ganze etwas

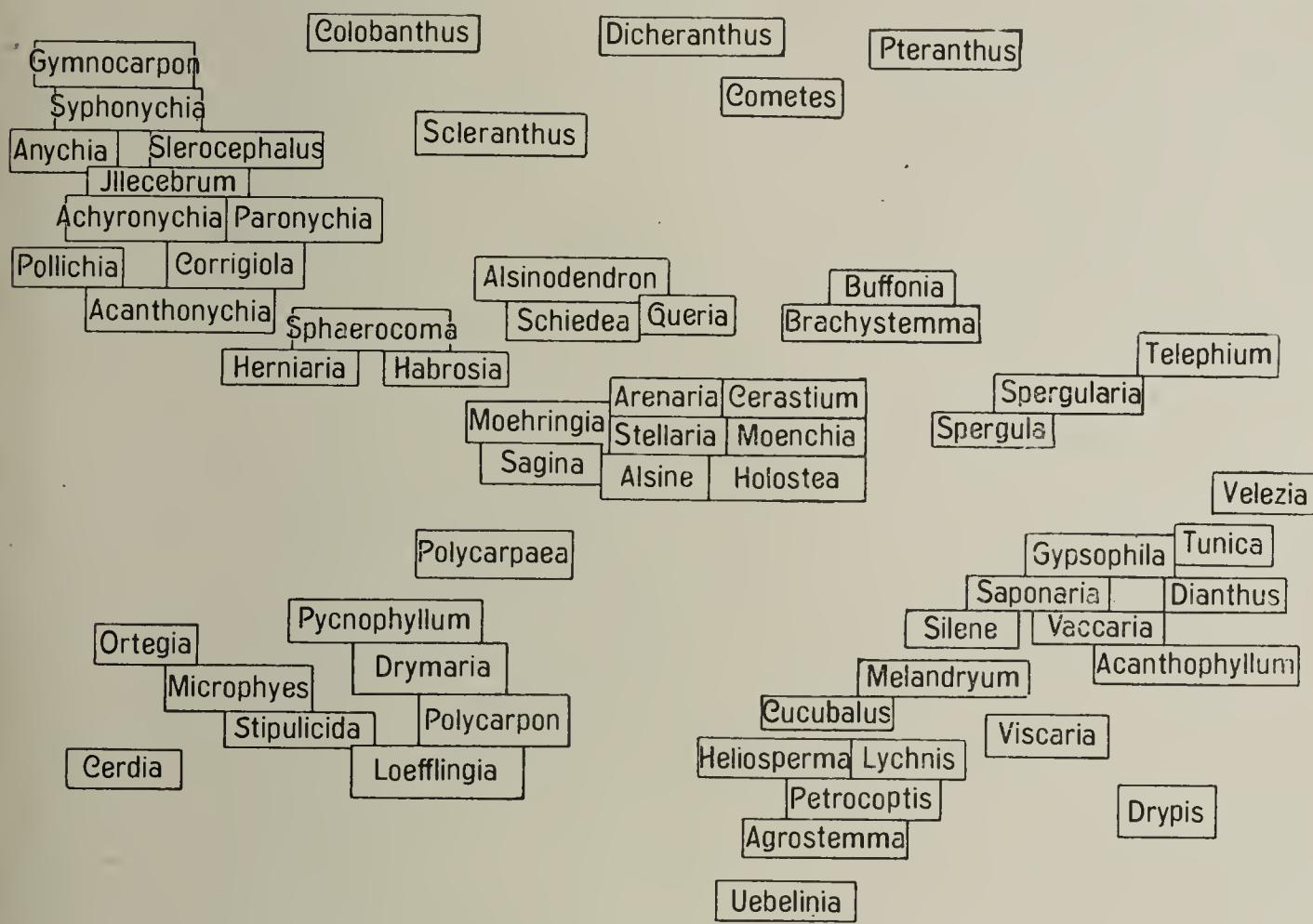
unübersichtlich. Jede Blüte hat infolge starker, seitlicher Behinderung einen Querschnitt nach Form eines stumpfen, gleichschenkligen Dreiecks. An den beiden Schenkeln, an die sich die subordinierten Achselsproßblüten anschmiegen, stehen die Kelchblätter 4 und 5. Kelchblatt 1 ist das kleinste von allen und sehr tief inseriert. Die Kelchblätter 4 und 5 sind stets am mächtigsten entwickelt und haben wohl daher den erwähnten Autor verführt, sie für die anderswo bevorzugten ältesten Kelchblätter zu halten. Fig. 155 zeigt einen durch die Antherengegend einer Blüte geführten Querschnitt. Das Staubblatt steht vor Kelchblatt 4. Kelchblatt 1 ist wegen seiner tiefen Stellung nur an der obersten Spitze getroffen. Das Gynäceum besteht aus zwei median gestellten Fruchtblättern, die je eine Samenanlage einschließen. Der anfangs oberständige Fruchtknoten wird später tief mittelständig. Der ihn umgebende Teil des Blütenbodens wächst bedeutend (vgl. Fig. 153) und schließt ihn zuletzt völlig ein. Der stark in die Breite wuchernde Diskus läßt nur für den Griffel eine sehrmale Öffnung. Das Diagramm ist aus Fig. 155 unter Ergänzung der Fruchtblätter zu entnehmen. Es entspricht dem Diagramm Fig. 112. Die Blütenformel lautet  $K_5 C_5 A_1 G(2)$ .

