

Entwicklungsgeschichte der Primulaceen-Gattung *Dionysia*.

Von H. Melchior, Berlin-Dahlem.

(Hierzu Tafel III u. IV)

Ein Formenkreis, dem Prof. J. Bornmüller stets sein ganz besonderes Interesse gewidmet hat, ist die zu den Primulaceen gehörende Gattung *Dionysia*. So hat sich Bornmüller seit dem Jahre 1899 in nicht weniger als 10 Arbeiten mit dieser Gattung beschäftigt, die mit 25 Arten in Iran und den angrenzenden Gebieten beheimatet ist. Durch seine eigenen Reisen in Iran und durch die kritische Bearbeitung der Sammlungen von Stapf, Strauß und in neuester Zeit von Gauba konnte er nicht nur die beträchtliche Zahl von zehn neuen Arten auffinden, sondern er hat durch seine genauen Untersuchungen auch viele schon früher bekannte Arten klargelegt oder deren Kenntnis wesentlich vertieft. Es dürfte daher wohl angezeigt erscheinen, die vorliegende Arbeit, die vor allem die Entwicklungsgeschichte dieser interessanten Gattung zu klären versucht, dem achtzigjährigen Jubilar als Geburtstagsgabe zu widmen.

Die Gattung *Dionysia* wurde von Fenzl im Jahre 1843 aufgestellt und auf *D. odora* begründet. Schon vorher hatte Lehmann (1817) eine *Primula aretioides* beschrieben, die allerdings erst später von Boissier (1846) als *Dionysia* erkannt wurde, ebenso wie einige von Duby (1844) als *Gregoria* beschriebene Arten. Die ausgezeichnete Gattungsübersicht, die Bunge 1871 auf Grund eigener Untersuchungen veröffentlichte und in der auch die interessanten ökologischen und pflanzengeographischen Verhältnisse behandelt werden, unterscheidet schon 12 Arten, darunter 5 neue.

Die Darstellung in Boissier, *Flora Orientalis* (1879) basiert mit nur geringfügigen Änderungen auf dieser Arbeit Bunes. Vor allem durch die Tätigkeit Bornmüllers erhöhte sich dann die Artenzahl, so daß in der Bearbeitung der Gattung durch Knuth im „Pflanzenreich“ (1905) schon 20 Arten angenommen werden. Doch ist auch diese Monographie in systematischer und vor allem in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung recht unbefriedigend, da — ähnlich wie in der *Flora*

Orientalis — die Unterscheidung und Gruppierung der Arten nach rein formalen Gesichtspunkten erfolgt, die besonders interessanten allgemein morphologischen Verhältnisse hierbei aber fast vollständig außer acht gelassen werden. Auf die z. T. unhaltbaren systematischen Beziehungen, die dadurch zustande kommen, hat schon Bornmüller (1911 p. 463) hingewiesen. Untersuchungen über die Phylogenie der *Dionysia*-Arten hat Thennen (1911) angestellt, der zur Klärung dieser Frage den Gefäßbündelverlauf im Kelch zugrunde legte. Er stellte bei den von ihm untersuchten Arten, ähnlich wie bei anderen Primulacaceen-Gattungen, einen Rückbildungsvorgang der sogenannten Nebengefäßbündel des Kelches fest, mit dem eine fortschreitende Reduktion der Laubblattspreite und ein immer dichteres Zusammentreten der Laubblätter zum Polsterwuchs parallel verläuft. Thennen äußert die Ansicht, daß diese Rückbildung der Nebengefäßbündel eine fortschreitende Anpassung an xerophile Lebensbedingungen darstellt. Leider hat Thennen nur 7 *Dionysia*-Arten untersucht, so daß sich noch kein Gesamtüberblick über diese Verhältnisse ergibt. Außerdem ist es immer gewagt, derartige phylogenetische Schlüsse aus einem einzigen Merkmal zu ziehen, da solche Rückbildungsvorgänge auch nebeneinander in mehreren natürlichen Verwandtschaftsgruppen auftreten können.

Ferner hat Rauh bei seinen Studien über die Wuchstformen der Polsterpflanzen (1939 und 1940) auch die Gattung *Dionysia* in den Kreis seiner vergleichend-morphologischen Untersuchungen einbezogen. Bei der Aufstellung einer morphologischen Reihe geht er von kleinen aufrechten Kugelbüschen vom Typ der *D. revoluta* aus und zeigt, wie sukzessive Internodienbildung, Verkürzung der Jahrestriebe und dichte Beblätterung zu Hohlkugelpolstern und schließlich zu kompakten Vollkugelpolstern führen müssen (1939 p. 336 etc., p. 411). Gleich an dieser Stelle möge darauf hingewiesen werden, daß, wie wir sehen werden, diese Entwicklung im Prinzip zutrifft, daß die Dinge aber wesentlich komplizierter liegen und *D. revoluta* keine primitive Form darstellt, sondern ebenfalls als abgeleitet zu betrachten ist.

