

Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München

Band V

Seite 1–198

31. 12. 1963

begründet von K. Suessenguth +
fortgeführt von H. Merxmüller

DIE VERWANDTSCHAFTSVERHÄLTNISSE DER ROSIFLOREN

von

Herbert HUBER (Würzburg)

Seit BENTHAM und HOOKER 1863 die Klassen Corniculatae (mit den Crassulaceen, Saxifragaceen u. a.), Rosiflorae und Leguminosae ENDLICHERs in ihrer Cohors Rosales vereinigt haben, wird die enge Zusammengehörigkeit dieser Gruppen kaum mehr in Frage gestellt. In ähnlichem Umfang kehren die weitgefaßten Rosales oder Rosifloren, wie sie hier vorläufig heissen sollen, in beinahe allen Lehr- und Handbüchern wieder. Unter den neueren Autoren macht fast nur J. HUTCHINSON (1926 und 1959) eine Ausnahme, die ich hier übergehen darf, widerlegt sich doch die Voraussetzung, von der HUTCHINSONs Systemvorschlag ausgeht, im Laufe der folgenden Darstellung von selber.

Eine umfassende Definition der Rosifloren (im weiteren Sinne) gibt es nicht, doch lassen sich immerhin zwei Merkmale anführen, die als Zeichen verwandtschaftlicher Zusammengehörig-

keit gedeutet werden können:

1. das durchwegs, auch bei Polyandrie, zyklisch gebaute Andrözeum und
2. das häufige Vorkommen eines Blütenbechers, also peri- oder epigynen Blüten, bei gleichzeitig starker Neigung zu Apokarpie.

Das heißt mit anderen Worten, die Rosifloren sind im Bau ihres Andrözeums über die Entwicklungshöhe der älteren Polycarpicae hinausgewachsen, aber im Bereich des Fruchtknotens bleiben sie konservativ.

Die Kritik an dieser etwas vagen Umschreibung wird nicht so sehr daran ansetzen, daß einigen der hierher gerechneten Familien selbst die Andeutung eines Blütenbechers abgeht, oder daß es alle Übergänge gibt vom rein apokarpen Fruchtknoten bis zum parakarpen und die Verwachsung selbst die Stylodien ergreifen kann; als vielmehr daran, daß die so definierten Rosifloren eine ausschließlich auf zwei Merkmale des Blütenbaus bezogene Entwicklungshöhe bezeichnen.

In der vorliegenden Darstellung soll nun untersucht werden, ob diese Merkmalskonstellation tatsächlich mit einem geschlossenen Verwandtschaftskreis zusammenfällt, oder ob sie bei mehreren, getrennten Entwicklungslinien konvergent entstanden ist. Um hierüber zu einer möglichst zuverlässigen Aussage zu kommen, ist es allerdings notwendig, ausser den wenigen Merkmalen, mit denen die klassischen Systeme auszureichen glaubten, auch einige vernachlässigte zu berücksichtigen, nämlich

1. den Vegetationskörper, an dem neben anderem gerade das Sekundärholz größere Aufmerksamkeit verdient;
2. den Bau der Blüten, Früchte und Samen, was zum Teil mit der gewohnten Betrachtungsweise zusammenfällt, obwohl gerade hier sehr wichtige Beziehungen vielfach übersehen werden; und
3. eine bestimmte Gesetzmäßigkeit in der Embryobildung, bei der das Schicksal der proximalen (das ist die der Mikropyle zugekehrte) Tochterzelle der Zygote ein besonderes Gewicht hat.

Diese Methode bringt es freilich mit sich, daß viele nur man-

gelhaft untersuchte Sippen vorerst keiner übergeordneten Einheit zugezählt werden können, sondern als Gattungen und Familien "incertae sedis" geführt werden müssen; im Vergleich mit einem lückenlosen System lückenhaft bekannter Organismen ist dieses Verfahren jedenfalls das geringere Übel.

Erster Teil

Das Sekundärholz.

Hier ist zwischen Merkmalen zu unterscheiden, die in vergleichbarer Form wenigstens bei den Dicotyledonen sehr weit oder fast allgemein verbreitet sind, und solchen, die sich auf einige wenige, ursprüngliche oder abgeleitete Formenkreise beschränken. Merkmale der zweiten Kategorie, wie zum Beispiel das Fehlen von Tracheen oder der Besitz von intraxylärem Phloëm, haben schon frühzeitig beim Studium von Pflanzenverwandtschaften Verwendung gefunden. Das "reguläre" Holz erfährt erst seit wenigen Jahrzehnten etwas größere Beachtung. Seine Merkmale haben den Vorteil, daß ihre relative Entwicklungshöhe meist sehr leicht zu erkennen ist, doch liegt darin zugleich die Grenze ihrer taxonomischen Verwendbarkeit: keinesfalls erlauben sie, für sich allein genommen, eine Aussage über die Verwandtschaft, so wenig, wie das bei den gebräuchlichen Blütenmerkmalen der Fall ist. Andererseits zeigt gerade das Beispiel des Blütenbaus, wie sogar bei einem bewußt eng gehaltenen Merkmalskreis eine viel zuverlässigere Aussage erzielt werden kann, sobald man von der Betrachtung einzelner Charaktere abgeht und an ihre Stelle Merkmalspakete einsetzt. Das bedingte seinerzeit den Erfolg der "Blüthendiagramme" EICHLERS und man darf erwarten, daß diese integrale Betrachtungsweise auch in anderen Organbezirken zu wertvollen Einsichten führt. Das gilt besonders für die Auswertung holzanatomischer Befunde.

Es liegt auf der Hand, daß die folgende Darstellung noch mancher Revision bedarf, wohl auch in dem einen oder anderen Falle ein namengebendes Beispiel durch ein treffenderes ausgetauscht werden kann, doch glaube ich, wenigstens was die Rosifloren angeht, mit der Verwendung von Merkmalsbündeln an Stelle von einzelnen Merkmalen, ein recht brauchbares Ergebnis

erzielt zu haben. Freilich wäre es abwegig, vom Sekundärholz allein eine Entscheidung in Streitfragen zu erhoffen, ganz abgesehen von der beschränkten Vergleichsmöglichkeit mit krautigen Pflanzen.

A. Die Holztypen mit leiterförmigen Gefäßdurchbrechungen:

1. Sieht man einmal von den homoxylen Angiospermen ab, zu denen die Rosifloren ohnehin keine Beziehungen erkennen lassen, dann gibt es bei den Dicotyledonen eine recht bezeichnende Merkmalskonstellation, die durch ein Höchstmaß an ursprünglichen Charakteren ausgezeichnet ist, nämlich durch

a. einzeln stehende Gefäße mit schräggestellten, leiterförmig durchbrochenen Endplatten (durch die Schrägstellung werden auf Querschnitten häufig Gefäßzwillinge vorgetäuscht);

b. "apotracheales" Holzparenchym, das heißt, die Zellen des Holzparenchyms sind in ihrer Anordnung nicht von den Gefäßen abhängig;

c. den Wechsel von mehreren Zellen breiten mit nur einer Zelle breiten Holzstrahlen ¹⁾. Dabei besteht die distale und proximale Flanke aus vertikal gestreckten Zellen, während die eingeschlossenen Zellen radial gestreckt sind. In der von TACHTADTSCHAN vorgeschlagenen Terminologie sind diese Holzstrahlen gemischt-heterogen;

d. deutlich hofgetüpfelte, nicht septierte Holzfasern.

Nach einem leicht zugänglichen Beispiel nenne ich diese Merkmalsverbindung den Cornus-Typus. Seine Verbreitung ist angesichts der im ganzen durchaus ursprünglichen Merkmale erstaunlich: sie hat ihren Schwerpunkt bei den älteren Cistifloren (Dilleniceen z. gr. T., Saurauia, vor allem die Theaceen), weitere Vorkommen gibt es bei den Rosifloren (z. B. Corylopsis und einige andere Hamamelidaceen; Deutzia z. T., die Escalloniaceen), den Cornaceen, Ericaceen (aber selten, weil hier mit Vorliebe das Holzparenchym unterdrückt wird), Symplocaceen, bei

¹⁾ Es ist an der Zeit, den irreführenden Begriff des "Markstrahls" aufzugeben.

Viburnum sowie einigen kronblattlosen Familien (Buxaceen und Myricaceen z. T.). Merkwürdig ist die Seltenheit des Cornus-Typus bei den Polycarpicae. In reiner Ausprägung gibt es ihn hier nur bei 2 kleinen Familien, den Eupteleaceen und Schisandraceen. Die übrigen Polycarpicae folgen abgeleiteteren Mustern, vor allem neigen sie zu gruppenweiser Anordnung der Gefäße bei einfacher Durchbrechung.

Der Cornus-Typus ist an sich durch die einzeln stehenden Gefäße mit leiterförmigen Perforationen und das apotracheale Holzparenchym hinreichend definiert. Unter dieser Voraussetzung verhalten sich Holzstrahlen und Holzfasern meistens wie oben beschrieben. Zu den spärlichen Ausnahmen gehören Hamamelis nebst einigen verwandten Gattungen, die sich vom Cornus-Typus einzig durch ihre ohne Ausnahme sehr schmalen Holzstrahlen von nur einer oder gelegentlich zwei Zellen Breite unterscheiden. Dieser Hamamelis-Typus ist selten; mir ist er sonst nur noch von Soyauxia und angenähert von Brexia bekannt; bei der letztgenannten Gattung gibt es aber neben leiterförmigen Gefäßdurchbrechungen auch einfache.

Anders verhält es sich mit einigen Cornaceen (z. B. Aucuba und Corokia) und Deutzia-Arten: ihre Holzstrahlen behalten den ursprünglichen Charakter bei, während die Holzfasern einfach getüpfelt oder septiert und darin weiter fortgeschritten sind als beim reinen Cornus-Typus.

Hier schließen sich auch die Platanen an, allerdings ist ihr Holz durch teils leiterförmig, teils einfach durchbrochene Gefäße, überwiegend oder insgesamt mehrere Zellen breite und homogene (das heißt aus lauter radial gestreckten Zellen zusammengesetzte) Holzstrahlen ausgezeichnet.

2. Werden beim Cornus-Typus die einzeln stehenden Gefäße wenigstens zum Teil durch gebündelte ersetzt, dann ergibt sich eine gleichwohl noch primitive, nur in diesem einen Merkmal stärker abgeleitete Merkmalsverbindung, die ich den Ilex-Typus nenne. In seiner Ausprägung, das heißt, in allen übrigen Merkmalen dem Cornus-Typus entsprechend, ist er nicht häufig. Die wichtigsten Beispiele sind die Aquifoliaceen, Cunoniaceen und Styracaceen, sowie Fagus und Corylus. Sonst zieht die eine Progression vielfach weitere im Bereich der Holzstrahlen und Holzfasern nach sich. Wiederum gibt es bei den Polycarpicae auf-

fallend wenige Beispiele, die dem Ilex-Typus angehören oder sich damit vergleichen lassen. Allenfalls kann man hier Cercidiphyllum und Liriodendron anführen, ihren Holzstrahlen nach sind aber beide Gattungen weiter fortgeschritten.

3. Geht man ebenfalls vom Cornus-Typus aus, ersetzt aber das "apotracheale" Holzparenchym durch "paratracheales" ¹⁾, dann erhält man eine sehr ungewöhnliche Merkmalskonstellation, den Staphylea-Typus. Neben der namengebenden Gattung kennzeichnet er Illicium und die meisten Philadelphaceen. In dieser Familie kommt es im Bereich der Holzfasern allerdings öfters zu Abwandlungen, wogegen die Holzstrahlen primitiv bleiben.

4. Noch seltener ist das Zusammentreffen von gruppenbildenden Gefäßen mit leiterförmigen Durchbrechungen und paratrachealem Holzparenchym. Es ist fast ganz auf die Cistifloren (vor allem die Clusiaceen) und Myrtifloren (Rhizophoraceen z. T.) beschränkt und findet sich auch hier außer bei den genannten Familien nur selten. Fast immer sind hier die Holzfasern einfach getüpfelt, bei den Cistifloren die häufig auch septiert. Für die Rosifloren hat diese Merkmalsverbindung kaum Bedeutung.

5. Mitunter fehlt das Holzparenchym überhaupt. Das ist ein stark abgeleiteter Zustand und in Verbindung mit leiterförmigen Gefäßdurchbrechungen entsprechend selten. Die wichtigsten Beispiele sind: ein Teil der Ericaceen, die sonst dem Cornus-Typus nahestehen; Myrothamnus, den man im übrigen zum Hamamelis-typus rechnen kann; und schließlich die meisten Ribes-Arten: diese Gattung folgt sonst dem Ilex-Typus, fällt allerdings auch da durch ihre septierten, aber (wenngleich sehr schmal) hofgetüpfelten Holzfasern aus der Reihe. Zumindest bei diesen Beispielen sprechen gute Gründe dafür, daß ursprünglich apotracheales Holzparenchym einer Reduktion anheimgefallen ist.

Vorstehende Holztypen sind durch das gemeinsame Merkmal leiterförmiger Gefäßdurchbrechungen ausgezeichnet. Vergleicht man sie miteinander nach ihrer Häufigkeit, dann ergibt sich ein Maximum bei dem in allen Merkmalen ursprünglichsten, also am wenigsten "heterobathmen" Cornus-Typus.

1) "paratracheal" heißt ein Holzparenchym, das stets die Gefäße berührt, somit in seiner Anordnung von den Tracheen abhängig ist.

B. Die Holztypen mit einfachen Gefäßdurchbrechungen:

Einfach perforierte Gefäße sind ungleich häufiger als leiterförmig durchbrochene und oft mit einer abgeleiteten Form von Holzstrahlen oder Holzfasern verbunden. In großen Zügen lassen sich die hierher gehörigen Merkmalsverbindungen ähnlich den oben beschriebenen, durch leiterförmige Perforationen gekennzeichneten, anordnen.

1. Dem Cornus-Typus entspricht bis auf die einfachen Gefäßdurchbrechungen der Cotoneaster-Typus. Er ist in reiner Ausprägung nicht gerade häufig. Ihm folgen einige Cistifloren (z. B. Ochna), ein Teil der Rosaceen und Kernobstgewächse, die meisten Elaeagnaceen und Fagaceen, vor allem Quercus.

Als Modifikation des Cotoneaster-Typus läßt sich hier das Holz der Chrysobalanaceen und eines Teils der Polygalaceen anreihen, das durch nunmehr einreihig-heterogene Holzstrahlen abweicht. Man kann diesen Chrysobalanus-Typus mit dem Hamamelis-Typus in Beziehung bringen, sei es als Konvergenzbildung, sei es als dessen Ableitung, wobei Brexia zwischen beiden vermittelt.