### III.

Was man auf Grund der Tatsachen des Experiments und der Entwicklungsgeschichte über die Verwandtschaft der Caryophyllaceen-Gattungen unter sich mit aller Vorsicht aussagen kann, ist versuchsweise durch nebenstehendes Schema angedeutet. Man kann dasselbe als Horizontalschnitt durch die Krone des Caryophyllaceen-Stammbaums auffassen. Damit ist, dem Mangel exakter Beweise entsprechend, über die Abstammung der Formen nur sehr Bedingtes gesagt, immerhin aber das ausgedrückt, was über den relativen Zeitpunkt der Kongruenz der Ahnenreihen durch eben jene Tatsachen wahrscheinlich gemacht wird.

Wenn die mit fünfkreisigen Blüten ausgestatteten Caryophyllaceen als Mittel- und Ausgangspunkt aller anderen Formen angenommen werden, so ist das eine bereits von Eichler, Goebel, Pax und Warming vertretene Anschauung. Sie stützt sich auf die Tatsache, daß Formen mit sogenanntem ärmeren Diagramm, also vier- und dreikreisige Blüten, minderzählige Androeen und Gynäeen usw. oft als Varianten der Gattungen mit fünfkreisigen, durchweg isomeren Blüten, selbst innerhalb solcher Arten vorkommen. Sie stützt sich auf die weitere Tatsache, daß in den ärmeren Blüten diejenigen Glieder, deren Unterdrückung (Schwinden, Abortus) angenommen wird, oft als Rudimente sichtbar werden.

Dem gegenüber ist es unter dem Einfluß neuerer Systeme üblich geworden, die einfachen Formen als primitive zu betrachten, von denen die reichereren abzuleiten seien. Nicht ganz klar äußert sich Wettstein (1911) über das Problem. Er nennt die Caryophyllaceen ein „Endglied der Centrospermenreihe, in welcher es durch Umwandlung eines Teiles der Staubblätter in Korollblätter zu einem doppelten Perianthium“ gekommen ist. In der schematischen Übersicht der Blütendiagramme (pag. 533) wird zwar das fünfkreisige *Viscaria*-Diagramm durch genetische Linie vom gleichfalls fünfkreisigen *Stegnosperma*-Diagramm (Phytolaccaceen) abgeleitet. Aber beide Diagramme



Verwandtschaftsschema der Caryophyllaceengattungen.