Schon seit längerer Zeit habe ich mich vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt immer wieder mit der Frage nach den Beziehungen und der Umgrenzung der mit *Primula* verwandten Gattungen beschäftigt und hierbei vor allem auch auf die Gattung *Dionysia* eingehen müssen. Die Untersuchungen über diesen Verwandtschaftskreis ergaben, daß die von Thennen und Rauh angedeuteten Reihen tatsächlich der allgemeinen Entwicklungsrichtung entsprechen. Bei Berücksichtigung möglichst vieler Merkmale zeigte es sich jedoch, daß die phylogenetische Entwicklung nicht in so einfacher Linie verlaufen sein kann, sondern daß sie sich in mehreren Parallelreihen vollzogen haben muß. Diese Verhältnisse treten gerade bei der Gattung *Dionysia* besonders klar hervor und gestatten m. E. einen guten Einblick in die verwandtschaftlichen Beziehungen ihrer Arten und in die entwicklungsgeschichtlichen Tendenzen der Artgruppen.

Umgrenzung der Gattung

Bevor auf die Progressionen eingegangen werden kann, muß die Umgrenzung der Gattung *Dionysia* klargestellt werden. Die einzige Unklarheit hierbei besteht darin, ob die drei Arten *Primula* bzw. *Dionysia Bornmülleri*, *hissarica* und *Lacei*, die nach Pax einen eigenen kleinen Verwandtschaftskreis bilden, zu *Dionysia* oder zu *Primula* zu stellen sind. Pax selbst verwies diese Arten als besondere Sektion *Dionysiopsis* in die Gattung *Primula* und bezeichnete sie als Mittelbildungen zwischen *Primula* und *Dionysia*. Bornmüller (1910) dagegen möchte sie zu *Dionysia* gestellt wissen. Und Smith and Forrest (1929 p. 46), denen wir die neueste Übersicht über die Gattung *Primula* verdanken, schließen diese Sektion ebenfalls aus der Gattung *Primula* aus und stellen sie zu *Dionysia*.

Bei der Entscheidung dieser Frage muß man sich vor Augen halten, daß offenbar feste Grenzen zwischen *Primula*, *Androsace* und den anderen Gattungen der *Primulinae* überhaupt nicht bestehen. Diese Tatsache hat schon Pax hinsichtlich der Gattungen *Primula* und *Androsace* klar ausgesprochen und einwandfrei belegt. Er vertritt daher die Anschauung (p. 64), daß es sich hier um zwei Gattungen handelt, die erst jüngeren Ursprunges sind und deren generische Charaktere sich besonders im Zentrum ihres Entwicklungsgebietes noch nicht genügend gefestigt haben, während in entfernteren Gebieten die Unterscheidung keine Schwierigkeiten bereitet. Pax wendet sich — und zwar mit Recht — gegen das Mittel, in derartigen Fällen einfach beide Gattungen in eine zu vereinigen und tritt dafür ein, daß in diesen Fällen nur eine Kombination von Merkmalen — und dies nicht immer nach ein und demselben Schema — die Trennung der Gattungen bewirken kann, wenn die Gattungen natürlich bleiben sollen.

Dies trifft in vollem Umfange auch für unsere Frage zu. Und ich möchte mich hinsichtlich der Gattungszugehörigkeit von *Primula* bzw. *Dionysia Bornmülleri*, *hissarica* und *Lacei* der Ansicht Bornmüllers und Smiths and Forrests anschließen, und zwar aus folgenden Gründen:

1. Die Kapsel springt bei diesen drei Arten, ebenso wie bei den echten *Dionysia*-Arten, stets mit 5 Klappen auf, so daß bei der Gattung *Dionysia* in dieser Beziehung eine ausgesprochene Konstanz vorliegt. Bei *Primula* dagegen haben wir zwar meist eine zehnklaппige Öffnungsweise, daneben kommen aber nach Pax (l. c. p. 60) zahlreiche Ausnahmen vor, in denen die Kapsel mit 5 Klappen aufspringt. Bei der Sektion *Floribundae* jedoch, mit denen die genannten 3 Arten allein in Verbindung gebracht werden können, öffnet sich die Kapsel, wie ich an lebendem Material nachprüfen konnte, stets zehnklaппig!

2. *D. Bornmülleri* besitzt nach Bornmüller zahlreiche Samenanlagen bzw. Samen! Diese Tatsache spricht jedoch nicht gegen die Zugehörigkeit dieser Art zur Gattung *Dionysia*, da innerhalb dieser Gattung, wie unten näher gezeigt wird, keine Konstanz der Zahl der Samen-

anlagen besteht, sondern die Reduktion von vielen Samenanlagen auf fünf (oder weniger) sich vollzieht. Bei der Gattung *Primula* werden die Samen stets in großer Zahl entwickelt, auch bei der Sektion *Floribundae*.