An den Cotoneaster-Typus erinnern ferner Casuarina und einige Kernobstgewächse, nur sind hier die gemischt-heterogenen Holzstrahlen durch gemischt-homogene ersetzt: Cydonia-Typus.

Der Cotoneaster-Typus ist die ursprünglichste Merkmalsverbindung, die unter den Holztypen mit einfach durchbrochenen Gefäßen möglich ist. Gleichwohl fehlt er bei den Polycarpicae so gut wie vollständig.

2. Vom Ilex-Typus unterscheidet sich der Bixa-Typus durch seine einfachen Gefäßdurchbrechungen, vom Cotoneaster-Typus durch den Besitz von Gefäßgruppen. Der Bixa-Typus hat unter den Dicotyledonen weite Verbreitung, von den Annonaceen und Cistifloren (allerdings mehr bei den stärker abgeleiteten Ordnungen) bis zu den Sympetalen (z. B. Rubiaceen z. T.), doch sind es nur wenige Gruppen, für die er wirklich bezeichnend ist. Bei den Rosifloren spielt er eine untergeordnete Rolle; nur die Steinobstgewächse gehören weitgehend hierher. Abweichungen, namentlich im Bereich der Holzstrahlen, sind beim Bixa-Typus sehr verbreitet, sei es, daß die ursprünglich gemischt-heterogenen Holzstrah-

len durch ausschließlich einschichtige (Ebenaceen, *Salix*) oder nurmehr mehrere Zellen breite (*Corynocarpus*) ersetzt werden, daß gemischt-homogene (*Carpinus*) oder einschichtig-homogene (*Castanea*, *Populus*) an ihre Stelle treten oder die Hoftüpfel der Holzfasern durch einfache Tüpfeln verdrängt werden.

3. Ähnlich dem *Staphylea*-Typus ist auch sein Gegenstück mit einfachen Gefäßdurchbrechungen nur wenig verbreitet. Einzelnen stehende, einfach durchbrochene Gefäße im Verein mit paratrachealem Holzparenchym, gemischt-heterogenen Holzstrahlen und hofgetüpfelten Holzfasern sind sogar ausgesprochen selten: als Beispiel sei *Lonicera* genannt, doch ist in dieser Gattung das Holzparenchym sehr dürftig entwickelt. Häufiger begegnet man dieser Merkmalsverbindung mit einfach getüpfelten Holzfasern. Man kann dies als den *Pistacia*-Typus bezeichnen. Er ist bei einigen Sapindales (*Anacardiaceen*, *Hippocrateaceen*, *Sabiaceen*) verbreitet, sonst kommt er nur ganz sporadisch vor.

Einem ganz ähnlichen Muster folgen übrigens viele Leguminosen, nur sind ihre Holzstrahlen gemischt-homogen (die Holzfasern sind wie beim *Pistacia*-Typus einfach getüpfelt und nicht septiert). Sonst scheint es unter den Rosifloren keine hierher gehörigen Beispiele zu geben, jedoch unter den Polycarpicae (*Hernandiaceen*).

4. Die meisten im Zusammenhang mit dem *Pistacia*-Typus genannten Beispiele neigen gelegentlich oder auch häufiger zur Ausbildung kleiner Gefäßgruppen. Es zeigt sich hier ganz betont die Neigung, auch das letzte in seiner Entwicklung "zurückgebliebene" Merkmal auf die übrigen abzustimmen. So ergibt sich eine in jeder Hinsicht stark abgeleitete Merkmalskonstellation, ausgezeichnet durch gruppenweise angeordnete, einfach perforierte Gefäße und paratracheales Holzparenchym, sehr oft auch durch nurmehr einfach getüpfelte oder septierte Holzfasern.

Hierher zählen die meisten Angiospermen-Hölzer. Nach der Beschaffenheit von Holzstrahlen und Holzfasern lassen sich einige, zum Teil recht bezeichnende Modifikationen unterscheiden:

In Gruppen stehende Gefäße mit einfachen Durchbrechungen, paratracheales Holzparenchym und gemischt-heterogene Holzstrahlen sind weit verbreitet, namentlich bei den Cistifloren (ausgenommen die primitiveren Ordnungen), den Geraniales, Columniferen, ferner bei den Myrtifloren und den tetracyclischen Symptalen. Dabei sind die Holzfasern gewöhnlich einfach getüpfelt und

nicht septiert, was ich als den Sambucus-Typus bezeichne. Allerdings kommen bei den genannten Formenkreisen auch septierte Holzfasern vor. Trotz seiner weiten Verbreitung fehlt der Sambucus-Typus bei den Rosifloren fast ganz: nur die Pittosporaceen kommen ihm nahe, jedoch sind ihre Holzfasern septiert und auch sonst neigen sie zu verschiedenen Progressionen: das Holzparenchym ist nur schwach ausgebildet, die einreihigen Holzstrahlen treten stark zurück und bei manchen Formen sind die Holzstrahlen sogar homogen.

Durch weitgehende Unterdrückung der einreihigen Holzstrahlen zeichnen sich mehrere Polycarpicae aus, so die Aristolochiaceen, Clematis, die Lauraceen z.T., die Papaveraceen und viele Piper-Arten. Bis auf die Aristolochiaceen sind hier die Holzfasern einfach getüpfelt und meist ohne Septen. Dieser Clematis-Typus kennzeichnet außerdem die holzigen Umbelliferen und viele Araliaceen; bei den letztgenannten sind die Holzfasern im Gegensatz zu den Umbelliferen meist septiert. Überhaupt haben die Araliaceen in ihren Holzmerkmalen manches mit den Pittosporaceen gemein, worauf schon VAN TIEGHEM und SOLEREDER aufmerksam gemacht haben.

Gemischt-homogene, einfach getüpfelte und nicht septierte Holzfasern weisen den Cercis-Typus aus; vom ganz ähnlichen Pistacia-Typus unterscheidet er sich allein durch die gruppenbildenden Gefäße, doch gibt es gerade hier sehr häufig Zwischenformen. Wie dieser ist auch der Cercis-Typus namentlich bei den Leguminosen sehr verbreitet, darüber hinaus findet er sich bei den Geraniales, Sapindales, gelegentlich auch bei Cistifloren, Columniferen, Myrtifloren und selbst Tubifloren.

Viel seltener ist der Lagerstroemia-Typus mit einreihig-homogenen Holzstrahlen, einfach getüpfelten und septierten Holzfasern. Er kommt außer bei einigen Myrtifloren vor allem bei den Sapindaceen vor.

Häufigkeit und Verbreitung dieser durch Gefäßgruppen, einfache Perforierung und paratracheales Holzparenchym gekennzeichneten Holztypen ist von ihrer Entwicklungshöhe her leicht zu verstehen: abgesehen von den parenchymlosen Holzformen kann man alle übrigen Merkmalskonstellationen als Durchgangsstadien auf dem Weg zu diesem höchst abgeleiteten Zustand betrachten.

5. Zu einer Unterdrückung des Holzparenchyms kommt es bei den fortgeschrittenen Holztypen naturgemäß viel häufiger als

bei jenen mit leiterförmigen Gefäßdurchbrechungen. Als Beispiele mögen die Berberidaceen dienen, die sonst dem Clematis-Typus folgen, Buddleia, die im übrigen dem Sambucus-Typus und Punica, die sonst dem Lagerstroemia-Typus zugehören. Bei den Rosifloren ist parenchymloses Sekundärholz selten: nur die Connaraceen, sofern man sie überhaupt zu den Rosifloren rechnen will, haben meistens kein Holzparenchym mehr; bei einigen gibt es allerdings paratracheales. Ihre meist einreihigen, oft auch homogenen Markstrahlen, die einfach getüpfelten und septierten Holzfasern erinnern an den Lagerstroemia-Typus, von dem allerdings die einzeln stehenden Gefäße erheblich abweichen.

Diese Ausführungen zeigen deutlich, daß das Holz der Rosifloren keinen einheitlichen und ihm eigenen Bauplan folgt; vielmehr stimmen viele Familien und Familiengruppen der Rosifloren in ihren Holzmerkmalen weitgehend mit anderen Ordnungen überein, und diese Übereinstimmungen sind im allgemeinen viel stärker als die Beziehungen der einzelnen Rosifloren-Gruppen zueinander.

In großen Zügen lassen sich die Rosifloren auf Grund ihrer Holzstruktur in drei Teile zerlegen:

1. Die durch vorwiegend primitive Holzmerkmale, namentlich leiterförmige Gefäßdurchbrechungen ausgezeichneten Sippen fallen im wesentlichen mit ENGLERs Unterreihe Saxifragineen zusammen. Das ist die in sich am wenigsten geschlossene Gruppe der Rosifloren; umso enger schließt sie sich an die Cistifloren, die Cornales und gewisse pentacyclische Sympetalen an.

Die von ENGLER zu den Saxifragineen gestellten Pittosporaceen können auf Grund ihres Holzes nicht hierher gehören.

2. Einen einheitlichen Formenkreis bilden die Rosaceen im engeren Sinne mit den Kernobstgewächsen. Hier schließen sich auch die Steinobstgewächse an, die vielfach zu gruppenweiser Anordnung der Gefäße neigen, doch bahnt sich diese Entwicklung auch bei einigen Rosaceen an.

Die Chrysobalanaceen weichen von diesen drei Familien außer durch die einreihigen Holzstrahlen bekanntlich durch ihre eigentümlichen Verkieselungen ab, sonst spricht ihre

Holzstruktur nicht gegen eine Verwandtschaft mit den Rosa-
ceen, doch liegen Beziehungen zu Brexia ebenso nahe.

3. Die in ihren Holzmerkmalen am weitesten fortgeschrit-
tenen Rosifloren sind die Connaraceen, die Leguminosen und
die Pittosporaceen. Davon zeigen die beiden erstgenannten
Gruppen deutliche Beziehungen zu den Sapindales, die Pitto-
sporaceen zu den Araliaceen. Mit den übrigen Rosifloren
lassen sie sich kaum vergleichen.

Sekretzellen und Sekretgänge.

Abgesehen von Gerbstoff- oder Schleimführenden Zellen, die
bei vielen Familien in den parenchymatischen Geweben vorkom-
men, besitzen nur wenige Rosifloren ein spezifisches Sekretions-
system. Im wesentlichen sind das folgende drei Familien:

die Altingiaceen (Altingia und Liquidambar) mit schizogenen
Harzgängen an der Peripherie des Marks;

Myrothamnus, bei dem einzelne Epidermiszellen in harzfüh-
rende Idioblasten umgebildet sind;

und die Pittosporaceen mit schizogenen Harzgängen in der
Rinde, vor allem an der Außenseite des Phloems.

Sonst gibt es noch ganz vereinzelt Harzzellen bei einigen
Bruniaceen und in den Blättern mancher Leguminosen, interzellu-
läre Harzgänge im Holze mancher Caesalpiniaceen, sowie Schleim-
lücken im Mesophyll und Milchröhren im Holze mancher Connara-
ceen. So brauchbar diese Merkmale für die Abgrenzung einzelner
Formenkreise auch sein mögen, für den Nachweis verwandtschaft-
licher Zusammenhänge bedeuten sie wegen ihrer vielfach konver-
genten Entstehung nur wenig. Eine Ausnahme scheinen allerdings
die Pittosporaceen zu machen, denn ihre Harzgänge erinnern ganz
an die der Araliaceen, denen sie auch in ihren Holzmerkmalen
nahe kommen.

Das Blatt.

In welchem Ausmaß ganze Familien und selbst Ordnungen durch

ihre Belaubung ausgezeichnet sein können, ist hinreichend bekannt. Aber im Gegensatz zur praktischen Bedeutung der Blattmerkmale für das Wiedererkennen von Pflanzen steht eine verbreitete Hilflosigkeit in der Beurteilung ihrer Entwicklungshöhe. Deshalb sollen hier einige allgemeine Überlegungen angestellt werden.

Die nächstliegende Frage ist, ob sich die Blattformen der Angiospermen auf einen gemeinsamen Bauplan zurückführen lassen. Man wird hier seine Aufmerksamkeit zu allererst auf den Grad der Blatteilung als dem augenfälligsten Merkmal richten, doch führt diese Betrachtung kaum zum Ziel. Ob die Blattspreite einfach ist, oder ob sie sich in Teilblätter gliedert, ist zunächst ganz nebensächlich. Durchsichtiger werden die Verhältnisse, wenn man die Verzweigung der Leitbündel betrachtet, vor allem die Relation zwischen den Seitennerven 1. Ordnung und der Mittelrippe. Das führt zu der bekannten Einteilung in hand- und fiedernervige Blätter, die allerdings durch zahlreiche Übergänge miteinander verbunden sind.

Blätter mit palmater Nervatur zeichnen sich außer durch den gedrängten Ursprung mehrerer Nervenpaare 1. Ordnung am Spreitengrund durch eine Reihe weiterer Unterschiede vor den fiedernervigen aus:

1. der Blattstiel ist gewöhnlich verlängert und nicht selten gliedert er sich von der Spreite durch ein Trenngewebe ab.

2. die Zahl der Nervenpaare 1. Ordnung ist im allgemeinen ziemlich niedrig, und zwar nimmt sie in dem Maß ab, als die Seitennerven einen zunehmend größeren Teil der Spreite versorgen. Die Funktion des Medianus wird hier von den Seitennerven weitgehend übernommen.

3. sehr oft kommt es zu einem erheblichen Abstand zwischen dem am Spreitengrund ausweigenden Seitennerven und dem nächstoberen Nervenpaar (1. Ordnung), das vielfach erst in der Mitte der Spreite aus dem Medianus entspringt.

4. von den am Spreitengrund handförmig auseinanderlaufenden Seitennerven ist das oberste Paar am besten entwickelt, viel kräftiger als die proximal davon gelegenen und als jene, die weiter oben aus dem Mittelnerv entspringen. Dieses dominierende Nervenpaar kann in seiner Ausbildung dem Medianus nahe kommen oder ihn sogar übertreffen. In diesem

Fall neigen die proximalen Seitennerven dazu, am Grund ein Stück weit mit dem geförderten Nervenpaar zu verwachsen, wodurch fußförmige Blattnervatur zustande kommt. Solche kenne ich nur von krautigen Pflanzen.

Bis auf die fußförmige Nervatur, die wohl allgemein mit einer entsprechenden Teilung der Spreite verbunden ist, kehren alle aufgeführten Eigenarten an ungeteilten, gelappten und zusammengesetzten Blättern gleichermaßen wieder.