sind innerhalb ihrer Familie ans Ende gestellt. Man darf daher wohl Wettsteins Standpunkt dahin präzisieren, daß er die einfachen Caryophyllaceen für die primitiven hält. Die gleiche Ansicht vertritt Engler (1909), der im Syllabus von den Caryophyllaceen sagt: „Blüte zyklisch, heterochlamydeisch oder apetal, . . . diplostemon, seltener haplostemon“ . . . Gemäß der in der Einleitung zum Syllabus gegebenen Erklärung der Ausdrücke apetal und apopetal bedeutet das, die kronblattlosen Caryophyllaceen besäßen noch keine Korolle, bzw. hätten nie eine solche besessen. Eingehender wird in den Systematischen Untersuchungen über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm von Lüders (1907) der Standpunkt vertreten,

daß die ursprünglichen Caryophyllaceen-Blüten aus vier Kreisen, einem Kelchblattkreis, zwei alternierenden Staubblattkreisen und einem Fruchtblattkreis bestehen. Aus ihnen haben sich 1. die noch einfacheren dreikreisigen Formen unter Verlust eines Staubblattkreises, 2. die fünfkreisigen in der Weise entwickelt, daß seriales Dédoublement des äußeren Staubblattkreises eintrat, wobei die inneren Spaltprodukte Staubblätter blieben, die äußeren zu Kronblättern wurden. Hiernach wären die Scleranthoideen die ursprünglichsten Gattungen. Von ihnen führt der Weg einerseits über Habrosia zu den Alsineen und Sileneen, andererseits zu den Polycarpoideen, Paronychioideen usw. Die Methode, die zu solchen Ergebnissen führte, ist die, daß die Diagramme ausgewachsener Blüten gezeichnet, verglichen und in eine Reihe angeordnet werden. Welcher Wert dieser Methode beigemessen wird, ist aus den Worten Lüders zu sehen, wo es (über Habrosia pag. 16) heißt, daß nicht einmal Tatsachen der Entwicklungsgeschichte, also reale, sichtbare Dinge, die auf vergleichend morphologischem, also theoretischem, Wege gewonnenen Anschauungen würden korrigieren können.

Indessen liegen die Mängel dieser Methode auf der Hand. Sie weiß nichts über die Reihenfolge der Entstehung der Blütenglieder zu sagen. Die einzelnen Kreise im gezeichneten Diagramm abzuzählen und so zu beziffern, ist ein willkürliches Verfahren. Bei Scleranthus zum Beispiel sagt Lüders: Die Anordnung der Staubgefäß des zweiten (— inneren —) Kreises wird durch diejenige des ersten (— äußeren —) Kreises in regelmäßiger Alternanz derart bestimmt, daß die dédoubleierten Glieder jeweils als einheitliches Organ für den Anschluß des folgenden Kreises maßgebend sind. In Wirklichkeit tritt dieser „folgende“ Kreis zuerst auf, und der von Lüders als erster bezeichnete äußere Staminalkreis ist zeitlich der zweite. Offenbar haben doch, wenn es sich um den sukzessiven Anschluß neuer Blütenkreise handelt, Bezeichnungen wie erster, zweiter, dritter nur zeitlich gefaßt einen Sinn. Das Beste ist, bei den Caryophyllaceen weder erster und zweiter, noch auch äußerer und innerer, sondern Kelch- und Kronstaubblattkreis zu sagen und sich dabei zu merken, daß die Kelchstaubblätter stets früher und — außer bei einigen Silenoideen — weiter innen bzw. höher stehen als die Kronstaubblätter. Man erkennt an diesem Beispiel, wie der subjektive Vergleich irgendwelcher fertiger, morphologischer Verhältnisse zu Deutungen der Genese führen kann, die rein formaler Logik entspringen und den tatsächlichen Geschehnissen zuwider laufen.

Zeigt schon dieses Beispiel, daß der Vergleich von Diagrammen die Verwandtschaft von Blüten kaum zu erhellen vermag, so versagt die Methode vollends in allen den Fällen, wo abortierende Glieder an der jungen Blüte angelegt werden, aber nicht weiter wachsen oder im allgemeinen Wachstum des Blütenbodens aufgehen. Daß die Feststellung solcher Rudimente für die Einsicht in Verwandtschaftsverhältnisse von allergrößter Wichtigkeit ist, kann nicht bezweifelt werden. Im zweiten Teil der Abhandlung wurden solche Rudimente, von denen die Diagramme nichts wissen, mehrfach entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen.