3. Alle *Dionysien* zeigen einen reichen Besatz mit Drüsenhaaren, die einen ganz charakteristischen harzigen Geruch verbreiten, der sogar noch an alten Herbarexemplaren deutlich wahrnehmbar ist. Dasselbe trifft für *D. Bornmülleri* und wahrscheinlich auch für die beiden anderen Arten zu. Die Arten der Gattung *Primula* zeigen diesen Geruch, auch wenn sie Drüsenhaare besitzen, nie! Es muß demnach auch in chemischer Beziehung, und zwar in der Zusammensetzung der ätherischen Öle, ein Unterschied zwischen beiden Gattungen bestehen. Vergleichende chemische Untersuchungen hierüber liegen noch nicht vor.

4. Die *Dionysia*-Arten zeigen eine besonders starke und wiederholte (oft gabelige) Verzweigung ihres Sproßsystems mit $\perp$ verkürzten und $\perp$ gedrängt stehenden Seitensprossen, wodurch eine locker rasige bis dicht polsterförmige Wuchsform zustande kommt. Auch *D. Bornmülleri* zeigt die gleiche Wuchsform, wenn auch hier die Sprosse stärker verlängert sind und lockerer stehen. Und ähnlich verhält sich *D. hissarica* (vgl. Lipsky 1904 tab. 10). Demgegenüber sind die oberirdischen Sprosse bei der Gattung *Primula* nur sehr schwach verzweigt, so daß auch bei den niedrigen Arten nur wenige Seitensprosse zusammenstehen. Dies ist auch der Fall bei der Sektion *Floribundae*!

Für die Zugehörigkeit der Sektion *Dionysiopsis* zur Gattung *Primula* würde eigentlich nur die besonders an die Sektion *Floribundae* erinnernde Ausbildung einer größeren Laubblattspreite sprechen. Doch kann dieses Merkmal sowie der weniger gedrängte Wuchs und (bei *D. Bornmülleri*) die Ausbildung von zwei Blütenquirnen *) kein Hinderungsgrund für die Eingliederung dieser Arten bei der Gattung *Dionysia* sein, sondern deutet vielmehr darauf hin, daß diese Arten infolge der noch nicht durchgeführten Stauchung des Sproßsystems die primitivste Verwandtschaftsgruppe innerhalb der Gattung *Dionysia* darstellen, von der die anderen Gruppen sich ableiten.

Der Blütenstand

Bei der vergleichend-morphologischen Betrachtung der verschiedenen Merkmale der Gattung *Dionysia* möchte ich die Anordnung der Blüten in den Vordergrund stellen. Hier zeigt sich folgendes Bild:

D. Bornmülleri bildet bis 10 cm lange Blütenschäfte, die in ihrem oberen Teil meist zwei, mehr oder weniger voneinander entfernte Wirbel von meist vier laubblattartig ausgebildeten Brakteen tragen, in deren Achsel dann die gestielten Blüten ohne Vorblätter stehen. Die Blütenstände zeigen daher eine deutlich etagenförmige Ausbildung, bestehend

*) Die Arten der Sektion *Floribundae* unterscheiden sich übrigens in der Blütenstandsbildung noch dadurch, daß an den Blütenschäften mehrere (3 bis 5) übereinandergestellte Dolden gebildet werden, bei *B. Bornmülleri* dagegen höchstens 2 (siehe unten).

aus zwei übereinanderstehenden wenigblütigen Dolden (vgl. auch die Diagnose bei Bornmüller 1911 p. 464—465). Weitere Wirtel scheinen nicht ausgebildet zu werden, dagegen ist gelegentlich nur ein Wirtel vorhanden.

Bei *D. cespitosa* und *D. diapsifolia* **) ist, wie schon Boissier und vor allem Bunge richtig beobachtet haben, der Blütenstandsstiel kürzer ausgebildet (meist 25 bis 5 mm) und trägt an seiner Spitze nur einen Wirtel von 3 (bis 5) Brakteen, die vor allem bei ersterer Art blattartig und größer als die Laubblätter selbst ausgebildet sind und so eine Art Involukrum bilden (vgl. Taf. III, Fig. 1). Der Blütenstandsstiel scheint mit einer Knospe abzuschließen, wenigstens konnte ich bei *D. cespitosa* verschiedentlich an dieser Stelle einige ganz junge Blätter beobachten, die dem zweiten Wirtel der *D. Bornmülleri* entsprechen dürften. Je nachdem nun alle 3 Brakteen des Wirtels fertil sind oder nur 2 oder 1, so trägt der Schaft 3, 2 oder 1 Blüte; in den beiden letzten Fällen zeigen sich aber in der Achsel der anscheinend nicht fertilen Brakteen kleine Blütenknospen. Bei *D. diapsifolia* kann die Zahl der ziemlich schmalen Brakteen auf 2 reduziert sein, doch habe ich in diesen Fällen neben der Blüte stets noch eine gut ausgebildete Knospe gefunden, so daß beide Brakteen fertil sind. Auch kann hier der Blütenschaft äußerst stark gekürzt sein. Die gleiche Blütenstandsform findet sich bei *D. hissarica*.