Diese Beobachtungen lassen sich erst richtig deuten, wenn man sich daran erinnert, daß ja das Blatt im wesentlichen ein modifizierter Sproß ist und deshalb die nämlichen Abwandlungen erfahren kann wie dieser. Demnach hat es durchaus seine Berechtigung, wie von der Sproßachse auch von einer Blattachse zu sprechen, worunter Blattstiel und Medianus oder die Rhachis zu verstehen sind. Und wie ein ursprünglicher, wenig differenzierter Sproß viele gleichartige Strukturen wiederholt, geschieht dies auch beim primitiven, fiedernervigen Blatt.

Häufig kommt es am Sproß zu einem regelmäßigen Wechsel gestauchter und gestreckter Abschnitte. Das führt zu rosettiger oder bei rhythmischer Wiederholung zu quirlicher Raffung der Blätter. Stets sind bei rosettig gestauchter Sproßachse die zusammengedrängten Blätter gegenüber den einzeln stehenden gefördert. Ist nun das Blatt tatsächlich mit einem Sproß zu vergleichen, dann kann es nicht überraschen, daß sich der besonders für die Rosettenpflanzen und Schopfbäume bezeichnende Wechsel gestauchter und elongierter Achsenabschnitte auf ganz ähnliche Weise am Blatt äußert: der Bevorzugung der Rosettenblätter entspricht hier die der zusammengerückten Seitennerven.

Einige Autoren halten die palmaten Blätter für ursprünglicher als die fiedernervigen, weil sie in frühtertiären und kretazischen Ablagerungen häufiger sind als heute. Dieser paläontologische Befund ist an sich ganz wahrscheinlich, nicht aber die daran geknüpfte Folgerung. Man darf nämlich nicht übersehen, daß handnervige Blätter so gut wie die fiedernervigen verkleinert, rückgebildet werden können. Das führt schließlich zu einem nahezu ungeteilten Blatt, das seine Herkunft oft nicht mehr sicher erkennen läßt und von einem unvoreingenommenen Betrachter leicht für ein ungeteiltes, fiedernerviges Blatt gehalten wird.

Hiefür bietet die Gattung *Saxifraga* ein sehr anschauliches Beispiel. Da gibt es alle Übergänge vom gutgegliederten Blatt

mit Stiel und stets mehr oder weniger deutlich handnerviger Spreite (z. B. *S. punctata* und *rotundifolia*) bis zum fast ungegliederten, stiellosen Blatt, wie es etwa den Kalk-inkrustierten Arten allgemein zukommt. Eine entsprechende Reduktion hat sich in den verschiedensten Gattungen und Familien wiederholt; eine statistische Erfassung von Blatttypen wird dadurch stark erschwert und das Abnehmen der handnervigen Blätter seit dem Tertiär dürfte wenigstens zum Teil damit zusammenhängen.

Überträgt man diese Vorstellungen auf die Rosifloren, dann zeigt sich, daß sowohl bei den Saxifragineen ENGLERs, als auch bei den Rosaceen im weiteren Sinn, die als ursprünglich angenommene pinnate Nervatur zugunsten der palmaten zurücktritt. Eine konvergente Entwicklung kennzeichnet übrigens die abgeleiteten Ordnungen der Polycarpicae.

Wie man auf Grund der oben angedeuteten Zusammenhänge erwarten muß, sind handnervige Blätter bei Rosettenstauden und Schopfbäumen besonders häufig, nur werden bei den Rosifloren die wahren Verhältnisse durch Reduktionen oftmals verschleiert.

Indessen gibt es auch Holzgewächse mit handnerviger Belaubung (Beispiele aus den Rosifloren sind *Crataegus*, *Liquidambar*, *Physocarpus*, *Platanus*, *Ribes* u. a. m.), doch ist bei den Gehölzen die Fiedernervatur entschieden häufiger und in einigen Familien, wie bei den Chrysobalanaceen, Escalloniaceen und Pittosporaceen ausschließlich und in reinster Ausprägung anzutreffen.

Gefiederte Blätter gibt es allenthalben bei den Rosaceen (*Hagenia*, *Rubus idaeus*) und Kernobstgewächsen (*Sorbus* z. T.), doch lassen sich diese ungezwungen aus einfachen, fiedernervigen entstanden denken, zumal ja solche bei den genannten Familien verbreitet sind.

Nicht so eindeutig liegt der Fall mit den Connaraceen, Leguminosen und wohl auch Cunoniaceen; bei diesen gibt es neben den dominierenden Fiederblättern und den deutlich daraus hervorgegangenen Fingerblättern nur spärlich einfache Blätter, die, wenigstens was die Leguminosen angeht, stets einem abgewandelten Fiederblatte entsprechen. Hier läßt sich die Entstehung der zusammengesetzten Blätter nicht wie bei den vorhin erwähnten Beispielen im status nascendi verfolgen: viel eher scheinen diese Familien ihre gefiederten Blätter schon von ihren Vorfahren übernommen zu haben. Das erinnert, ebenso wie die gelegentliche blattartige Verbreitung der Rhachis-Internodien (z. B. bei *Weinmannia*-

Arten, Inga, Lathyrus) viel eher an gewisse Sapindales als an die übrigen Rosifloren.

Außer in Anordnung und Verlauf der Leitbündel, die hier nur unter einem einzigen Gesichtspunkt betrachtet werden sollen, variieren die Blätter der Rosifloren ganz auffällig in ihrer Stellung. Dabei kommt es namentlich auf den Gegensatz zwischen spiraliger und gegenständiger Beblätterung an, einen Gegensatz, den zu verstehen man sich schon lange vergeblich bemüht hat.

Opponierete Blätter finden sich nur bei Pflanzen mit zweikeimblättrigen Embryonen, bei diesen allerdings in weitester Verbreitung, nur bei den Cycadeen nicht. Gegenständige Belaubung, so gut wie dikotyle Keimlinge kennt man von Gymnospermen (Agathis, Cupressus, Gnetum) und selbst bei Selaginella ist diese Merkmalsverknüpfung die Regel. Bei den Angiospermen fehlt gegenständige Beblätterung grundsätzlich bei den Monocotyledonen und auch jenen Dicotyledonen, die zur Unterdrückung eines Keimblattes neigen (Cyclamen, Ficaria u. a.).

Unter diesem Gesichtspunkt erscheint die opponierte Blattstellung in einem neuen Licht: gegenständig beblätterte Sproßverbände sind nach der Vorlage des Embryos aufgebaut. Gegenständige Beblätterung nenne ich deshalb einen embryonalen Charakter, eine Neotenie, gewissermaßen eine Larvenform. Als solche ist sie aber nur scheinbar primitiv, in Wahrheit stellt sie einen hohen Ableitungsgrad dar. Dieser kann von ganz verschiedenen Entwicklungslinien erreicht werden, solange nur die Grundbedingung gegeben ist, also die Samenpflanzen an ihrem ursprünglich dikotylen Embryo festhalten und am Blatt keine Veränderungen eintreten, die von sich aus den Übergang zur opponierten Stellung ausschließen, wie das zum Beispiel bei stengelumfassenden Blattbasen der Fall ist.

Die Rosifloren sind in ihrer Blattstellung ursprünglich geblieben. Nur die Cunoniaceen, Philadelphaceen und Myrothamnaceen haben ganz oder vorwiegend gegenständige Blätter. Sonst ist diese Art der Belaubung selten. Es gibt sie bei manchen Saxifraga-Arten, häufiger bei den Crassulaceen, namentlich den afrikanischen, bei der Rosacee Rhodotypus, den Primärblättern von Prunus und ganz vereinzelt bei den Papilionaceen.

Wenig beachtet, aber kaum ganz zufällig, ist die Verbreitung sklerenchymatischer Idioblasten im Mesophyll. Bekanntlich sind diese bei den Cistifloren weit verbreitet (Caryocaraceen, Flacourtiaceen, Guttiferen, Marcgraviaceen, Theaceen u. a.), kommen auch bei den Rhizophoraceen und einigen (andern) Myrtifloren vor, während sie bei den Rosifloren beinahe vollständig fehlen. Die einzige Ausnahme machen die Hamamelidaceen, deren Sklerenchym-Idioblasten an die vieler Cistifloren erinnern.

Die Haare.

Zum Nachweis verwandtschaftlicher Zusammenhänge empfiehlt es sich, auch die Trichome zu berücksichtigen, obgleich es in kaum einem anderen Bereich der Morphologie oder Anatomie so schwierig ist, zu einem zuverlässigen Urteil über die Entwicklungshöhe der Merkmale zu kommen.

Jedenfalls sprechen große Bedenken gegen die von vielen Autoren vertretene Meinung, die einzelligen Haare stünden am Anfang der Entwicklung und die mehrzelligen nichtdrüsigen und schließlich die Drüsenhaare seien daraus hervorgegangen. Gewiß gibt es, wie auch HUMMEL und STAESCHE ausführen, bei den Polycarpicae Familien mit ganz oder überwiegend einzelligen Haaren, wie die Ranunculaceen und Lauraceen, nur sind das mit die abgeleiteten Vertreter der Polycarpicae. Bei den in vielen anderen Merkmalen primitiveren Magnoliaceen, Eupteleaceen und Seerosen treten die einzelligen Haare stark zurück oder fehlen überhaupt, wie bei den Annonaceen und Himantandraceen. Bei diesen Familien sind einfache, einzellreihige Haare und Sternhaare verbreitet. Drüsenhaare scheint es bei jenen Polycarpicae, die im Parenchym Sekretzellen führen, kaum zu geben (bis auf die Hernandiaceen), bei den übrigen kommen gelegentlich (einzellreihige) Köpfchenhaare und (mehrzellreihige) Drüsen vor. Das läßt sich schwer im Sinne einer einzigen, adaptiv veränderten Ausgangsform deuten.

Die Haare der Rosifloren sind oft einzellig. Nichtdrüsige, einzellreihige Haare, wie sie bei den meisten freikronblättrigen Dicotyledonen und auch den baumförmigen Polycarpicae häufig sind, treten stark zurück. Es gibt sie fast nur bei den

Platanen, wo sie verzweigt sind und einzellige Haare überhaupt fehlen;

häufig bei den Saxifragaceen

und vor allem bei den Connaraceen, den ganzen Leguminosen und den Pittosporaceen.

Namentlich bei den Connaraceen und Leguminosen weicht die Endzelle in ihrer Gestalt häufig von den übrigen Zellen des Haares ab, und nicht selten ist sie in ein oder zwei wagrechte Arme ausgezogen. Ähnlich sind die Haare mancher Kalanchoë-Arten, die eine sternförmige Endzelle tragen. Dagegen sind die Sternhaare der Deutzien einzellig. Malpighische Haare, das heißt einzellige mit ein oder zwei wagrecht abstehenden Armen kennt man außerdem von Pittosporaceen, Connaraceen, manchen Caesalpiniaceen und Papilionaceen (z. B. Astragalus). Sie stellen vielleicht bis auf die Endzelle verkürzte einzellreihige Haare vor, das heißt einzellreihige Haare, die ihren Schaft verloren haben. Den Pittosporaceen und den meisten Papilionaceen fehlen einzellige Haare ganz.

Das gilt übrigens auch für die meisten Hamamelidaceen. Sie führen gewöhnlich (mehrzellige) Sternhaare. Solche sind bei den übrigen Rosifloren wenig verbreitet, nur bei einigen Cunoniaceen, Rosaceen und einer Gattung der Mimosaceen gibt es sie noch. Das sternhaarige Indument der Hamamelidaceen ist wegen der gleichen Behaarung der Styracaceen und einer Clethra-Art, das gelegentliche Vorkommen von Sternhaaren bei den Cunoniaceen wegen der weiten Verbreitung solcher Haare bei den äußerlich oft zum Verwechseln ähnlichen Sapindales von einigem Gewicht.

Es bleiben noch die schildförmigen Drüsen von *Bergenia*, *Ribes* und manchen Escalloniaceen zu erwähnen. Abgesehen vom insectivoren *Cephalotus* gibt es unter den Rosifloren nichts Vergleichbares, sehr ähnlich sind aber die Drüsenschuppen der *Betulaceen* und entsprechende Trichome bei den *Cannabinaceen*. Diese Schilddrüsen lassen sich wohl durchwegs auf mehrzellreihige Zotten zurückführen, zumal solche bei verwandten Gattungen und Arten vorkommen und auch sonst sehr viel weiter verbreitet sind.

Das Andrözeum.

Obwohl schon 1946 CORNER auf die gegensätzliche Entwicklungsfolge der Staubblätter in verschiedenen polyandrischen Andrözeen aufmerksam gemacht hat, und einige neuere Autoren auf dieses Merkmal auch Wert legen, hat es doch immer noch nicht die Beachtung gefunden, die ihm zusteht. Vor allem wird übersehen, daß es einen unmittelbaren Zusammenhang zwischen Entwicklungsfolge und Anordnung der Staubblätter gibt.

Am ursprünglichsten unter den Andrözeen der heute bekannten Angiospermen sind die polyandrischen, deren Staubblätter sich von außen nach innen fortschreitend entwickeln und in der gleichen Richtung verstäuben. Solche Andrözeen sind manchmal noch spiralig gebaut, häufiger sind allerdings Wirtel. Beispiele hierfür gibt es reichlich bei den Polycarpiceae (mit den Papavera-ceen), den Helobiae, den Rosaceen nebst Kern- und Steinobstgewächsen, den Mimosaceen und Myrtifloren (namentlich Myrtaceen und Punicaceen).

Man wird nicht fehl gehen, wenn man das entgegengesetzte Verhalten der Staubblätter, das Verstäuben von innen nach außen, für ein abgeleitetes Merkmal hält. Andrözeen, die sich zentrifugal entfalten, sind wohl ganz auf die Dicotyledonen beschränkt und auch hier gibt es sie nur in einigen wenigen, aber ungemein vielgestaltigen und formenreichen Entwicklungslinien: das sind die Cistifloren (also die Guttiferales und Parietales sowie die Capparidaceen), die Columniferen, die Centrospermen, die zu den Rosifloren gerechneten Philadelphaceen ¹⁾ und schließlich die wenigstens von den älteren Autoren zu den Myrtifloren gestellten Lecythidaceen. Im allgemeinen schließt sich demnach zentripetales und zentrifugales Verstäuben der Antheren aus, nur bei den Rosifloren und Myrtifloren gehen benachbarte Familien entgegengesetzte Wege. Das ist auch bei den Rhoadales der Fall, worunter seit BARTLING die Papaveraceen, Capparidaceen und Cruciferen verstanden werden, doch hat die Zerlegung dieser unnatürlichen Gruppe im oben angedeuteten Sinne kaum noch eine weitere Diskussion nötig.

¹⁾ In welcher Folge die Antheren der polyandrischen Cunoniaceen verstäuben, ist mir nicht bekannt.