Drittens führt die vergleichende Methode zu falschen Meinungen über den Charakter größerer Rudimente. Sie ist zum Beispiel geneigt, alles Spitzliche und Pfriemliche in der Staminalgegend für Staminodien anzusehen. Zuweilen wird ein und dasselbe — homologe — Ding in der einen Art Kronblatt, in der anderen Staminodium genannt. Die Ansicht, daß bei den Caryophyllaceen ein Organ bald Petal-, bald Staminalcharakter annehmen könne, dürfte an zahlreichen Beispielen im zweiten Teil der Abhandlung endgültig widerlegt sein. Die Reihenfolge Kelchblatt → Kronblatt → Kelchstaubblatt → Kronstaubblatt → Fruchtblatt bleibt unverändert, und insbesondere Kronblatt und Kronstaubblatt sind, unbeschadet engster Paarung im Sinne Goebels, nach Zeit und Ort ihres Auftretens streng geschieden. Viele Abbildungen haben dies veranschaulicht und gezeigt, daß das Studium der Entwicklungsgeschichte genaue Feststellungen ermöglicht, wo der Vergleich fertiger Blüten nur zu Mutmaßungen führt.

Die vergleichende Methode vermag aber nicht nur über die Rudimente der Caryophyllaceen-Blüten, sondern auch über die Stellung ihrer normalen Organe nichts exactes zu sagen. Zum Beispiel die Entscheidung, ob Obdiplostemonie vorliegt, wird sie nur dann richtig fallen, wenn zufällig auch in der ausgewachsenen Blüte gut ausgeprägte Obdiplostemonie vorliegt. Das Studium der Blütenentwicklung dagegen zeigt die verschiedene Insertionshöhe der Primordien auch in den Fällen, wo in der fertigen Blüte ein solcher Unterschied kaum nachweisbar ist.

Eine weitere Gefahr der vergleichend morphologischen Methode beruht darin, daß sie in dem Bemühen, Sprünge der progressiven Diagrammreihe zu erklären, Entwicklungsgesetze aufstellt, die aus rein formalen Erwägungen hergeleitet sind. Eine solche *a priori*-Konstruktion ist zum Beispiel das *seriale Dédoublement*, durch welches Kronblatt und Kronstaubblatt der fünfkreisigen Caryophyllaceen aus dem äußeren Staminalkreis der vierkreisigen soll entstanden sein. Wiederum ist an

zahlreichen Beispielen, die zu wiederholen unnötig ist, entwicklungs geschichtlich nachgewiesen, daß die genannte Theorie sich auf keine tatsächlichen Vorgänge am Blütenvegetationspunkt stützen kann. Kronblätter und Kronstaubblätter entwickeln sich zwar räumlich nah bei einander, aber mit großem Zeitunterschied, indem zwischen ihre Anlegungszeiten ein gutes Stück Kelchstaminalentwicklung fällt. Wie soll weiter nach der Theorie erklärt werden, wenn von beiden Spaltprodukten nur eins auftritt, z. B. das Kronblatt, der Platz für das Staubblatt aber leer bleibt, höchstens zuweilen ein Rudiment aufweist. Zweifellos würde man auch hierfür eine Erklärung finden, — aber wieviel zwangloser und vor allem den Tatsachen entsprechend erklärt sich das alles durch die Annahme von ursprünglich fünf Kreisen, deren Reduktionsstufen in den einfacheren Blüten vorliegen.

Ist es so gewiß, daß sich kein alternisepales Primordium der heutigen Caryophyllaceen in zwei radial gestellte Höcker zerlegt, wie es bei Dédoublement sein müßte, so könnte jemand einwenden, daß der fragliche Vorgang dennoch in der Phylogenie einmal stattgefunden und der fünfkreisigen Blüte den Ursprung gegeben habe. Das ist aber eine ganz vage Hypothese, für die heute weder Beweis noch Gegen beweis vorliegt. Hier genügt es, wahrscheinlich zu machen, daß die heutigen Caryophyllaceen sich sämtlich aus fünfkreisigen Formen entwickelt haben, und daß unsere fünfkreisigen die ursprünglichsten Formen sind, die jetzt existieren. Wie sie ihrerseits entstanden sind, bleibt außer Betracht. Wie die Caryophyllaceen in die Centrospermen reihe einzuordnen sind, insbesondere ob die Entwicklung von den Phytolaccaceen zu den Caryophyllaceen oder umgekehrt geführt hat, muß vorerst unerörtert bleiben.