Hier dürfte sich *D. drabaefolia* anschließen: Während Bunge angibt: Flores sessiles, solitarii; bracteae involucratae minutae, integerrimae, inaequales sub ipso calyce subternae, stehen (nach Bornmüller 1904 p. 520) bei dieser vielgestaltigen Art die Blüten zu 5-3-2-1 auf einem kurzen(?) Schaft. Der Unterschied gegenüber *D. diapsifolia* besteht also vor allem in der Reduktion der Größe der Brakteen. Allerdings kommen auch schon bei *D. cespitosa* und *D. diapsifolia* Pflanzen und Formen vor, bei denen der Blütenschaft stark verkürzt ist.

D. aretioides *), von der ich ein sehr reiches Material, das Hoss 1937 an verschiedenen Standorten in Nord-Iran sammelte, untersuchen konnte, liegen die Verhältnisse etwas anders (vgl. Taf. III, Fig. 2). Hier stehen in den Achseln der Laubblätter an sehr kurzen Stielen „Einzelblüten“, die jedoch etwa 2 mm unterhalb des Kelches 3 verschieden groß ausgebildete (2,5 3,5 und 5 mm lange) Brakteen tragen. Die kleinste Braktee kann

**) Dasselbe scheint, soweit aus der kurzen Diagnose Paus ersichtlich ist, auch für *D. Bolivari* zuzutreffen. Vgl. auch Bornmüller 1936 p. 180.

*) Bornmüller (1911 p. 460) vertritt die Ansicht, daß *D. aretioides* (Lehm.) Boiss. und *D. leucotricha* Bornm. zwei verschiedene Arten darstellen. Ich habe das im Bot. Mus. Dahlem liegende Originalexemplar der *P. aretioides* Lehm. untersuchen und mit der *D. leucotricha* vergleichen können. M. E. stimmen beide Arten hinsichtlich der Blattform, Kerbung des Blattrandes und Behaarung überein, dagegen unterscheiden sie sich durch die schon von Bornmüller angeführte, etwas ver-

bei dem polsterförmigen Wuchs der Pflanzen leicht übersehen werden. In der Achsel der mittelgroßen Braktee fand sich bei den von mir untersuchten Blüten fast stets eine wohlentwickelte, fast 2 mm große Knospe mit deutlich erkennbaren Kelch- und Blütenblättern. Ob diese Knospe später zu einer neuen Blüte auswächst, erscheint recht zweifelhaft, da ich an fruchtendem Material niemals 2 Kapseln nebeneinanderstehend gefunden habe. Die kleinste Braktee zeigt in ihrer Achsel dagegen nur eine winzige Knospe. — Vergleicht man diese Verhältnisse mit denen bei *D. cespitosa* und vergegenwärtigt man sich, daß in der ganzen Familie der Primulaceen niemals Vorblätter an den Blüten auftreten *), so bleibt nur der Schluß übrig, daß der kurze Stiel einen stark gestauchten und mit 3 Brakteen besetzten Blütenstandsstiel (Schaft) darstellt und daß die eine entwickelte Blüte in der Achsel der größten Braktee steht. Es liegt also keine „Einzelblüte“ sondern ein stark reduzierter Blütenstand, und zwar eine Dolde, vor!

Die nahe verwandte *D. leucotricha* ist insofern besonders interessant, als sie zu der Blütenstandsbildung der folgenden Arten überleitet: So traf ich verschiedentlich hier die gleichen Verhältnisse an wie bei *D. aretioides* mit 3 verschieden großen Brakteen. Ja, es waren hier manchmal sogar zwei Blüten voll entwickelt! In den meisten Fällen dagegen fand sich nur eine einzige kurzgestielte Blüte, nahe deren Grund nur 2 verschieden lange Brakteen (zirka 4 mm und 1,5 mm) ausgebildet waren.

Hieran schließen sich hinsichtlich der Rückbildung des Blütenstandes

schiedenartige Kelchusbildung. Dazu kommt, daß die Kelchblätter bei *D. aretioides* bis zur Spitze gleichmäßig mit langen weißlichen Haaren, untermischt mit kurzen Drüsenhaaren, besetzt sind, während bei *D. leucotricha* die Deckhaare gegen die Spitze zu merklich kürzer und spärlicher werden, so daß hier die Behaarung auffallend schwach ist. Ich möchte daher hier die spezifische Trennung beider Pflanzen beibehalten. Jedenfalls handelt es sich aber um zwei außerordentlich nahestehende Arten! — Das von Hess gesammelte Material stimmt in den Kelchblättern mit *D. aretioides* überein, so daß es hierher gestellt werden muß. — Die Abbildung der *D. aretioides* bei Lehmann und im „Pflanzenreich“ (p. 165, Fig. 41) ist übrigens, worauf schon Bornmüller hinwies, vollkommen irreführend und stimmt mit dem mir vorliegenden Originalmaterial in keiner Weise überein!

Nach Abschluß der vorliegenden Arbeit erschien der letzte Teil der „Flora Keredjensis fundamenta“ (1942), in der Bornmüller die von Hess gesammelten Pflanzen als *D. demawendica* anspricht. Da an diesen Exemplaren aber die für *demawendica* charakteristische weiße oder blaß-schwefelgelbe mehlig Bestäubung der Blattunterseite fehlt, so muß ich bei meiner Identifizierung als *D. aretioides* bleiben.