Recht wichtig ist die Tatsache, daß bei sämtlichen Gruppen mit zentrifugal verstäubenden, polyandrischen Andrözeen allenthalben Obdiplostemonie vorkommt, niemals dagegen bei den Familien und Ordnungen, die ausschließlich die zentripetale Verstäubung kennen. Vermutlich ist das obdiplostemone Andrözeum ein Sonderfall des polyandrisch-zentrifugalen, doch fehlt es an Beobachtungen hierüber.

Beispiele für Obdiplostemonie gibt es in folgenden Gruppen, die alle auch polyandrische Formen enthalten:

Cistifloren: Strasburgeria, Visnea, Myricaria u. a. m. ;

Columniferen: z. B. Corchorus siliquosus;

Centrospermen: Caryophyllaceen;

Rosifloren: Crassulaceen, Saxifragaceen, Connaraceen, Cunoniaceen;

Myrtifloren: Combretaceen, Onagraceen, Rhizophoraceen; außerdem kann man hier die Elaeagnaceen erwähnen.

Ganz und gar fehlen obdiplostemone Andrözeen bei den Polycarpicae und Helobiae, und innerhalb der Rosifloren gibt es bei den Rosaceen, den Kern- und Steinobstgewächsen und den Leguminosen keinerlei Obdiplostemonie. Dagegen ist sie bei den Geraniales, Sapindales und Ericales und noch einigen anderen Formenkreisen, von denen es keine polyandrischen Vertreter gibt, sehr verbreitet und auch andere Merkmale sprechen für nahe Zusammenhänge dieser Gruppen mit den Cistifloren und den obdiplostemonen Rosifloren.

Der Fruchtknoten.

Die meisten Rosifloren haben apokarpe Fruchtknoten und neigen häufig zu Perigynie. Es ist nicht erwiesen, ob die Zahl der Karpelle ursprünglich groß und unbestimmt ist oder ob man sich die vielkarpellaten Rosifloren von Formen abgeleitet denken soll, die ein mit Kelch und Krone gleichzähliges Gynäzeum besitzen. Bemerkenswert ist immerhin, daß vielblättrige Fruchtknoten bei den Rosifloren im wesentlichen ¹⁾ auf einige sonst

1) vielzählige Gynäzeen kommen außerdem bei Archidendron (Mimosaceen) vor.

recht abgeleitete Gattungen einer einzigen Familie, der Rosaceen im engeren Sinne, beschränkt sind und gerade die ursprünglichsten Vertreter dieser Familie und der Rosifloren ganz allgemein, iso- und oligomere Fruchtknoten besitzen.

Es besteht ein wichtiger, aber wenig beachteter Zusammenhang zwischen der Verwachsung der Fruchtblätter und der Verringerung ihrer Zahl. Er äußert sich darin, daß es in rein apokarpen Fruchtknoten vielfach zur Reduktion der Karpelle bis auf eines kommen kann, wogegen bei einem auch nur schwach zöno- karpen Fruchtknoten die Reduktion im allgemeinen beim tri- oder noch häufiger beim dimeren Gynäzeum stehen bleibt und allenfalls zu einem pseudomonomen Fruchtknoten führt. Diese Gesetzmäßigkeit gilt übrigens nicht bloß für die Rosifloren, vielmehr läßt sie sich ebenso gut bei allen anderen Angiospermengruppen nachweisen.

Als Beispiele für rein apokarpe Rosifloren mit verminderter Karpellzahl sei nur an die Steinobstgewächse und Leguminosen erinnert; ihnen stehen die mehr oder weniger stark zöno- karpen, durchwegs zwei- oder mehrzähligen Fruchtknoten der Escalloniaceen, Hamamelidaceen, Saxifragaceen und vieler anderer gegenüber. Ausnahmen von dieser Regel sind selten, es scheint sie allerdings zu geben (so die Bruniacee *Berzelia*).

Die Tendenz zum Verwachsen ergreift bei manchen zöno- karpen Rosifloren auch die Stylodien, doch beschränken sich diese Griffelbildungen auf einige ausgesprochen entomophile Gruppen, mit ansehnlicher, gelegentlich auch trichterförmiger Blumenkrone (Escalloniaceen, Pittosporaceen, *Philadelphus*); auch bei *Ribes*, dessen Blütenbecher häufig nach Art einer Korolle röhrig verlängert und bunt gefärbt ist, gibt es echte Griffel. Dagegen unterbleibt die Verwachsung der Stylodien, wenn die Kronblätter verkümmern und die Blumenkrone als Schauapparat entfällt, wie das bei manchen Cunoniaceen, den Hamamelidaceen, bei *Hydrangea*, *Myrothamnus* u. a. der Fall ist. Noch auffälliger als bei den Rosifloren wird diese Beziehung zwischen verrinderter Griffelbildung (Choristylie) und Windblütigkeit bei den Ericales, denn sämtliche Familien dieser Ordnung besitzen echte Griffel, nur die Empetraceen führen freie Stylodien.

Die Früchte.

Die Früchte der Rosifloren sind im einfachsten Falle freie Balgkapseln, die bei der Reife an der Bauchnaht aufspringen. So verhalten sich einige Rosaceen (z. B. Spiraea), die meisten Crassulaceen, Saxifragaceen, Connaraceen und Cunoniaceen sowie Hydrangea.

Unter den mehr zönokarpen Familien herrschen fachspaltige Kapselfrüchte vor. Unabhängig von der Verwachsung der Karpelle spielen bekanntlich Beeren und Steinfrüchte bei den Rosifloren eine wichtige Rolle. Regelrechte Beeren sind dabei nicht gerade häufig und fast ganz auf Gattungen mit unterständigem Fruchtknoten beschränkt (Dichroa, Phyllonoma, Polyosma, Ribes), nur Abrophyllum mit oberständigem Ovar macht davon eine Ausnahme. Umgekehrt sind Steinfrüchte bei oberständigem Fruchtknoten häufiger (Brexia, die Chrysobalanaceen, die Gattung Rubus und die Steinobstgewächse, sowie die Cunoniacee Schizomeria); die einzige "Rosiflore" mit Steinfrüchten und unterständigem Fruchtknoten wäre Corokia, doch steht diese Gattung auch wegen anderen Merkmalen richtiger bei den Cornaceen.

Diese zunächst ganz einfachen Verhältnisse erleiden einige bedeutende Abwandlungen. Vor allem muß überraschen, daß in einigen Familien selbst weitgehend syn- und auch parakarpe Fruchtknoten ganz regelmäßig an den Karpellspitzen entlang der oft nur noch angedeuteten Bauchnaht aufreissen, also trotz fortgeschrittener Zönokarpie an der ursprünglichen Öffnungsweise festhalten. Das ist namentlich bei den Saxifragaceen und besonders schön am Milzkraut zu erkennen.

Das Gegenteil dazu verkörpern die Leguminosen. Ihre suturiziden und zugleich fachspaltigen Hülsen beweisen, daß die lokulizide Öffnungsweise keineswegs durch Zönokarpie induziert wird oder überhaupt damit zusammenzuhängen braucht.

Fachspaltiges Aufspringen der Früchte ist bei den Rosifloren, wie auch den übrigen Angiospermen, viel häufiger als scheidewandspaltiges, doch fehlt auch das nicht ganz. Septizide Kapseln gibt es, wenigstens angenähert, bei folgenden Rosifloren:

Cunoniaceen (neben Balgfrüchten),

Escalloniaceen (neben fachspaltigen Kapseln und Beeren),

Francoaceen (ausschließlich),

Hamamelidaceen,

Philadelphaceen

und einer Gattung der Pittosporaceen, also nur in Familien, die zur Unterreihe Saxifragineae ENGLERs gehören.

Es gibt also bei den Rosifloren, und ebenso bei den übrigen Angiospermen, ausgedehnte Verwandtschaftskreise, denen wandspaltige Kapseln oder, was davon abgeleitet ist, septifrage Spaltfrüchte insgesamt abgehen; umgekehrt kommen fach- und scheidewandspaltige (oder septifrage) Früchte in der Regel bei nahe miteinander verwandten Familien vor.

Das kann soweit führen, daß sich die Früchte sowohl septi- wie lokulizid öffnen, wie es für die Hamamelidaceen, für Philadelphus und die Pittosporaceen Marianthus bezeichnend ist. Außerhalb der Rosifloren sind die Euphorbien gut bekannte Beispiele für diese Öffnungsweise.

Einem ungemein vielfältigen Fruchtbau begegnet man bei den Philadelphaceen. Neben synkarpen Balgkapseln (Hydrangea) finden sich fachspaltige (Cardiandra), scheidewand- und fachspaltige (Philadelphus) und rein wandspaltige Kapseln (Deutzia); dazu kommt noch die Gattung Whipplea mit septifragen Spaltfrüchten, die es sonst bei den Rosifloren nicht gibt, recht häufig aber bei den Geraniales und Sapindales.

Die Samenanlagen und Samen.

Im Bau der Samenanlagen bestehen bei den Rosifloren erhebliche Unstimmigkeiten, namentlich bei den Saxifragineen, aber nicht nur bei diesen. Darauf haben seit VAN DER ELST (1909) einige Autoren aufmerksam gemacht, so daß hier eine knappe Zusammenfassung genügt.

Die Samenanlagen der Rosifloren sind im allgemeinen
anotrop und apotrop,
bitegmisch
und krassinuzellat.

Es überwiegt also eine ganz primitive Merkmalsverbindung. Allerdings kommen in allen 4 Punkten Abweichungen oder richtiger

Progressionen vor.

1. bei den Hamamelidaceen gibt es Gattungen mit anatropen Samenanlagen wie auch solche mit atropen; die Samenanlagen der Platanen sind hemianatrop bis atrop, die der Connaraceen vorwiegend atrop. Im Gegensatz dazu haben die Leguminosen eine Tendenz zu Kampylotropie, ein Merkmal, das von den übrigen Rosifloren nicht bekannt ist, aber beispielsweise bei den Sapindaceen sehr verbreitet ist.

2. nach ihrer Orientierung im Fruchtknoten sind die anatropen Samenanlagen entweder apo- oder epitrop; im ersten Falle liegen die Samenanlagen dem Funiculus auf seiner abaxialen, im zweiten auf seiner adaxialen Seite an. Darüber hinaus können sie im Fruchtknoten hängen oder aufsteigen, was besonders bei wenigsamigen Fruchtknoten häufig ist, oder sie stehen ungefähr wagrecht, vor allem wenn sie sehr zahlreich sind. Während Apo- und Epitropie meist scharf getrennt sind, ist die weitere Orientierung der Samenanlagen im Fruchtknoten oft sehr plastisch.

Bei den Rosifloren sind apotrope Samenanlagen sehr verbreitet, epitrope sind viel seltener. Regelmäßig gibt es wohl nur bei den Leguminosen Epitropie, doch scheinen in dieser Ordnung auch apotrope Samenanlagen vorzukommen. Dieser Widerspruch braucht nicht zu überraschen, gibt es doch bei den Sapindaceen, die auch sonst vielfach mit den Leguminosen übereinstimmen, ebenfalls apo- und epitrope Samenanlagen in einer Familie (epitrope bei den anomospermen Sapindaceen).

3. die Integumente werden nicht selten auf eines vermindert, und zwar durch Verschmelzung wie auch durch Unterdrückung des inneren. Wenigstens die Rosaceen (im engeren Sinne) scheinen beide Wege zu gehen.

Unitegmisch sind die Samenanlagen der Bruniaceen, Escalloniaceen, Philadelphaceen und Pittosporaceen, außerdem von Lepuropetalon und einem Teil der Rosaceen, Kernobstgewächse (nur Chamaemeles und Raphiolepis), Caesalpiniaceen und Papilionaceen.

4. Die Verringerung oder Verschmelzung der Integumente ist oft mit einer Reduktion des Nuzellus verbunden. Tenuinuzellate Samenanlagen haben die Escalloniaceen, Philadelphaceen und Pittosporaceen, vielleicht auch die Bruniaceen und Lepuropetalon. Einen dünn-schichtigen Nuzellus, jedoch zwei Integumente, besitzen Brexia und Parnassia. Diese seltsame Merkmalsverbindung kommt auch bei Drosera und (angenähert) bei Hypericum vor, was

mit Rücksicht auf *Parnassia* bemerkenswert ist.

Die Unterdrückung des Nuzellus ist bei den Rosifloren wieder ganz auf einige Saxifragineen beschränkt.

Die mit zunehmender Entwicklungshöhe fortschreitende Verkümmerung des Endosperms und die schrittweise Umgestaltung der Keimblätter zu Speicherorganen gehören zu den am besten bekannten Progressionen der Rosifloren, allerdings unter Ausschluß der Saxifragineen, denn diese führen in ihren Samen gewöhnlich ein wohlentwickeltes Nährgewebe und einen kleinen oder sehr kleinen Embryo in der Längsachse. In dieser Unterreihe kommt es nur bei vielen Crassulaceen und der kapensischen Gattung *Montinia* regelmäßig zum Verlust des Endosperms. Andererseits gibt es unter den Rosaceen (z. B. *Rhodotypus*) und Leguminosen, namentlich den *Caesalpiniaceen*, einige Gattungen, die in diesem Merkmal konservativ sind.

Das Nährgewebe der Rosifloren entsteht, wie bei den meisten Dicotyledonen, nukleär, auch in den Familien, die im reifen Samen keines mehr erkennen lassen. Nur in der Unterreihe Saxifragineae gibt es Ausnahmen: bei den Crassulaceen, *Philadelphaceen* und Saxifragaceen sowie den Gattungen *Penthorum* und *Ribes* bildet es sich zellulär oder helobial. Zu den rein krautigen Formen mit nukleärer Endospermbildung gehören *Francoa* und *Parnassia*.

Ein wenigstens ebenso wichtiges Merkmal ist das Vorkommen von Stärke in den Samen. Das ist im allgemeinen nicht häufig, aber für einige Familien und sogar Ordnungen sehr bezeichnend.

Unter den Rosifloren gibt es nur bei den Connaraceen und Leguminosen Gattungen mit stärkeführenden Samen, und zwar sind es hier stets die Embryonen, in denen die Stärke gelagert wird, nie das Nährgewebe, auch dort nicht, wo sich Reste eines solchen erhalten haben. Diese Merkmalskonstellation kehrt bei vielen Sapindales wieder, außerdem bei gewissen Myrtifloren. Hier finden sich stärkehaltige Embryonen bei den *Lecythidaceen*, *Melastomataceen*, *Myrtaceen* und bei *Trapa*, denen das Endosperm im reifen Samen überhaupt abgeht, sowie bei den *Rhizophoraceen*, die sich von allen echten Myrtifloren durch den regelmäßigen Besitz von Nährgewebe unterscheiden. Daneben stehen bei den Myrtifloren auch Familien mit durchwegs stärkefreien Samen, so die endospermlosen *Lythraceen* und *Onagraceen* und die ein Nährge-

webe führenden Haloragidaceen, die allerdings besser mit der Gattung *Francoa* benachbart werden.