Eine Hauptstütze der Anschauung, daß die Caryophyllaceenreihe eine Reduktionsreihe ist, beruht auf dem im ersten Teil geführten Beweis, daß man die *Stellaria media* — als Typus einer fünfkreisigen Form — künstlich reduzieren kann, und daß ihre Reduktionsstufen, inbegriffen das Schwinden der Teile, das Auftreten von Rudimenten usw., sich zu einer Reihe ordnen, die sich vollkommen deckt mit den Reduktionsstufen der ganzen Caryophyllaceenreihe, wie sie im zweiten Teil der Abhandlung entwicklungsgeschichtlich erschlossen wurde. Wir haben gesehen, wie diejenigen Blütenglieder, die z. B. einer *Stellaria* verloren gehen, wenn sie zur Reduktion schreitet, dieselben sind, die bei den Formen mit armem Diagramm überhaupt vermißt

werden. Wiederum dieselben Glieder sind oft auf jungen Entwicklungsstadien der Blüten nachweisbar, auch wenn später keine Spur von ihnen zu sehen ist.

Ordnet man unter Zugrundelegung dieser Ergebnisse die Reihe der Caryophyllaceen, so sind die Alsineen im engeren Sinne die primitivsten Formen. Es sind die im Zentrum unseres Stammbaumquerschnittes stehenden Gattungen. Unter ihnen befinden sich mit *Stellaria*, *Arenaria*, *Cerastium*, *Alsine* die größten Kosmopoliten. Ausgestattet mit der zähen Lebenskraft der Unkräuter, scheinen sie auch durch die selbst unter Caryophyllaceen sonst unerreichte Variabilität und Plastizität der Blüten sich als diejenigen Formen auszuweisen, die den alten Familientypus am reinsten überliefert, zugleich allen den Formen, die wir heute um sie herum gruppieren, den Ursprung gegeben haben. Ermißt man die Starrheit, mit der die meisten anderen Caryophyllaceen ihre Blütenform ontogenetisch reproduzieren, so wird man den leicht veränderlichen Alsineen die Fähigkeit zutrauen, noch heute neue Linien abzuspalten. Vielleicht ist die apetale *Stellaria* eine solche, unter dem Zwang äußerer Umstände sich eben fixierende Art.

Unstreitig minder primitiv sind die um *Silene* gescharten Formen. Die vordem freien Kelchblätter verwachsen, die Pflanzen werden armblütiger, statt beider Vorblätter ist oft nur eins fertil, oft zeugt nur eine Endblüte „von der Reduktion reichblütiger Blütenstände“ (Pax, l. c.) Gegenüber den offenen, einem größeren Besucherkreis zugänglichen Alsineenblüten „reservieren die röhrenförmigen Blüten der Sileneen ihren tief verborgenen Honig einem beschränkten Kreis“, insbesondere Schmetterlingen. Die bei Alsineen nur zuweilen vorhandene Dichogamie wird bei den Sileneen zur Regel (Schulz, l. c.) Geschlechtsdimorphismus kommt bei Alsineen gewissermaßen als Variante vor, bei Sileneen ist er häufig und konstant.

Innerhalb der Silenegruppe finden Reduktionen statt, die mit den Reduktionstendenzen der Alsineen parallel gehen. Es gibt mikropetale und apetale Formen, eingeschlechtige Blüten mit Rudimenten des fehlenden Geschlechts. Die Diantheen vermindern die Fruchtblattzahl von ursprünglich fünf auf zwei, wobei Rückschläge vorkommen. *Uebelinia* hat nur fünf Staubblätter, kleine Kronblätter und eine verminderte Zahl von Samenanlagen an reduzierter Mittelsäule. Auch *Velezia* zeigt die für die Caryophyllaceen charakteristische Schwäche der Petalsektoren. Die Kronstaubblätter sind selten fünf-, meist minderzählig. Die Zahl der Samenanlagen ist reduziert. *Drypis* vollends

hat gar keine Kronstamina und nur zwei Samenanlagen, von denen eine reift.