*) Vgl. Eichler, Blütendiagramme I (1875) p. 322; Pfeffer, Blütenentwicklung der Primulaceen und Ampelideen, in Pringsheims Jahrb. 8 (1872) p. 194; Pax (1888) p. 22.

folgende Arten an, bei denen nur noch 2 Brakteen ausgebildet sind: So konnte ich bei *D. demawendica* an von mir gesammeltem Material (vgl. Taf. III, Fig. 3) unterhalb der Blüte 2 Brakteen von 6 bzw. 5 mm Länge feststellen und außerdem in der Achsel der kleineren Braktee eine zirka $1\frac{3}{4}$ mm große Blütenknospe mit deutlich erkennbaren Kelchblättern. Ähnliche Verhältnisse scheinen bei *D. oreodoxa*, *D. revoluta* und *D. Kossinskyi* vorzuliegen, bei denen an den fast sitzenden „Einzelblüten“ stets 2 schmale Brakteen angegeben werden, die an der Basis des Kelches sitzen.

Eine noch stärkere Reduktion zeigt dann *D. odora*, für die die bisherigen Angaben von Bunge u. Knuth über die Blütenverhältnisse zu berichtigen sind. Hier fanden sich (vgl. Taf. III, Fig. 4) bei der Untersuchung einer größeren Zahl der fast sitzenden Blüten der *D. odora* var. *aprica* am Grunde des Kelches stets eine einzige linear-lanzettliche Braktee, die leicht übersehen werden kann und die etwas oder aber bedeutend kürzer als die Kelchblätter ist (2 mm oder nur 1 mm lang). Interessant ist, daß bei einem Exemplar der var. *Straussii* die Blüten noch 2 oder sogar 3 Brakteen besaßen, die durch ein kurzes Internodium vom Kelch und von dem Laubblatt entfernt waren und dadurch deutlich in die Erscheinung traten. Ja, auch hier fand sich einmal außer der Blüte eine Blütenknospe in der Achsel der zweiten Braktee!

Nach dem oben Gesagten können bei allen diesen Arten die 3, 2 oder 1 Braktee nur Deckblätter an dem $\pm$ gestauchten Blütenstandsstiel darstellen und die voll entwickelte Blüte steht in der Achsel des größten oder des einzigen noch vorhandenen Deckblattes.

Bei allen übrigen *Dionysia*-Arten schließlich mit einzeln stehenden Blüten enthalten die Beschreibungen keinerlei Angaben über das Auftreten von Brakteen. Und wie ich mich bei verschiedenen Arten selbst überzeugen konnte, trifft dies auch tatsächlich zu: Die Blüten entstehen hier also ohne jede Andeutung von Brakteen! Die vergleichend morphologische Betrachtung läßt jedoch nur den Schluß zu, daß diese „Einzelblüten“ *) einen auf eine einzige Blüte reduzierten Blütenstand darstellen, bei denen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung wohl infolge der Blütenreduktion auch die Brakteen verlorengegangen sind. Es handelt sich also um einblütige Dolden ohne jede Brakteen. Über die fast gleichen Vorgänge bei der Gattung *Primula* vergleiche Pax (1. c. p. 20–23).

Aus Vorstehendem geht deutlich hervor, daß innerhalb der Gattung *Dionysia* alle Übergänge vorhanden sind von der Ausbildung etagenförmig übereinanderstehender Dolden bis zu ungestielten einblütigen Dolden! Bei der Besprechung der anderen Merkmale wird sich zeigen, daß diese immer stärkere Rückbildung nicht vereinzelt dasteht, sondern mit anderen Reduktionserscheinungen parallel geht. Allerdings sei gleich

*) Vgl. auch Zimmermann in Beih. Bot. Cbl. 53, A (1935) p. 95 etc., wo auf die phylogenetische Ableitung der „Einblütigen Blütenstände“ eingegangen wird.

an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß diese Reduktion des Blütenstandes nicht in einer einfachen Linie verläuft, sondern daß sie in drei Verwandtschaftskreisen nebeneinander auftritt.

Mit einigen Worten soll hier noch auf die Stellung der $\pm$ reduzierten Dolden bei der Gattung *Dionysia* eingegangen werden. Bei der Gattung *Primula* hat Pax (1888 p. 23 etc.) nachgewiesen, daß „die Dolden allerwärts terminal“ stehen (p. 25), auch dort, wo die Blütenschäfte stark verkümmert oder wo die Dolden auf eine einzige Blüte reduziert sind. „Der Sproßbau ist demnach sympodial“ und „der das sympodiale Wachstum fortsetzende Sproß entspringt aus der Achsel des der Infloreszenz direkt vorangehenden Laubblattes“.