Nach dem Vorbild von BENTHAM und HOOKER rechnet neuerdings TACHTADTSCHAN die Droseraceen wieder zu den Rosifloren, wohl auf Grund ihrer Beziehungen zu *Parnassia*. Die Samen der Droseraceen enthalten im Endosperm Stärke, nicht aber im Embryo. Dadurch unterscheiden sie sich von denen aller Rosifloren (aber auch von denen der Sarraceniaceen), stimmen aber in diesem Merkmal mit den Nepenthaceen, Bixaceen, Cistaceen und einigen anderen abgeleiteten Cistifloren (Parietales) überein.

Die Embryobildung.

Bei den Angiospermen teilt sich die Zygote in der Regel, bei den Rosifloren ausnahmslos quer zu ihrer Längsachse in eine der Mikropyle zugekehrte, proximale und eine nach innen gerichtete, distale Zelle. Bereits mit dem zweiten Teilungsschritt ergeben sich einige einschneidende Unterschiede, und zwar teilt sich die distale Zelle, die meist den Hauptteil des Embryos, bei den Dicotyledonen zumindest den Stammscheitel und die Keimblätter liefert, entweder senkrecht zur Ebene der 1. Teilung oder parallel dazu.

Hier zeigt sich eine bestimmte Abhängigkeit zwischen dem Verhalten der distalen und der proximalen Zelle:

teilt sich nämlich die distale Zelle senkrecht zur Ebene der 1. Teilung, dann teilt sich in jedem Falle die proximale Zelle auch; entweder in der nämlichen Richtung wie die distale, also parallel zur Längsachse des Embryos, was hier als der I. Teilungsmodus bezeichnet wird, oder sie teilt sich quer zur Längsachse des Embryos und parallel zur Ebene der 1. Teilung, was dem II. Teilungsmodus entspricht.

Teilt sich aber die distale Tochterzelle der Zygote annähernd parallel zur Ebene der 1. Teilung, dann ergeben sich für das Verhalten der proximalen Zelle 3 Möglichkeiten:

entweder teilt sich die proximale Tochterzelle der Zygote parallel zur Längsachse des Embryos: das ist der III. Teilungsmodus,

oder sie teilt sich parallel zur Teilungsebene der distalen Zelle und somit parallel zur Ebene der 1. Teilung: das gibt den IV. Teilungsmodus,

oder die proximale Zelle teilt sich überhaupt nicht mehr, was ich den V. Teilungsmodus nenne.

Der I. Teilungsmodus scheint selten zu sein. Ihm folgen einerseits Gattungen, bei denen die proximale Zelle einen ansehnlichen Suspensor hervorbringt und im übrigen nur wenig zum Aufbau des Embryos beiträgt; aber daneben gehören fast alle die Gattungen hierher, bei denen es keinen Suspensor gibt und somit fast alle von der Zygote abstammenden Zellen an der Bildung des Embryos teilnehmen (das ist bei den Samenpflanzen bekanntlich selten und sicher Zeichen eines hohen Ableitungsgrades).

Es sind erst wenige Beispiele von Suspensor-führenden Embryonen bekannt, die sich nach diesem I. Teilungsmodus entwickeln, und zwar handelt es sich dabei um *Magnolia*, einige *Ranunculaceen* (*Aconitum*, *Cimicifuga*) und *Dioscorea*. Ich halte diese Zusammenstellung nicht für zufällig und möchte auch die Seltenheit dieses Teilungsmodus bezweifeln, solange sich die Kenntnis von der Embryobildung der holzigen *Polycarpicae* auf ein paar Angaben über *Magnolia*, *Berberis* und ein paar *Lauraceen* beschränkt.

Auch unter den Suspensor-losen Embryonen haben die *Polycarpicae* großen Anteil. Als Beispiele sind *Ceratophyllum*, *Nelumbium*, *Nymphaea* und *Persea* zu nennen. Dazu gesellen sich aber einige Formenkreise, die mit den *Polycarpicae* nichts zu schaffen haben, wie *Acacia*, die *Proteaceen* und *Thymelaeaceen* nebst einigen *Monocotyledonen* (z. B. *Commelinaceen* und *Eriocaulon*).

Weitaus häufiger ist der II. Teilungsmodus, der bei mehr als der Hälfte aller Angiospermen verwirklicht ist. Zu seinen bestbekannten Beispielen gehört *Myosurus*. Hier geht aus der proximalen Tochterzelle der Zygote im wesentlichen ein vielzelliger Suspensor hervor, in dem sich neben transversalen auch vertikale Zellwände bilden.

Daran erinnern nach dem Befund von LEBEGUE auch einige *Rosaceen* (z. B. *Rubus*) sowie *Malus* und *Prunus*: auch hier bleibt den Abkömmlingen der proximalen Zelle die (ursprüngliche) Po-

tenz zu Längs- und Querteilungen erhalten. Im Gegensatz zu Myosurus und den anderen Ranunculaceen nimmt aber bei den Rosaceen die proximale Zelle wesentlich am Aufbau des Embryos teil.

Das als Praktikumsobjekt berühmte Hirtentäschel stimmt darin mit Myosurus überein, als auch bei ihm die Abkömmlinge der proximalen Zelle zum größten Teil im Suspensor aufgehen, doch sind die Cruciferen insofern stärker abgeleitet, als ihr Suspensor gewöhnlich aus einem einreihigen Zellfaden besteht und somit durch ausschließlich transversale Teilungen entsteht. Wie die Cruciferen verhalten sich einige Leguminosen und sehr viele andere Dicotyledonen (Onagraceen, Resedaceen usw.).

Der III. Teilungsmodus ist recht ungewöhnlich und nur von wenigen Gattungen (Chrysosplenium, Myriophyllum, Pisum und andere Viciae, Pirola, Rafflesia) bekannt; sie sind durchwegs stark abgeleitet und haben kaum etwas miteinander zu tun. Bei einigen teilen sich die Abkömmlinge der proximalen Zelle nicht weiter, sondern schwellen blasenförmig an und bilden einen gewaltigen, zweizelligen Suspensor. Gewöhnlich geht hier nicht nur der ganze Embryo aus der distalen Zelle hervor, vielmehr gliedert diese gegen den proximalen Pol hin meist zusätzliche Suspensorzellen ab, die aber stets klein bleiben.

Recht häufig ist der IV. Teilungsmodus. Ihm folgen beispielsweise die Cistaceen, Linaceen, Papaveraceen (aber nicht die Fumariaceen), die meisten Saxifragaceen und Umbelliferen, einige Centrospermen-Familien und viele Sympetale. Wie beim II. Teilungsmodus kann auch hier die zunächst hintangehaltene Fähigkeit zu vertikalen Zellteilungen auch bei den Abkömmlingen der proximalen Tochterzelle der Zygote wieder zum Vorschein kommen; namentlich bei vielen Saxifragaceen ist das der Fall. Sonst besteht beim IV. Teilungsmodus der Suspensor nur aus einer Zellreihe, das heißt, den Deszendenten der proximalen Zelle geht die Fähigkeit zu vertikalen Teilungen weitgehend verloren.

Auch der V. Teilungsmodus ist ziemlich verbreitet, zumal bei den stärker fortgeschrittenen Ordnungen. Als Beispiele sind die Crassulaceen und Fumariaceen zu nennen, die meisten Centrospermen, die Helobiae und einige andere Monocotyledonen. Die proximale Tochterzelle der Zygote, die sich hier nicht mehr zu teilen vermag, schwillt vielfach blasig an oder verlängert sich in einen Schlauch und gewöhnlich gliedert die distale Zelle weitere Suspensorzellen ab.

Aus dieser Übersicht lassen sich trotz aller Wissenslücken einige gesetzmäßige Zusammenhänge ablesen, die ich für sehr bedeutsam halte und als die 3 Regeln der angiospermen Embryobildung bezeichne. Der kritische Punkt ist naturgemäß die Frage nach dem ursprünglichen Verhalten. Solange die im Verdacht größter Primitivität stehenden Familien so mangelhaft erforscht sind, läßt sich diese Frage nicht präzise beantworten, doch geben die unter dem I. Teilungsmodus aufgeführten Beispiele einen Fingerzeig und auch bei den übrigen Teilungsmodi (besonders dem II. und IV.) setzen bei den im allgemeinen minder spezialisierten Familien die vertikalen Teilungen früher und ausgiebiger ein als bei den stärker abgeleiteten. Man kann deshalb festhalten:

Bei den primitiveren Angiospermen besteht von Anfang an ein Gleichgewicht zwischen Quer- und Längsteilungen im Embryo, und zwar bekundet sich das schon mit dem 2. oder 3. Teilungsschritt, auch an den Abkömmlingen der proximalen Tochterzelle der Zygote. Mit zunehmendem Ableitungsgrad verzögern sich am distalen Pol die vertikalen Teilungen, während sie am proximalen vielfach ganz unterbleiben. Das ist die 1. Regel der angiospermen Embryobildung.

Wie aus den Beispielen für den I. Teilungsmodus weiter hervorgeht, gibt es Gattungen und Familien, denen ein Suspensor ganz abgeht. Es wird hier also die proximale Zelle im wesentlichen zum Bau des Embryos mitverwendet.

Die 2. Regel besagt nun, daß diese Progression nur möglich ist, wenn die proximale Tochterzelle der Zygote in ihrer Entwicklungsfähigkeit noch ganz labil und unspezialisiert ist. Deshalb tritt bei den suspensorlosen Embryonen, obgleich sie stark abgeleitet sind und eine weitere Progression in dieser Richtung kaum vorstellbar ist, bei ihnen das primitive Merkmal vertikaler Zellteilungen so stark hervor.

Eine 3. Regel bekundet sich bei vielen abgeleiteten Familien: hier wird die antagonistische Differenzierung in die Suspensor- und die eigentliche Embryoinitiale zunehmend weiter vorverlegt, bis ins 2-Zellstadium, und dadurch verliert die proximale Tochterzelle der Zygote (oder ihre unmittelbaren Deszendenten) die Fähigkeit zu weiterer Teilung überhaupt. Dafür bildet die distale Zelle nicht bloß den ganzen Embryo, sondern oft noch zusätzliche Suspensorzellen. So verhalten sich nur Embryonen, bei denen gemäß der 1. Regel die vertikalen Teilungen am distalen Pol erst verspätet einsetzen.

Dank den Arbeiten von SOUEGES und LEBEGUE gehören die Rosifloren embryologisch zu den bestuntersuchten Angiospermen. Nur über die holzigen "Saxifragineen" ist noch zu wenig bekannt, was die Auswertung der Befunde stört. Auf Grund ihrer Embryobildung kann man die Rosifloren in 3 Gruppen unterteilen:

Die eine entspricht im wesentlichen der Unterreihe Saxifragineae ENGLERS, einschließlich der Platanen. Die Saxifragineen folgen insgesamt dem III. bis V. Teilungsmodus, bilden also ihre Embryonen nach ganz ähnlichen und miteinander verzahnten Mustern. Von den nur in Stichproben bekannten holzigen Familien folgen die Grossulariaceen mit Sicherheit dem IV. Teilungsmodus, was nach SHOEMAKER bzw. BRETZLER auch für Hamamelis und Platanus anzunehmen ist; von den krautigen Familien schließen sich die Crassulaceen nebst Penthorum dem V. Teilungsmodus an, die Saxifragaceen zumeist dem IV., seltener dem III. oder V. Soweit darüber Nachrichten vorliegen, hat bei all diesen Familien die proximale Tochterzelle der Zygote nur einen ganz geringen Anteil am Aufbau des eigentlichen Embryos. Bildet sich ein vielzelliger Suspensor, dann wird dieser oft, aber nicht ohne Ausnahme, mehrzellreihig.

Die Saxifragineen sind demnach embryologisch recht abgeleitet; nur das Vorkommen vertikaler Teilungen im Suspensor stellt noch einen altertümlichen Zug dar. Von diesem einheitlichen Verhalten ist mir nur eine Ausnahme bekannt geworden: Parnassia, die dem II. Teilungsmodus folgt, der bei den übrigen Rosifloren vorherrscht.

Bei den Rosaceen, den Kern- und Steinobstgewächsen ist ein anderer Teilungsmodus überhaupt nicht bekannt, bei den Leguminosen, deren Embryobildung große Unterschiede zeigt, kommt neben dem II. Teilungsmodus mitunter auch der I., III. und V. vor, die zwei letzten wohl nur bei den Papilionaceen. Während aber bei den Leguminosen, sofern sie einen Suspensor besitzen, die Abkömmlinge der proximalen Tochterzelle der Zygote zum Großteil im Suspensor aufgehen, nehmen sie bei den Rosaceen und ihren nächsten Verwandten weitgehend am Aufbau des eigentlichen Embryos teil. Dadurch entfernen sie sich von allen übrigen Rosifloren und erinnern vielmehr an die Moraceen und Urticaceen.

Im Suspensor der Leguminosen kommt es meistens zu Quer- und Längsteilungen, doch gibt es auch Gattungen mit einem ein-

zellreihigen Suspensor. Diese Ordnung ist embryologisch schlecht charakterisiert, sie stimmt in manchem mit den Ranunculaceen, vielen Geraniales, Sapindales und anderen überein. Mit den Saxifragineen lassen sich dagegen Actinidia, die Cistaceen, Diapensia, Drosera, die Epacridaceen, Garrya, Hypericum z. T., Myriophyllum, Pirola, Styrax, ein Teil der Araliaceen und die ganzen Umbelliferen vergleichen. Die in diesem Zusammenhang besonders wichtigen Clethraceen, Cornaceen und Escalloniaceen sind leider nicht untersucht.

Zweiter Teil.

Die hier zusammengetragenen Beobachtungen rechtfertigen den eingangs ausgesprochenen Zweifel an der gemeinsamen Herkunft der Rosifloren. Sieht man vorerst einmal von einigen isolierten und zumeist nicht genauer untersuchten Familien ab, dann zerfallen die Rosifloren in drei scharf voneinander abgegrenzte Einheiten:

eine davon deckt sich im wesentlichen mit der Unterreihe Saxifragineae ENGLERS,

eine zweite umfaßt die Rosaceen sowie die Kern- und Steinobstgewächse

und eine dritte Gruppe bilden die Leguminosen.