Eine kürzere Reihe mit gleichen Reduktionstendenzen geht von der noch ganz alsinoiden *Spergula* über *Spergularia* zu *Telephium*. Auch hier gehen die Kronstamina schließlich verloren, und der Fruchtknoten wird reduziert.

*Brachystemma* und *Buffonia* verhalten sich normal, die Zahl der Fruchtblätter und die der Samenanlagen ist gesunken, *Buffonia* kann durch Schwinden der Kronstamina vierkreisig werden und sogar den Kelchstaubblattkreis etwas reduzieren.

Die fünfkreisige *Queria* charakterisiert sich in ihrer Blütenentwicklung ganz als Alsinee. Andererseits ist zu beachten, daß ihre Blüten gern zu dreien beisammen stehen, von starren, mehrfach verzweigten Sprossen begrenzten Wachstums umschlossen, ganz ähnlich wie es bei *Cometes* und *Pteranthus* der Fall ist. An letztere erinnert ferner die Einsamigkeit, die Verhornung des Blütenbodens, die öftere Verkümmерung der Seitenblüten und der Zusammenschluß der Staubblattbasen zu einem Ringe.

Es sei nunmehr daran erinnert, daß sich unter den Alsineen im engeren Sinn die Schwäche der Petalsektoren auf zweierlei Weise offenbart. Die einen, wie *Stellaria*, *Arenaria*, reduzieren zuerst die Kronstamina, die anderen, wie *Sagina*, *Moehringia* zuerst die Kronblätter. *Schiedea* und *Alsinodendron* sind Alsineen im weiteren Sinne, bei denen der zweite Fall stark in Erscheinung tritt. Sie haben noch beide Staubblattkreise, aber keine Kronblätter mehr. Einen Schritt weiter geht *Scleranthus*. Auch hier sind beide Staminalkreise vorhanden, die Kronblätter geschwunden. Dazu wird der Fruchtknoten nahezu unsterändig und einsamig. Das Typische bei dieser Gattung liegt darin, daß der Kronstaminalkreis stets vollzählig ist, während die Kelchstaubblätter bis auf zwei schwinden können. Eine mit soviel Merkmalen sekundären Charakters und einseitiger Entwicklung ausgestattete Gattung an den Anfang der ganzen Reihe zu stellen, ist nicht angängig. Viel aussichtsreicher ist der neuerdings von Vierhapper (l. c.) gemachte Versuch, *Scleranthus* in direkte Gefolgschaft der Alsineen zu bringen, wie es auch hier geschieht.

Wird der bei *Scleranthus* auf Zweizahl reduzierte Kelchstaubblattkreis auf Eins oder gar Null gebracht, so hat man den Typus von *Colobanthus*. Damit ist aber ein Diagramm erreicht (Fig. 89), das gar nicht mehr caryophyllaceenartig aussieht. Vielleicht stellt man die Gattung doch besser zu den Portulaccaceen, wie schon Fenzl

tat. Sie würde immerhin hier wie dort ein Außenseiter bleiben. Die Zuteilung einer solchen interfamiliaren Gattung erscheint belanglos.

Dagegen gehören *Cometes*, *Pteranthus* und *Dicheranthus* zweifellos in die Gegend von *Queria*, *Schiedea* und *Alsinodendron*. Der Fruchtknoten ist reduziert, bei *Cometes* fehlen die Kronstamina, bei den anderen die Kronblätter. Ob die drei Gattungen unter sich eng zusammengehören, wird von Vierhappner mit Recht bezweifelt.

Ein anderer an der Hand von Rudimenten verfolgbarer Übergang von Fünf- zu Vierkreisigkeit erfolgt innerhalb der Gattung *Polycarpaea*, wie im zweiten Teile ausführlich besprochen. Es schwinden die Kronstaubblätter, die bei den anderen sogenannten Polycarpoideen restlos abortieren und sich höchstens durch einen leeren Platz am Vegetationskegel in Erinnerung bringen. Die Progression erfolgt innerhalb der Gruppe unter Abort der Kelchstaubblätter bis auf eins, Veränderung der Fruchtblattzahl auf zwei, verbunden mit perigyner Versenkung, und lässt endlich im extremen Fall (*Cerdia*, *Ortegia*) auch die Kronblätter bis auf winzige Rudimente schwinden.