Bei den am wenigsten gestauchten *Dionysia*-Arten liegen, wie sich leicht feststellen läßt, ohne Zweifel die gleichen Verhältnisse vor. Am deutlichsten zeigt sich dies bei *D. hissarica* (vgl. Lipsky 1904 tab. 10). Die Pflanzen sind zweiachsig: An der $\pm$ 5 cm langen Achse 1. Ordnung stehen erstens die Laubblätter, zunächst 10–5 mm voneinander entfernt, an der Spitze in größerer Zahl rosettig gehäuft, und zweitens die 3 wirtelig angeordneten Hochblätter, die durch ein zirka 2 cm langes Internodium (den Blütenschaft) von der Laubblattrosette entfernt sind und ein Involukrum bilden. Die einzelnen Blüten stehen als Achsen 2. Ordnung in den Achseln dieser Involukralblätter. Die Fortsetzungsprosse, ein bis drei an der Zahl, entspringen seitlich in den Achseln der oberen Laubblätter.

Bei *D. Bornmülleri* ist die Achse 1. Ordnung im unteren Teil sehr stark gestaucht, so daß alle Laubblätter eine Rosette bilden; der obere Teil dagegen kann bis 10 cm lang werden und bildet den Blütenschaft, der ein oder zwei Wirtel von Involukralblättern trägt, in deren Achseln die Blüten wieder an Achsen 2. Ordnung stehen. Im allgemeinen wird hier nur ein Fortsetzungsprozeß gebildet und nur dort, wo der sympodial zusammengesetzte, verholzte und mit den Resten der Blattstiele und den alten Fruchtschäften dicht besetzte Stengel verzweigt ist, müssen zwei Fortsetzungsprosse angelegt worden sein.

Im Prinzip die gleichen Verhältnisse liegen bei den stärker gestauchten Arten *D. cespitosa* und *D. diapiensifolia* vor. Auch in den Beschreibungen und Abbildungen der *D. revoluta* (vgl. Rauh 1939, Fig. 15) sowie der polsterförmig wachsenden Arten werden die „Einzelblüten“ als endständig dargestellt, so z. B. bei *D. oreodoxa*, *D. ianthina*, *D. heterochroa*, *D. rhapsodes* (vgl. Bornmüller 1899, Tfl. 2) und *D. tapetodes* (vgl. Rauh Fig. 16). D. h. In Wirklichkeit schließt die stark gestauchte Achse 1. Ordnung mit einem stark verkürzten Blütenschaft ab, der, wie wir gesehen haben, bei vielen Arten noch 3-2-1 Involukralblätter entwickeln kann, in deren Achseln dann die Blüten stehen. Und auch dort, wo schließlich keine Involukralblätter mehr gebildet werden, ist aus vergleichend-morphologischen Gründen zu folgern, daß die Blüte ebenfalls seitlich an einem terminalen, stark gestauchten Blütenschaft angelegt wird (vgl. auch die Ausführungen über *Primula* bei Pax 1. c. p. 20–23).

Bei manchen Arten, wie z. B. bei *D. leucotricha* und *D. odora* scheinen die kurzen Blütenschäfte mit der Blüte seitlich zu stehen. Doch deuten die Beobachtungen darauf hin, daß hier die gleichen Verhältnisse vorliegen, die Irmisch und Pax für manche Primeln beschrieben haben, wo der terminale Blütenschaft durch frühzeitige kräftige Entwicklung des unterhalb des Blütenschaftes entspringenden Seitensprosses in eine seitliche Stellung verschoben wird. An Herbarmaterial läßt sich dies bei der dichten Anordnung der Laubblätter natürlich nicht einwandfrei feststellen, doch ist nicht daran zu zweifeln, daß die Gattung *Dionysia* in ihrem Sproßaufbau einheitlich ausgebildet ist und auch in dieser Beziehung mit der Gattung *Primula* übereinstimmt, zumal auch die anderen Primulaceen-Gattungen sich genau so verhalten.

Die Laubblätter

Die Ausbildung der Laubblätter ist schon von Bunge, von Boissier in der „Flora Orientalis“ und dann von Knuth im „Pflanzenreich“ in stärkstem Maße zur Unterscheidung der *Dionysia*-Arten herangezogen worden, allein in rein deskriptiver Hinsicht ohne Zugrundelegung irgend einer entwicklungsgeschichtlichen Tendenz. Aber gerade diese tritt in. E. in der verschiedenartigen Blattgestaltung klar zutage! Rein theoretisch könnten natürlich die zu beobachtenden morphologischen Reihen in verschiedener Richtung gelesen werden. Berücksichtigt man jedoch die übrigen Merkmale und deren Progressionen, so ergibt sich, daß die tatsächliche Entwicklungsrichtung nur von größeren und komplizierteren Blattformen zu kleineren und einfacheren fortschreiten kann.