1. Die Familiengruppe, die den Saxifragineen entspricht, zeichnet sich folgendermaßen vor den übrigen Rosifloren aus:

Die Blüten sind gewöhnlich strahlig, ausnahmsweise schräg-zygomorph. Das Andrözeum ist vorwiegend obdiplostemon, gelegentlich polyandrisch; in beiden Fällen verstäubt es zentrifugal. Eine Ausnahme macht Deutzia mit diplostemonem und zentripetal aufblühendem Andrözeum. Nicht selten wird der epipetale Staubblattkreis staminodial, manchmal fehlt er ganz.

Die ursprünglich freien Karpelle neigen allenthalben zum Verwachsen; bisweilen gibt es parakarpe Fruchtknoten. Scheidewandspaltige oder scheidewand- und zugleich fachspaltige Kapseln sind verbreitet. Der Nuzellus neigt gelegentlich zum

Verkümmern, wogegen der Embryo im allgemeinen primitiv bleibt. Das Endosperm entsteht nukleär oder zellulär, manchmal auch helobial. Im reifen Samen ist es zumeist reichlich enthalten und wie auch der Embryo stets ohne Stärke.

Im Gegensatz zu den übrigen Rosifloren ist gegenständige Belaubung häufig. Das Holz ist recht ursprünglich, vielfach folgt es dem Cornus-Typus oder stimmt zumindest durch leiterförmige Gefäßdurchbrechungen damit überein; solche können sogar bei krautigen Formen noch vorkommen (Penthorum).

Die embryologischen Besonderheiten dieser Gruppe habe ich auf S. 29 beschrieben.

Mit den übrigen Rosifloren sind die Saxifragineen einzig durch die keineswegs durchgreifende Neigung zu Peri- und Epigynie verbunden. Umso enger schließen sie sich an die Cistifloren an, vor allem an deren primitivere Ordnungen, sowie an die Cornaceen und manche pentazyklische Sympetalen; mit diesen sind die Saxifragineen durch eben die Merkmale verbunden, die sie vom Rest der Rosifloren trennen, ganz abgesehen von der Peri- und Epigynie, die auch den älteren Cistifloren nicht ganz fehlt (Dipterocarpaceen, Flacourtiaceen, besonders Bembicia, Theaceen; Anneslea und Visnea).

Abgesehen von den schon genannten Übereinstimmungen im Bau des Andrözeums wiederholt sich bei den Cistifloren ganz entsprechend der Übergang vom apokarpen zum syn- und schließlich parakarpen Fruchtknoten, der noch freie Stylodien oder wie auch bei manchen Saxifragineen einen echten Griffel trägt. In beiden Gruppen geht die Verwachsung der Fruchtblätter vielfach mit einer Verminderung ihrer Zahl einher, freilich mit dem Unterschied, daß die vorwiegend oberständigen Fruchtknoten der Cistifloren mit Vorzug trimer, die der Saxifragineen häufig dimer sind, doch gibt es hier wie dort Ausnahmen (z. B. Lophira mit zweizähligem, viele Deutzia-Arten mit dreizähligem Ovar). Septicide oder septifrage Früchte sind auch bei vielen Cistifloren häufig oder die Regel, so bei Bonnetia, den Clusiaceen, Hypericaceen und Ochnaceen; Franklinia, eine Theacee, erinnert durch die scheidewand- und zugleich flachspaltigen Kapseln an Hamamelis. Tenuinuzellate Samenanlagen gibt es, wenigstens angedeutet, auch bei Hypericum und durchgehend bei den mit den Cistifloren nahe verwandten Ericales. Zelluläre Endospermbildung scheint es zwar bei den Cistifloren nicht zu geben, sofern man nicht

Actinidia dazu rechnen will, aber bei den Ericales ist sie die Regel. Dazu kommt ein in beiden Gruppen weitgehend übereinstimmend gebautes Holz. Die Embryobildung der älteren Cistifloren ist allerdings unbekannt.

Zum kleineren Teil mögen die den Cistifloren und Saxifragineen gemeinsamen Merkmale ihre Ursache in der relativen Ursprünglichkeit beider Gruppen haben; die wesentlichen Übereinstimmungen lassen sich damit nicht erklären. Das vermag nur die Annahme, die Saxifragineen seien aus Cistifloren-artigen Vorfahren hervorgegangen, allerdings kaum als ein in sich geschlossener Formenkreis, vielmehr als ein Bündel mehr oder weniger konvergenter Entwicklungslinien; darauf weisen die großen Unterschiede zwischen den einzelnen Saxifragineen-Familien hin. Gleichen Ursprung muß man übrigens auch für die Aquifoliaceen, Cornaceen, Diapensiaceen, die Ericales und Styracales annehmen, die mit den Saxifragineen eng verzahnt und zum Teil davon nicht abzutrennen sind.

Diese netzförmigen Verwandtschaftsverhältnisse erschweren die Gliederung der betreffenden Familiengruppe erheblich. Es stehen dafür verschiedene Wege offen:

Der nächstliegende ist, die Unterreihe Saxifragineen mit geringen Korrekturen beizubehalten und im Rang einer eigenen Ordnung den übrigen Cistifloren anzureihen. Dagegen wäre nicht viel einzuwenden, ließe sich die so gewonnene Einheit wenigstens einigermaßen von den Aquifoliaceen, Cornaceen und den Styracales abgrenzen. Aber diese Unterschiede reichen bestenfalls zur Trennung von Familien, keineswegs von Ordnungen hin. Das gilt besonders für die allgemein überbewertete Verwachsung der Kronblätter, die es auch bei den Saxifragineen gibt, am ausgiebigsten bei den Crassulaceen. Allerdings scheinen sich Sympetalie und der Besitz eines freien Blütenbechers auszuschließen, wahrscheinlich weil es die alternative Verwirklichung ein und derselben Anlage ist.

Wollte man aber die Aquifoliaceen, Cornaceen, Styracaceen u. a. Familien mit den Saxifragineen in einer Ordnung vereinigen, dann lösen sich die ohnehin schwachen Unterschiede gegenüber den anderen Cistifloren-Ordnungen vollkommen auf.

Nicht minder bedenklich ist der von J. HUTCHINSON eingeschlagene Weg, dem mit kleineren Änderungen auch TACHTADTSCHAN gefolgt ist. Beide Autoren verteilen die Saxifragineen ENGLERs auf

die drei Ordnungen Cunoniales, Hamamelidales und Saxifragales. Davon umfassen die zwei erstgenannten im wesentlichen holzige, die Saxifragales nur krautige Formen. Den gegen die Kategorien der klassischen Systematik erhobenen Einwand, sie opferten einem einzigen Schlüsselmerkmal viele wenigstens ebenso zuverlässig erkannte Beziehungen, muß man auch hier wiederholen. Deshalb ist es kein Wunder, wenn die Cunoniales und Saxifragales im Sinne HUTCHINSONs und TACHTADSCHANs kaum homogener sind als die Saxifragineen in ihrer ursprünglichen Fassung. Zumindest der Übergang zur krautigen Habitusform hat bei den verschiedensten, von den Cistifloren, oder, stärker eingengt, den Saxifragineen ausstrahlenden Entwicklungslinien stattgefunden.

Auch die Zerlegung der holzigen Saxifragineen in die mehr entomophilen Cunoniales und die zu Windblütigkeit neigenden Hamamelidales steht auf schwachen Füßen, denn diese Tendenz, die gewöhnlich mit einer Verkleinerung der Blüte, mit Bereicherung der Blütenstände, gelegentlich mit Apetalie und meist beharrlichem Festhalten an freien Stylodien verbunden ist, kehrt allenthalben bei Gattungen wieder, die unter die Cunoniales gerechnet werden (*Hydrangea*, *Itea*, *Ribes*, vor allem manche Cunoniaceen wie *Callicoma* und *Pancheria*). Dazu kommt die Heterogenität der Hamamelidales, die beide Autoren zwar verschieden begrenzen, doch immer unter Einfluß recht unverwandter Familien.

Diesen Schwierigkeiten versucht der folgende Entwurf gerecht zu werden. Zwar steckt auch er noch voller Unvollkommenheiten, zumal einige wichtige Gruppen nur oberflächlich erforscht sind; dennoch erlaubt das bisher Bekannte eine Gliederung der Saxifragineen und ihrer Verwandten in einige durchaus natürliche und in sich gut geschlossene Ordnungen.

Davon ist die Ordnung Cornales die formenreichste.

Ihre Merkmale: Holzgewächse mit vorwiegend leiterförmig durchbrochenen Gefäßen und apotrachealem, seltener paratrachealem Holzparenchym; gelegentlich auch krautige Pflanzen und dann die Gefäßdurchbrechungen meist einfach und ohne Holzparenchym.

Blätter abwechselnd oder häufiger gegenständig, ungeteilt oder selten gelappt, fieder- bis schwach handnervig, ohne oder höchstens mit ganz unscheinbaren und hinfälligen Nebenblättern.

Blüten epi- oder hypogyn, ohne freien Blütenbecher, gelegentlich synsepal oder sympetal oder beides, bisweilen ohne Kronblätter. Andrözeum polyandrisch und dann zentrifugal verstäubend, obdiplostemon oder haplostemon und dann mit der Krone abwechselnd, nur bei *Deutzia* diplostemon. Antheren mit introrsen oder seitlichen Längsrissen aufspringend. Pollen einzeln, zweikernig, nur bei *Carpodetus* in Tetraden. Häufig mit intrastaminalem Diskus, vor allem bei den haplostemonen Gattungen. Fruchtknoten der Blütenhülle isomer oder nur 2- bis 3-zählig, syn- oder parakarp, mit freien Styloiden oder häufiger mit echtem Griffel.

Samenanlagen ama- und apotrop, zahlreich oder nur einzeln an jeder Plazenta, und dann gewöhnlich hängend; nur mit einem Integument, selten mit zweien. Die Embryosack-Mutterzelle geht meist unmittelbar aus der primären Archisporozelle hervor (also keine Deckzelle). Nuzellus meist dünn. Das Endosperm bildet sich zellulär und ist im reifen Samen stets reichlich vorhanden.

Der Embryo entsteht, soweit bekannt, nach dem IV. Teilungsmodus. Im reifen Samen ist er meist klein, gerade und wie das Nährgewebe stärkefrei.

Früchte: vielsamige Beeren oder loculicide oder (und) septicide Kapseln; oder wenigsamig und dann fast immer Steinfrüchte. Samen ohne Arillus.

Zu dieser Ordnung rechne ich folgende Familien:

Philadelphaceen
Styracaceen
Symplocaceen
Escalloniaceen
Diapensiaceen
Aquifoliaceen
und Cornaceen.

Die Philadelphaceen gehören auf Grund ihres Blütenbaus und ihrer meist vielsamigen Früchte zu den primitivsten, nach ihren Holzmerkmalen (häufig paratracheales Holzparenchym) zu den abgeleiteten Familien der Ordnung. Ihnen stehen die schwach sympetalen Styracaceen und Symplocaceen recht nahe, allerdings ist von ihnen die Bildungsweise des Nährgewebes nicht bekannt. Der Embryo entsteht, wenigstens bei den Styracaceen, nach dem

IV. Teilungsmodus. Außer durch die verwachsenen Kronblätter weichen beide Familien durch die abwechselnde Blattstellung und die Verringerung der Samenzahl von den Philadelphaceen ab.

Die Escalloniaceen können nur unter Vorbehalt hier einge-
reicht werden, solange weder die Entstehung des Nährgewebes
noch die des Embryos untersucht ist. Ihre nahe Verwandtschaft
mit den Philadelphaceen und Cornaceen ist aber kaum zweifel-
haft. Die unter anderem durch Nebenblätter ausgezeichneten
Gattungen *Brexia* und *Itea* müssen aus dieser Familie und wohl
auch Ordnung ausgeschlossen werden. Vielleicht gehört *Itea* in
die nähere Verwandtschaft der Hamamelidaceen, während *Brexia*
zu wenig bekannt ist, als daß sie sich einer bestimmten Ordnung
zuweisen ließe.

Sehr genau sind dagegen die Diapensiaceen untersucht. Sie
entsprechen in allen Stücken dem für die Ordnung geforderten
Verhalten, nur haben sie, im Zusammenhang mit ihrer gestauch-
ten Achse, meist handnervige Blätter und einfache Gefäßdurch-
brechungen.

Die Aquifoliaceen fügen sich bis auf ihre sehr vergänglichen
Nebenblatt-Rudimente (und die Embryobildung, die nicht bekannt
ist) so vollkommen in die Cornales ein, daß man sie nicht davon
ausschließen kann. Sie stehen wahrscheinlich in einer ähnlichen
Relation zu den verhältnismäßig ursprünglichen Escalloniaceen
wie die Cornaceen, von denen sie sich fast nur durch die vorwie-
gend abwechselnden Blätter, den oberständigen, mit der Blüten-
hülle isomeren Fruchtknoten und das Fehlen eines Diskus unter-
scheiden. Diese Merkmale sind aber gerade bei den Escallonia-
ceen verbreitet.

Durch ihren Blütenbau und ihre Früchte weisen sich die
Cornaceen als eine sehr abgeleitete Familie ihrer Ordnung aus,
nach ihrem Sekundärholz gehören sie neben den Escalloniaceen
zu den altertümlichsten. Die Cornaceen sind hier auf die Gattun-
gen mit apotropen Samenanlagen beschränkt; über jene mit epi-
tropen fehlt es weitgehend an geeigneten Beobachtungen. Es ist
möglich, daß sie zum Teil stärker modifizierte Seitenäste der
Cornales darstellen, wie die windblütige Gattung *Garrya*; viel-
leicht bestehen auch Beziehungen zu den durch epitrope Samen-
anlagen ausgezeichneten Araliales, die auch sonst von den Cornales
durch ihre vorwiegend handnervigen Blätter und das damit ver-
bundene häufige Vorkommen von Rosettenstauden und Schopfbäu-
men, den stark ausgeweiteten Blattgrund, die dreikernigen Pol-

len und die nukleäre Entstehung des Endosperms durchgreifend getrennt sind.

Mit den Cornales stimmt in den meisten Merkmalen die Ordnung Ericales überein.

Auch sie umfaßt vorwiegend Holzgewächse, häufig mit leiterförmigen Gefäßdurchbrechungen und apotrachealem Holzparenchym. Ein besonders ursprüngliches Sekundärholz haben die Clethraceen, die hierin ganz dem Cornus-Typus folgen.

Die Blätter sind durchwegs ungeteilt und meist fieder-nervig, doch kommt es auch zu handnervigen oder unvollständig gegliederten und dann oft parallelnervigen Blättern. Wie bei den allermeisten Cornales fehlen Nebenblätter gänzlich.