Eine Übergangsgattung, *Polycarpaea* vergleichbar, ist auch *Habrosia*. Sie verdient mehr als z. B. *Buffonia* oder *Schiedea* den Namen einer Alsinee. Die Kronblätter sind wohl ausgebildet, die Kronstamina nur zuweilen; zwischen den beiden Fruchtblättern steht eine wohlerhaltene Mittelsäule. Wie bei einer Verschiedenheit aller wichtigen Glieder diese Gattung mit *Scleranthus* vereinigt werden konnte, erscheint rätselhaft. Um nur eine kurze Parallel zu ziehen, sei verglichen:

<i>Scleranthus</i>	<i>Habrosia</i>
Petala: keine	stets fünf
Kelchstamina: meist zwei	stets fünf
Kronstamina: stets fünf	selten fünf
Gynäceum: wird unterständig	bleibt rein oberständig
Mittelsäule: fehlt	wohl ausgebildet
Samenanlagen: eine	zwei
Mikropyle: nach oben	nach unten
Pollen: Pentagondodecaeder mit je einer großen Pore auf jeder Fläche.	typischer runder Pollen mit kleinen Poren.

Nahe *Habrosia* steht *Sphaerocoma*. Einen Übergang von Fünf- zu Vierkreisigkeit stellt auch *Herniaria* dar, wo an der Außenseite der Kronstaminodien zuweilen Pedalrudimente auftreten. Alle anderen, sonst mit *Herniaria* vereinigten sogenannten Par-

onychieen sind rein vierkreisig unter Abort der Kronstamina. Auch in dieser Gruppe werden schließlich die Kronblätter immer unansehnlicher, verspäten sich bisweilen im Auftreten, und die Kelchstaubblätter schwinden bis auf eins (Polichia).

### Kurze Übersicht der Hauptergebnisse.

*Stellaria media* besitzt außer der ihr eigenen, erblichen Variabilität des Androeums und Gynäeums, die von äußeren Bedingungen unabhängig zu sein scheint, eine Veränderlichkeit der Blütenstruktur, die als Funktion der Außenbedingungen erwiesen wurde. Die typisch fünfkreisige Blüte kann bis auf Dreikreisigkeit reduziert, die Gliederzahl der einzelnen Kreise vermindert werden. Dies wurde erzielt durch Unterernährung der ganzen Pflanze oder korrelativ durch einseitige Begünstigung des vegetativen Wachstums. Die einzelnen Reduktionsstufen der *Stellaria* bilden eine Reihe, die sich mit der entwicklungs geschichtlich erschlossenen Reduktionsreihe der Caryophyllaceen vollkommen deckt. Durch Studium der Blütenentwicklung wurde nachgewiesen, daß bei den Gattungen mit einfachem Diagramm dieselben Glieder abortieren bzw. als Rudimente auftreten, die bei reduzierenden Alsineen wie *Stellaria* zu schwinden pflegen. Die von manchen Autoren vertretene, auf vergleichend morphologischem Weg gewonnene Anschauung, daß die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm die phylogenetisch älteren seien, ist daher unhaltbar. Vielmehr ist anzunehmen, daß die Formen mit fünfkreisigen Diagrammen, insbesondere die Alsineen, die ursprünglichsten darstellen, von denen aus eine Entwicklung reduktiver Natur zu den Formen mit einfachem Diagramm geführt hat, ganz analog dem Reduktionsvorgang, den die Ontogenese mancher Alsineen noch heute erlebt.