D. Bornmülleri (Taf. III, Fig. 5), die wir auch bei der Betrachtung der Blütenverhältnisse an den Anfang stellten, zeichnet sich durch ziemlich große, flache und dünne Laubblätter aus, deren Spreite bis zu 4 cm lang und fast 2 cm breit wird und am Rande $\pm$ unregelmäßig und grob gekerbt-gezähnt ist. Auch die beiden anderen Arten der Sektion *Dionysicopsis* besitzen ähnliche, einfach gekerbte Laubblätter, die nur 2 cm Länge und 1,5 cm Breite erreichen. Bei allen drei Arten scheinen die Laubblätter, soweit an dem Material oder aus den Diagnosen zu sehen ist, in der Knospenlage flach oder von den Rändern her schwach nach oben eingerollt zu sein.

Alle übrigen *Dionysia*-Arten zeigen demgegenüber eine mehr oder weniger weitgehende Blattreduktion. Doch treten hierbei deutlich zwei Blattp Typen mit gleichgerichteter Entwicklungstendenz scharf hervor:

Bei der einen Artengruppe sind die ziemlich kleinen, 9 bis 5 mm langen Blätter am Rande zurückgerollt und — abgesehen von zwei Arten — der Rand selbst jederseits mit mehreren Kerben versehen. Dadurch erhalten die Blätter ein ganz charakteristisches Aussehen. Diese „revolute“ Ausbildung tritt besonders klar in der Knospenlage hervor, ist aber auch fast stets an alten Blättern deutlich zu sehen. Diese Blattform findet sich bei *D. demawendica* (Taf. III, Fig. 6), *D. leucotricha* (Taf. III, Fig. 8), *D. oreodoxa* (Taf. III, Fig. 9), *D. revoluta* (Taf. III, Fig. 10) und ebenso — wie ich mich am Originalmaterial (leg. Pallas) überzeugte —

bei *D. aretioides* (Taf. III, Fig. 7), die bei Knuth ganz anders eingereiht wird. Die Laubblätter dieser Arten haben eine oblonge, am Rand gekerbte Spreite, die in einen etwa $1/2 - 1/4$ so langen, flachen und breiten Blattstiel allmählich übergeht. In der Blattstruktur steht den Arten der Sektion *Dionysiopsis* am nächsten *D. demawendica*, bei der die Blattspreite noch am breitesten und dünnhäutig ausgebildet ist. Die Blätter der *D. demawendica* stellen gewissermaßen eine Diminutivform der Blätter von *D. Bornmülleri* dar oder ähneln sehr denen der *D. hissarica*. Bei den anderen Arten ist die eigentliche Blattspreite viel schmaler und meist auch mehr oder weniger verdickt.

Die Zahl der randlichen Kerben ist besonders hoch bei *D. revoluta*, wo die ausgebildeten Blätter jederseits 7—9 Kerben aufweisen. *D. demawendica* hat 5—6 Kerben, *D. aretioides* und *D. oreodoxa* 5—4—3. Die größere Zahl der Kerben der *D. revoluta* scheint mir jedoch, wenn man die übrigen Merkmale berücksichtigt, nicht primitiv sondern abgeleitet zu sein.

Andererseits kann aber auch eine Rückbildung der Kerbung eintreten, so daß schließlich ganzrandige Blätter entstehen. Schon bei *D. leucotricha* ist die Kerbung, wie die Fig. 8 (Taf. III) zeigt, meist recht schwach, und von *D. oreodoxa* liegt ein Exemplar (Bornmüller n. 3874) mit nur ganz seichten Kerben vor. Die stärkste Rückbildung zeigen dann *D. raptodes* (Taf. III, Fig. 11) und *D. heterochroa*. Die noch schmaleren Blätter besitzen hier keinerlei Kerbung, sind aber am Rand deutlich zurückgerollt und gehören daher ohne Zweifel in diese Artengruppe. Beide Arten stellen auf Grund ihrer sonstigen Merkmale sehr hoch entwickelte Typen dar, so daß die Ganzrandigkeit erst sekundär durch Verlust der Kerbung eingetreten sein kann. Außerdem kommt hinzu, daß hier auch die Blattnervatur eine auffallende Reduktion gegenüber den Arten mit gekerbten Blättern zeigt. So sind bei *D. raptodes* jederseits nur zwei bis drei kurze Seitennerven ausgebildet, die auf den apikalen Teil des Laubblattes beschränkt sind. Von *D. heterochroa* lag mir kein Material vor, doch scheint bei dieser Art, nach der Abbildung Bornmüllers (1899 tab. 2) zu urteilen, die Nervatur weniger stark reduziert zu sein.

Bei der zweiten Artengruppe mit reduzierter Blattspreite sind die Blätter in der Knospenlage flach oder etwas von den Rändern her nach oben eingerollt (*folia involutiva*). Sie zeigen eine ganz abweichende Ausbildung des Blattrandes, indem, sofern überhaupt eine Zähnelung vorhanden ist, jederseits gegen die Spitze zu 1 oder 2 stumpfe Zähne auftreten. Auch die Blattform ist von der der vorigen Gruppe verschieden, und zwar meist verkehrt-eiförmig bis breit eiförmig-spatelförmig. In dieser Gruppe kann man aber schon bei den Arten mit derart gezähnten Blättern — *D. cespitosa* (Taf. III, Fig. 12), *D. drabae-folia*, *D. Gaubae*, *D. odora* (Taf. III, Fig. 14) — beobachten, daß gegen die Sproßenden zu die Blätter ganzrandig werden, oder daß Formen auftreten, bei denen sämtliche Laubblätter ganzrandig ausgebildet sind, wie z. B. bei *D. cespitosa* var. *isophylla*, *D. odora* var. *umbrosa*. Diese

Heterophyllie ist gerade für die primitiveren Typen dieser Verwandtschaftsgruppe recht charakteristisch, im Gegensatz zu den vorher besprochenen revoluten Arten, bei denen diese Erscheinung ganz vereinzelt auftritt.