Die Blüten sind gewöhnlich hypogyn, gelegentlich epigyn, ohne freien Blütenbecher, aber vielfach synsepal und sym-petal. Kronblättlose Blüten gibt es, wenn überhaupt, höchstens bei den Empetraceen. Andrözeum obdiplostemon oder haplostemon und dann mit den Petalen abwechselnd. Die Antheren öffnen sich gelegentlich durch introrse Längsrisse (z. B. Epacridaceen), häufiger durch apikale Poren, die durch Verkürzung der Längsrisse entstanden sind. Der Pollen ist zweikernig und bleibt häufig in Tetraden verbunden (einzelne Pollenkörner haben die Clethraceen, Monotropa, sowie ein Teil der Epacridaceen und Ericaceen). Ein intrastaminaler Diskus ist häufig. Fruchtknoten meist mit der Blütenhülle isomer oder dreizählig, selten mehr als 5- oder nur 2-zählig; synkarp, mit echtem Griffel, nur bei den windblütigen Empetraceen mit freien Stylodien.

Samenanlagen ana- und apotrop, zahlreich oder zu wenigen, stets unitegmisch, ohne Deckzelle (also wie bei den meisten Cornales) und mit dünnem Nuzellus. Das Endosperm entsteht zellulär und ist auch im reifen Samen reichlich vorhanden.

Embryobildung nach dem II. (Monotropa), III. oder IV. Teilungsmodus. Im reifen Samen ist der Embryo meist sehr klein; Stärke fehlt ihm so gut wie dem Nährgewebe.

Früchte wie bei den Cornales. Kein Arillus.

Keines der angeführten Merkmale erlaubt eine durchgreifende Trennung von den Cornales. Das ermöglicht höchstens die Bildung von Endosperm-Haustorien, die bei allen bisher untersuchten Ericales nachgewiesen sind, auch den Empetraceen, während sie bei den Cornales zu fehlen scheinen. Allerdings sind hierüber planmäßige Nachforschungen vonnöten.

Die Zugehörigkeit der Clethraceen, Empetraceen, Epacridaceen, Ericaceen, Grubbiaceen, Monotropaceen und Pyrolaceen zu dieser Ordnung steht außer Zweifel. Wahrscheinlich gehören auch die Cyrillaceen dazu, doch ist bei ihnen nichts über Endosperm-Haustorien bekannt. Gleiches gilt von Actinidia und Saurauia, die aber durch ihre polyandrischen Andrözeen und freien Stylodien von den eigentlichen Ericales abweichen und vielleicht verdienten, in eine eigene Ordnung gestellt zu werden, die zwischen den Dilleniales und Ericales vermittelt. Zu einem endgültigen Urteil reichen die bisherigen Untersuchungen nicht aus.

Beziehungen zu den Cornales zeigt auch die Ordnung Saxifragales, jedoch ist die Verwandtschaft der beiden Familiengruppen nicht allzu nahe.

Holzgewächse mit leiterförmigen Gefäßperforationen kommen noch vor, doch wird das Holzparenchym vielfach unterdrückt; viel zahlreicher sind allerdings die krautigen Gattungen.

Blätter abwechselnd, gegenständig oder zu wenigen quirlig, gelegentlich noch fiedernervig (dann meist gelappt oder zusammengesetzt), häufiger handnervig, einfach, gelappt oder zusammengesetzt, oft auch phyllodienartig vereinfacht. Mitunter sind Nebenblätter vorhanden.

Blüten hypo- bis epigyn, manchmal mit einem freien Blütenbecher, gelegentlich auch synsepal und sympetal, seltener ohne Krone. Das Andrözeum bleibt weitgehend obdiplostemon, doch fällt manchmal der vor den Petalen, selten der vor den Kelchblättern stehende Staubblattkreis aus. Antheren und Pollen wie bei den Cornales. Nicht selten mit intrastaminalem Diskus.

Fruchtknoten mit der Blütenhülle isomer oder auf 2 bis 3 Karpelle vermindert, rein apokarp bis syn- oder parakarp, aber gewöhnlich mit freien Stylodien.

Samenanlagen ana- und apotrop, meist zahlreich, stets

mit beiden Integumenten. Die primäre Archesporozelle teilt sich durch eine perikline Wand in die Deckzelle und die Embryosack-Mutterzelle. Der Nuzellus ist kräftig. Das Endosperm bildet sich zellulär oder helobial, im Samen ist es reichlich vorhanden, nur bei den Crassulaceen wird es meist vorzeitig aufgezehrt.

Der Embryo ist demnach gewöhnlich klein; er bildet sich nach dem III. bis V. Teilungsmodus und ist im reifen Samen wie das Nährgewebe ohne Stärke.

Die Früchte sind Beeren (*Ribes*) oder an der Bauchnaht aufreissende Bälge, sowohl bei den apo- wie den zönokarpen Gattungen, bei denen sich freilich die Karpelle nur kurz unter der Spitze öffnen. Zu den Ausnahmen gehören die quer aufreissenden Fruchtblätter von *Greenovia* und *Penthorum*. Kein Arillus.

Zu den Saxifragales rechne ich zunächst nur die holzigen Grossulariaceen, sowie die krautigen Familien Crassulaceen, Penthoraceen und Saxifragaceen. Wahrscheinlich gehören auch *Cephalotus* und *Gunnera* in diese Ordnung, doch ist *Cephalotus* nicht genauer bekannt. *Gunnera* steht wegen ihrer Blattform und Nervatur, den pfriemlichen Stylodien, dem Besitz einer Deckzelle, den bitegmischen, krassinuzellaten Samenanlagen, ihrer zellulären Endospermbildung und dem winzigen Embryo besser bei den Saxifragales als bei den Haloragidales, wenngleich gerade diese Ordnungen nahe miteinander und mit den Araliales verwandt sind. Der einzige wesentliche Unterschied zwischen *Gunnera* und den Saxifragaceen liegt in den Steinfrüchten dieser Gattung.

Die Haloragidales weichen von den Saxifragales vor allem durch ihre vorwiegend fiedernervigen Blätter, den dreikernigen Pollen, die nukleäre Endospermbildung und ihre Früchte ab, die bei der Reife geschlossen bleiben oder septifrag in einsamige Teilfrüchte zerfallen; bis auf die Blattnervatur kehren diese Merkmale übrigens bei den Araliales wieder.

Hierher gehören vielleicht nur die Haloragidaceen, allerdings ohne *Gunnera* und ohne *Hippuris*; der Anschluß der letztgenannten Gattung ist nach wie vor obskur. Dagegen halte ich Beziehungen zwischen den Haloragidaceen und den Francoaceen für wahrscheinlich. Freilich ist diese kleine, chilenische Familie, deren zwei Gattungen gewöhnlich in die Saxifragaceen einbezogen werden, nur oberflächlich bekannt und von den überwiegend

australischen Haloragidaceen auch durch einige schwerwiegende Merkmale verschieden, so daß es sich nicht empfiehlt, beide Familien voreilig in einer Ordnung zu vereinigen.

Von einer bemerkenswerten Verwandtschaft der Haloragidales mit den Myrtifloren konnte ich mich nicht überzeugen. Ohne Ausnahme haben die Myrtifloren ungeteilte Blätter, sogar die im Wasser lebenden Gattungen; häufig ist intraxyläres Phloëm, in der Regel führen sie einen echten Griffel (nur bei einer Gattung der Rhizophoraceen gibt es noch Stylodien), die Samen besitzen kein Endosperm (ausgenommen die der Rhizophoraceen), vielfach enthält der Embryo Stärke, während septizide oder septifrage Früchte fehlen. Auch ist bisher von keiner Myrtiflore dreikerniger Pollen bekannt geworden.

Die Pittosporaceen lassen sich kaum mit einer anderen Familie der Saxifragineen vergleichen; viel eher mit den Araliales, doch reichen die gemeinsamen Merkmale nicht aus, sie diesen einzuverleiben. Sie verdienen durchaus den Rang einer selbständigen Ordnung.

Es sind Gehölze mit einfach durchbrochenen Gefäßen, schwach ausgebildetem, paratrachealem Holzparenchym und schizogenen Harzkanälen in der Rinde.

Die ungeteilten, streng fiedernervigen Blätter stehen spiralig. Nebenblätter fehlen.

Die Blüten sind hypogyn, ohne freien Blütenbecher, gelegentlich synsepal und sympetal. Die Staubblätter sind in der Zahl der Kronblätter vorhanden und wechseln damit ab. Die Antheren öffnen sich mit introrsen Längsspalten oder mit apikalen Poren; eine Konnektivspitze fehlt. Pollen einzeln, dreikernig. Fruchtknoten 2-, seltener 3- oder 5-zählig, syn- oder viel häufiger parakarp, stets mit echtem Griffel.

Samenanlagen ana- und apotrop, meist zahlreich, unitegmisch. Eine Deckzelle wird nicht abgegeben. Nuzellus dünn. Das Endosperm entsteht nukleär und ist im Samen reichlich vorhanden.

Embryo gewöhnlich sehr klein; Bildungsweise unbekannt; wie das Endosperm ohne Stärke.

Früchte: lokulizide Kapseln. Samen ohne Arillus.

Die Pittosporaceen sind wahrscheinlich nicht die einzige Familie ihrer Ordnung; es dürften auch die Byblidaceen dazu gehören, obgleich sie durch ihren krautigen Wuchs, die stark vereinfachten, Stieldrüsen tragenden und in der Jugend schneckenförmig eingerollten Blätter von den Pittosporaceen abweichen. Auch fehlen den Byblidaceen die für alle Pittosporaceen bezeichnenden rindenständigen Harzgänge, ein Merkmal, das stark an die Araliales erinnert. Im übrigen haben beide Ordnungen die Tendenz zu unitegmischen und tenuinuzellaten Samenanlagen, häufiges Fehlen der Deckzelle, die gleiche Art, das Endosperm zu bilden sowie den dreikernigen Pollen gemeinsam.

Es bleibt noch die Ordnung Hamamelidales zu besprechen.

Sie umfaßt ausnahmslos Gehölze mit meist leiterförmig durchbrochenen Gefäßen und stets apotrachealem Holzparenchym.

Die Blätter stehen abwechselnd, sind fiedernervig und ungeteilt oder handnervig und dann häufig gelappt. Stipeln sind stets vorhanden.

Die Blüten sind hypo- bis epigyn, bei manchen Gattungen gibt es einen freien Blütenbecher; im übrigen sind Sepalen und Petalen frei, doch kommt es mit zunehmender Anpassung an Windbestäubung zu kronblattlosen und sogar ganz unbehüllten Blüten. Das Andrözeum ist gelegentlich polyandrisch, häufiger "schwach obdiplostemon", d. h. der epipetale Wirtel ist zwar vorhanden, aber unfruchtbar, zu Staminodien verkümmert, und nur der mit den Kronblättern abwechselnde bleibt fertil; oder der epipetale Wirtel fehlt ganz und das Andrözeum ist haplostemon. Die Antheren öffnen sich intrors mit Längsrissen und gewöhnlich ist das Konnektiv über die Theken hinaus in eine deutliche Spitze verlängert, was es bei den Cornales, Ericales, Saxifragales usw. nirgends gibt. Pollen einzeln (man vergleiche aber *Myrothamnus*) und zweikernig. Mitunter Andeutungen eines intrastaminalen Diskus. Fruchtknoten mit der Blütenhülle isomer oder viel häufiger 2-zählig, schwach synkarp bis parakarp, nur bei *Platanus* sind die Karpelle ganz frei. Stylodien meist lang pfriemlich, niemals in einen Griffel verwachsen.

Samenanlagen ana- und apotrop, gewöhnlich einzeln oder zu zweien an jeder Plazenta, selten zu mehreren, immer

hängend; mit 2 Integumenten, stets mit einer Deckzelle und kräftigem Nuzellus. Das Endosperm entsteht nukleär, im reifen Samen ist es oft nicht besonders reichlich.

Der Embryo folgt dem IV. Teilungsmodus; meist füllt er den Samen seiner Länge nach aus; er ist stärkefrei wie das Endosperm.

Die Früchte sind Kapseln, die sich scheidewandspaltig oder scheidewand- und fachspaltig öffnen, nur die Platanen haben apokarpe Nüsschen. Arillusbildungen sind nicht bekannt.

Zu den Hamamelidales gehören mit Sicherheit die Altingiaceen (mit Liquidambar). Hamamelidaceen und Platanaceen. Die Gattung *Rhodoleia* (ohne Nebenblätter und mit epitropen Samenanlagen) sollte davon ausgeschlossen bleiben, ebenso die *Bruniaceen*; diese sind durch unitegmische Samenanlagen und einen reduzierten Nuzellus ausgezeichnet, und wahrscheinlich war VAN TIEGHEM im Recht, als er diese Familie mit den *Cornaceen* verglich. Zu einem endgültigen Urteil fehlt die Kenntnis der Endospermbildung. Aus diesem Grunde bleibt auch die Zugehörigkeit von *Itea* und *Myrothamnus* unsicher. Beide Gattungen besitzen Nebenblätter und eine vorspringende Konnektivspitze: das spricht für eine Verwandtschaft mit den Hamamelidales. *Itea* fällt allerdings durch ihre biporaten Pollen, die zahlreichen, schräg aufsteigenden Samenanlagen und den (freilich nur kurzen) Griffel aus der Reihe, *Myrothamnus* durch die opponierten Blätter, Pollentetraden und die flächig verbreiterten Stylodien, doch wäre das, wenn nicht weitere Unstimmigkeiten dazu kommen, kein Grund, die *Iteaceen* und *Myrothamnaceen* von dieser Ordnung auszuschließen.

Ganz zweifelhaft ist die Stellung der *Cunoniaceen* und der damit eng verbundenen *Eucryphiaceen*. Sie weichen beide von den Hamamelidales durch die streng gegenständigen, meist unpaar gefiederten Blätter ab, die *Eucryphiaceen* außerdem durch den Mangel eines Konnektivspitzchens. Solange sie nicht genauer untersucht sind, sollte man sie keiner bestimmten Ordnung zuweisen.

2. Eine weitere, deutlich umrissene Familiengruppe der Rosifloren sind die *Rosaceen* mit den Kern- und Steinobstgewächsen. Ihre nahe Verwandtschaft gilt seit langem als gesichert.

Sie besitzen durchwegs strahlig gebaute Blüten mit vielfach wohlentwickeltem Blütenbecher, einem haplo- oder diplostemonen oder am häufigsten polyandrischen Andrözeum, das von außen nach innen verstäubt. Die Filamente sind frei und die Antheren öffnen sich durch Längsrisse auf ihrer Innenseite.