---

Zum Schluß möchte ich meinem hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Geheimrat von Goebel, unter dessen Leitung die Arbeit durchgeführt wurde, für seine stete, gütige Anregung und Unterstützung herzlich danken. Ebenso bin ich Herrn Geheimrat Radlkofer für die Überlassung des wertvollen Herbariums aus dem Kgl. Staats herbarium zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

---

## Literatur.

- Baillon, H. E., *Histoire des Plantes* 1887.
- Bateson, A., *The effect of Cross-Fertilization on inconspicuous flowers. Annals of Botany* 1887/88.
- Béguinot, A., *Ricerche intorno al polimorfismo dell Stellaria media in rapp. alle sue condizioni di esistenza. Studio monographic. Nuovo Giorn. bot. ital.* 1910, Vol. XVII.
- Bentham and Hooker, *Genera plantarum*, 1862/67, Vol. I.
- Bentham and Mueller, *Flora Australiensis*, 1863, Vol. I.
- Bonnet, E. E., *Observations sur la structure anatomique etc. des Paronychiées et Caryophyllacées*. Paris 1908.
- Celakovsky, L., *Morphologische Beobachtungen. Prag* 1881. *Über ideale und kongenitale Vorgänge der Phytomorphologie. Flora* 1884. *Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdioplosemtonie. Sitzber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss.* 1894, Bd. III. *Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüten. Sitzber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss.* 1896, Bd. XI.
- Eichler, *Blütendiagramme*, 1875/78.
- Engler, A., *Syllabus*, 1909, 6. Aufl.
- Familler, I., *Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte und umgebildete Sexualorgane. Flora* 1896.
- Fisch, E., *Beiträge zur Blütenbiologie. Bibliotheca botanica* 1899, H. 48.
- Garcke, A., *Illustrierte Flora von Deutschland*, 1912, 21. Aufl.
- Goebel, K., *Organographie*, 1900, Bd. II. *Über die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biol. Zentralbl.* 1904, Bd. XXIV. *Über gepaarte Blattanlagen. Flora* 1911. *Organographie*, 1913, Bd. I, 2. Aufl.
- Groß, L., *Beiträge zur Flora des Maintales. Mitt. d. bad. Landesv. f. Naturk.* 1908.
- Hegi, G., *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Bd. III.
- Jösting, F., *Beiträge zur Anatomie der Sperguleen usw. Beih. z. bot. Zentralbl.* 1902, Bd. XII.
- Klebs, K., *Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen* 1903. *Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot.* 1905, Bd. XLII, H. 2.
- Lister, G., *On the origin of placentas in the tribe Alsineae of the order Caryophylleae. Linn. Soc. Journ. Bot.* 1883, Vol. XX.
- Lüders, H., *Systematische Untersuchungen über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm. Bot. Jahrb.* 1907, Bd. XV, H. 2.
- Ludwig, F., *Gynodimorphismus der Alsineen. Bot. Zentralbl.* 1880.
- Martius, C. v., *Beiträge zur Kenntnis der natürlichen Familie der Amaranthaceen. Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur.* 1826, Vol. XIII.
- Payer, *Organogénie de la fleur*.
- Pax, F., *Die Caryophyllaceen in Engler und Prantls Natürlichen Pflanzenfamilien* 1889, Bd. III, 1b.
- Reinöhl, F., *Die Variation im Androeum von Stellaria media. Bot. Zentralbl.* 1903.
- Rohrbach, P., *Monographie der Gattung Silene*, 1868.
- Sabransky, A., *Über Stellaria graminea I. Österr. bot. Zeitschr.* 1910.

- Schaefer, B., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Plazenten. *Flora* 1890.
- Schulz, A., Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. *Bibliotheca botanica* 1888/90, Heft 10 und 17.
- Ders., Das Blühen von *Stellaria media*. *Ber. d. D. bot. Ges.* 1906.
- Schumann, K., Blütenmorphologische Studien. *Pringsheim's Jahrb.* 1889. Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß 1890.
- Schwarze, C., Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche und histologische Untersuchungen reduzierter Staubblätter. *Pringsheim's Jahrb.* 1914, Bd. LIV.
- Vierhapper, F., Die systematische Stellung der Gattung *Scleranthus*. *Österr. bot. Zeitschr.* 1907, Bd. XVII.
- Vöchting, H., Über Blütenanomalien. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1893, Bd. XXI. Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1893, Bd. XXV.
- Warming, E., Om Caryophyllaceernes blomster. *Kopenhagen* 1890.
- Warming-Möbius, Systematik, 1911. Deutsche Ausgabe, 3. Aufl.
- Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik, 1911, 2. Aufl.
- Wydler, H., Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen. *Flora* 1851.