Der Fruchtknoten ist meist apokarp, doch verwachsen die Karpelle bei einigen Rosaceen miteinander und bei den Kernobstgewächsen mit dem Blütenbecher. Einige Gattungen besitzen als die einzigen Rosifloren grundständige Stylodien. Als ursprünglich muß das mit Kelch und Krone isomere Gynäzeum angenommen werden, zumal in diesem Falle die Karpelle oft noch mehrere Samen entwickeln und bei der Fruchtreife an der Bauchnaht aufspringen; sind die Fruchtblätter zahlreich, dann sind sie einsamig und bleiben bei der Reife geschlossen. Fachspaltige Kapseln sind ziemlich selten; bemerkenswert ist vor allem *Physocarpus*, denn hier öffnen sich die Karpelle suturizid und zugleich lokulizid, also im wesentlichen wie bei den Leguminosen. Im Gegensatz zu den Saxifragineen sind die Samenanlagen durchwegs krassinuzellat, dagegen wird das Endosperm gewöhnlich schon vorzeitig aufgezehrt.

Ungeteilte, fiedernervige Blätter sind verbreitet, daneben auch handnervige; beide Grundformen können zu zusammengesetzten Blättern führen. Die Spaltöffnungen sind anomozytisch, also ohne besondere Nebenzellen. Das Holz ist bis auf die einfachen Gefäßdurchbrechungen noch sehr ursprünglich und bei den drei genannten Familien sehr ähnlich.

Auch in ihrer Embryobildung stimmt diese Gruppe gut überein.

Im Gegensatz zu den Saxifragineen, die in einige recht divergente Familiengruppen zerfallen und verschiedene Berührungspunkte mit anderen Ordnungen aufweisen, bilden die Rosaceen mit den Kern- und Steinobstgewächsen eine homogene und in jeder Hinsicht gut abgegrenzte Familiengruppe, die Ordnung Rosales. Kernobstgewächse oder Mespilaceen und Steinobstgewächse oder Amygdalaceen verdienen es, als selbständige Familien unterschieden zu werden.

Über die Chrysobalanaceen und Neuradaceen liegen nur frag-

mentarische Nachrichten vor und diese sprechen eher gegen als für eine Zugehörigkeit zur Ordnung Rosales. Davon weichen die Neuradaceen durch ihren dreikernigen Pollen ab, die Chrysobalanaceen durch ihr pseudomonomeres Gynäzeum, die parazytischen Spaltöffnungen, das eigentümliche Holz und die vielfach verkiestelten Zellwände. Erwähnung verdient auch das Fehlen zyanogener Glykoside bei den Chrysobalanaceen, die bei den Amygdalaceen und Mespilaceen zumindest in den Samen stets enthalten sind und ein wesentliches Merkmal dieser Familien darstellen. Ob die Übereinstimmungen zwischen Brexia und den Chrysobalanaceen im Sinne wirklicher Verwandtschaft zu deuten ist, läßt sich derzeit noch nicht entscheiden.

So eingeeengt, sind die Rosales eine natürliche und mit keiner anderen Angiospermengruppe nahe verwandte Ordnung.

3. Einen letzten, zusammenhängenden Familienkreis der Rosifloren stellen die Mimosaceen, Caesalpiniaceen und Papilionaceen dar. Ihre nahe Verwandtschaft ist unbestritten und die aus diesen drei Familien bestehende Ordnung Leguminosae bedarf keiner Korrektur; nur Krameria sollte davon ausgeschlossen bleiben. Ihre wesentlichen Merkmale sind bekannt:

Verbreitete Neigung zu medianer Zygomorphie, oft in Verbindung mit verwachsenen Filamenten. Das Andrözeum ist diplostemon oder polyandrisch, mitunter auch haplostemon; wie bei den Rosales verstäubt es zentripetal. Gewöhnlich öffnen sich die Antheren mit inwendigen Längsrissen, seltener mit apikalen Poren. Manchmal findet sich ein intrastaminaler Diskus.

Sehr selten ist der apokarpe Fruchtknoten mehrzählig, im allgemeinen sind die Karpelle auf eins verringert. Zu einer Verwachsung der Fruchtblätter mit dem Blütenbecher kommt es nicht, zumal ein solcher nur ganz dürftig entwickelt ist oder meistens ganz fehlt. Keine basigynen Styloiden. Im Gegensatz zur Zahl der Karpelle vermindert sich die der Samenanlagen äußerst zögernd und in den meisten Trieben gar nicht. Eigenartig sind die zugleich bauchnaht- und fachspaltigen Fruchtblätter (Hülsen) der Leguminosen, daneben gibt es gelegentlich auch Bruchfrüchte, Nüsse und sehr selten Steinfrüchte. Die Ovula bleiben gewöhnlich

krassinuzellat und behalten meist beide Integumente bei, aber häufig neigen sie zu Kampylotropie. Das Endosperm ist im reifen Samen spärlich oder es wird vollständig aufgezehrt. In einigen Triben führen die Embryonen Stärke. Arillusbildungen sind wenigstens in Andeutung sehr verbreitet.

Aus dem vegetativen Bereich sind die wenigstens ursprünglich gefiederten Blätter mit häufig ganzrandigen Blättchen bemerkenswert, die weite Verbreitung von Nebenblättern, die gegenüber den Rosales viel mannigfaltigeren Haarformen und die meist komplizierteren Stomata. Nach dem Sekundärholz (S.11) gehören die Leguminosen zu den abgeleiteten Angiospermen.

Auch embryologisch unterscheiden sie sich von den anderen Rosifloren (S.29).

Ähnlich den Rosales sind die Leguminosen eine gut umschriebene Familiengruppe. Verwandtschaftliche Beziehungen zu den übrigen Ordnungen der Rosales sehe ich nicht, dagegen nähern sich die Leguminosen in mancher Hinsicht den Myrtifloren und vor allem den Sapindales. Die bemerkenswertesten Übereinstimmungen zwischen Leguminosen und Sapindales sind das Vorkommen intrastaminaler Disci, die bei den Leguminosen in Folge der vorherrschenden Polyandrie selten, bei den Sapindales umso häufiger sind; die mit Vorzug kampylotropen Samenanlagen, der weitgehende Verlust des Nährgewebes im reifen Samen, die gelegentlich Stärke-führenden Embryonen und die Verbreitung von Arillusbildungen; die gefiederten Blätter und große Ähnlichkeiten im Bau des Sekundärholzes.

In diesem Zusammenhang haben die freilich viel zu wenig untersuchten Connaraceen besonderes Gewicht. Von einigen Autoren werden sie zur Verwandtschaft der Leguminosen gerechnet, nach anderen stehen sie den Sapindales viel näher. Tatsächlich weichen sie in ihren äußeren Merkmalen (andere sind kaum bekannt) erheblich von den Leguminosen ab, namentlich durch das obdiplostemone Andrözeum (wie auch sonst bei Obdiplostemonie wird der epipetale Staubblattkreis gelegentlich staminodial), durch das häufig mit der Blütenhülle isomere Gynäzeum, die meist atropen Samenanlagen, die in den Karpellen paarweise enthalten sind, die im allgemeinen suturiziden Balgfrüchte und den Mangel von Nebenblättern. Xylotomisch, im Bau der Stomata und in ihrer Behaarung sind die Connaraceen weder von den

Leguminosen noch von den Sapindales nennenswert verschieden, nur neigen sie dazu, ihr Holzparenchym zu unterdrücken, was bei den Leguminosen nicht, bei den Sapindales höchst selten vorkommt.

Man wird kaum irrgen, sieht man sowohl in den Leguminosen wie in den Connaraceen eigenständige Entwicklungslinien, die mit den Sapindales auf eine gemeinsame Ausgangsform zurückgehen, in ihren apokarpen Fruchtknoten, die Leguminosen überdies in ihrem Andrözeum, primitiver geblieben sind, in der Entwicklungshöhe aller übrigen Merkmale aber den Sapindales nicht nachstehen. Die Connaraceen verdienen wohl den Rang einer Ordnung, die zu definieren allerdings verfrüht ist, solange ihre gametophytischen und embryologischen Merkmale insgesamt unbekannt sind.

Leguminosen und Sapindales verkörpern insofern eine antagonistische Differenzierung, als die einen neben der aktinomorphen nur die median-zygomorphe Blüte, das polyandrische oder diplostemone, selten haplostemone Andrözeum und gewöhnlich reichsamige Karpelle kennen, während bei den Sapindales neben aktinomorphen Blüten auch schräg-zygomorphe die Regel sind, neben kaplostemonen Andrözeen auch obdiplostemone, und wenig bis einsamige Karpelle weitaus überwiegen, im Verein mit sämtlichen Ableitungsschritten, die an die Verminderung der Samenzahl gebunden sind, wie der basigynen Insertion der Stylodien, pseudomonomer Fruchtknoten, sowie der Ausbildung von Stein- und anderen Schließfrüchten.

Damit habe ich gezeigt, daß sich die Rosales oder Rosifloren im Sinne BENTHAMs und HOOKERs, ENGLERs und der meisten neueren Autoren bis herauf zu TACHTADSCHAN und EMBERGER aus mehreren miteinander unverwandten Familiengruppen rekrutieren. Umso deutlicher zeichnen sich ausgeprägte Affinitäten zwischen einzelnen dieser Familiengruppen und anderen Ordnungen ab, wie man aus den vorangehenden Ausführungen entnehmen kann. Nur die Ordnung Rosales erscheint stark isoliert und läßt sich, bis auf die Chrysobalanaceen, kaum mit einem anderen Formenkreis vergleichen.

Soweit es die vorliegenden Beobachtungen erlauben, bemühte ich mich, die hierher gehörigen Familien in natürliche und, viel-

leicht etwas unter dem Einfluß der zoologischen Systematik, auf eine möglichst breite Grundlage von Merkmalen gegründete Ordnungen zusammenzufassen. Freilich bekundet sich hierbei besonders eindringlich die mangelhafte Erforschung der Angiospermen, die ihren Grund in der Geringschätzung hat, der morphologische, anatomische und embryologische Arbeiten hierzulande derzeit begegnen. Unter solchen Umständen muß der Versuch, die Verwandtschaftsverhältnisse der Blütenpflanzen aufzuhellen, weitgehend Stückwerk bleiben.

Wichtigste Literatur.

- BENTHAM, G. & J. D. HOOKER: Genera Plantarum (1862-83).
 CORNER, E. J. H. : Centrifugal Stamens. Journ. Arnold Arb. , 27: 423-437 (1946).
 EAMES, A. J. : Morphology of the Angiosperms (1961).
 EICHLER, A. W. : Blüthendiagramme 2 (1878).
 EMBERGER, L. : Les Vegetaux Vasculaires, fasc. II (1960).
 ENGLER, A. : Saxifragaceae und Cunoniaceae in ENGLER u. PRANTL, Nat. Pflanzenfam. , 2. Aufl. , 18a: 74-262 (1930).
 GILG, E. : Ochnaceae in ENGLER u. PRANTL, Nat. Pflanzenfam. , 2. Aufl. , 21:53-87 (1925).
 GREGUSS, P. : Bestimmung der mitteleuroäischen Laubhölzer und Sträucher auf xylotomischer Grundlage (1945).
 HALLIER, H. : Über die Verwandtschaftsverhältnisse bei ENGLERs Rosalen, Parietalen, Myrtifloren u. a. Ordnungen. Abh. naturw. Ver. Hamburg, 18 (1913).
 HARMS, H. : Hamamelidaceae in ENGLER u. PRANTL, Nat. Pflanzenfam. , 2. Aufl. , 18a: 303-345 (1930).
 HEGNAUER, R. : Die Verbreitung v. Blausäure bei den Cormophyten. Pharm. Weekblad, 94: 248-262 (1959).
 HUBER, B. : Grundzüge der Pflanzenanatomie (1961).

- HUMMEL, K. & K. STAESCHE: Die Verbreitung der Haartypen in den natürl. Verwandtschaftsgruppen (1962).
- HUTCHINSON, J. : The Families of Flowering Plants, 2nd ed. (1959).
- JOHANSEN, D. A. : Plant Embryology (1950).
- JUEL, H. O. : Über den Bau des Gynäceums bei Parinarium. Arkiv Bot. 14: 1-12 (1915).
- KRIBS, D. A. : Salient Lines of Structural Specialisation in the Wood Rays of Dicotyledons. Bot. Gaz. 96:547-557 (1935).
- LEBEGUE, A. : Recherches embryogéniques sur quelques dicotylédones dialypetales. Ann. Sci. Nat. (Bot.) 13:1-160(1952).
- LOESENER, TH. : Aquifoliaceae in ENGLER u. PRANTL, Nat. Pflanzenfam., 2. Aufl., 20b: 36-86 (1942).
- MAHESHWARI, P. : An Introduction to the Embryology of Angiosperms (1950).
- MAURITZON, J. : Studien über die Embryologie der Fam. Crassulaceen und Saxifragaceen (1933).
- MELCHIOR, H. : Theaceae in ENGLER u. PRANTL, Nat. Pflanzenfam., 2. Aufl., 21:109-154 (1925).
- METCALFE, C. R. & L. CHALK: Anatomy of the Dicotyledons (1950).
- NETOLITZKY, F. : Anatomie der Angiospermensamen. Handb. d. Pflanzenanatomie, herausg. v. LINSBAUER (1926).
- PACE, L. : Parnassia and some allied Genera. Bot. Gaz. 54:306-329 (1912).
- PAYER, J. B. : Traité d'organogénie comparée de la fleur (1857).
- PRITZEL, E. : Pittosporaceae in ENGLER u. PRANTL, Nat. Pflanzenfam., 2. Aufl., 18a:265-286 (1930).
- SCHNARF, K. : Embryologie der Angiospermen. Handb. d. Pflanzenanatomie, herausg. v. LINSBAUER (1927 u. 1929).
- - Vergleichende Embryologie der Angiospermen (1931).
- SCHÜRHOFF, P. N. : Über die systematische Stellung der Pittosporaceen. Beitr. Biol. d. Pfl., begr. v. COHN, 17:72-86 (1929).
- SOLEREDER, H. : Systematische Anatomie der Dicotyledonen (1899).

TAKHTAJAN, A. (TACHTADSCHAN): Die Evolution der
Angiospermen (1959).

TIPPO, O. : The Roll of Wood Anatomy in Phylogeny. Amer. Midl.
Nat. , 36:362-372 (1946).

VAN DER ELST: Bijdrage tot de Kennis van de zaadknopont-
wikkeling der Saxifragaceen (1909).

VAN TIEGHEM, PH. : Sur la structure et les affinités des
Pittosporacees. Bull. Soc. bot. France 31:383 (1884).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München](#)

Jahr/Year: 1963

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Huber Herbert

Artikel/Article: [DIE VERWANDTSCHAFTSVERHALTNISSE DER
ROSIFLOREN 1-48](#)