Schon an die primitivste Art dieser Gruppe, an *D. cespitosa*, schließt sich die ohne Zweifel nahe verwandte *D. diapsensifolia* (Taf. III, Fig. 13) an mit ganzrandigen Blättern. Ebenso schließen sich an die drei anderen, nach ihren sonstigen Merkmalen höher stehenden Arten eine größere Anzahl Sippen an, bei denen die Blätter stets ganzrandig sind, wie *D. Haussknechtii* (Taf. III, Fig. 15), *D. bachtiarica*, *D. curviflora* und *D. bryoides* (Taf. III, Fig. 16) (inkl. *D. Kotschyi*). Bei den letzten beiden Arten tritt gleichzeitig eine starke Reduktion der Blattgröße auf zirka 2,5 mm Länge bei einer Breite von zirka 1,8 mm ein.

Alle diese Arten mit involuter Knospenlage zeigen eine fiederige Blattnervatur, indem von dem Hauptnerv seitlich eine größere Anzahl Seitennerven abgehen. Bei den höher stehenden Arten dieser Gruppe tritt aber besonders deutlich die schon bei den revoluten Typen beobachtete Reduktion der Blattnervatur zulage, die Hand in Hand mit der Rückbildung der Blatzzähnelung und Blattgröße einhergeht. Das kann man schon bei der sehr vielgestaltigen *D. odora* sehen, wo die Ausbildung der Seitennerven im basalen Teil der Laubblätter im Gegensatz zum apikalen Teil auffallend gering ist, ja nicht selten ganz fehlt. Das letztere trifft auch für die ganzrandigen Blätter der *D. Haussknechtii* zu, wo die zirka 6 Seitennerven allein in der oberen Hälfte sich finden. Bei den am höchsten stehenden Arten mit ganzrandigen Blättern, *D. curviflora* und *D. bryoides*, ist die Seitennervatur ebenfalls auf den Apikalteil beschränkt. Dasselbe dürfte für *D. Kossinskyi* zutreffen, für die Czerniakowskaia (1927) angibt: folia . . . uninervia, apice penninervia et reticulato-venosa. Und bei *D. bachtiarica* fehlen, nach der Beschreibung (nervis lateralibus obsoletis) zu urteilen, die Seitennerven vollkommen!

Eine etwas abweichende Nervatur zeigen, worauf schon Bornmüller 1904 p. 586 hinwies, drei weitere Arten, die in diese Gruppe gehören: *D. Michauxii*, *D. tapetodes* (Taf. III, Fig. 18) und *D. ianthina* (Taf. III, Fig. 17). Zu ihnen kommt *D. Lamingtonii*, die 1913 von Stapf beschrieben wurde. Es handelt sich um Arten mit ganzrandigen Blättern, deren Blattfläche mit Ausnahme der etwas großblättrigeren *D. Lamingtonii* (Länge 2,5—3 mm, Breite zirka 1 mm) auf zirka 2 mm Länge und 1,2 mm Breite reduziert ist, so daß sich eine breit verkehrt-eiförmige Form ergibt, durch die sie sich von den anderen Arten deutlich unterscheiden. Die Seitennerven 1. und 2. Ordnung sind hier ebenfalls auf den apikalen Teil beschränkt, aber so angeordnet und verzweigt, daß sich eine annähernd fächerförmige Nervatur ergibt. Am eigenartigsten ist sie bei *D. tapetodes* (Fig. 18) ausgebildet, wo von dem Hauptnerv etwas oberhalb der Mitte beiderseits je ein nach außen gekrümmter Seitennerv abgeht, der wiederum Seitennerven entsendet, die jedoch mit dem Hauptnerv nahezu parallel verlaufen. Sehr auffallend ist hier, daß

zwischen den Seitennerven 2. Ordnung 3—4 Zellen breite Sklereidenstränge entwickelt sind, wodurch die Nerven und die hierin verlaufenden Gefäßbündel deutlich hervortreten.

So andersartig die Nervatur bei diesen vier Arten zunächst erscheint, so läßt sie sich jedoch leicht von *D. diapensifolia* oder von *D. odora* ableiten. So zeigen die kleinen, dreikerbigen Blätter der *D. diapensifolia* (Fig. 13) zwar eine fiederige Nervatur, doch sind die Seitennerven ausgesprochen fächerförmig gestellt, so daß sich durch Zusammenrücken der Seitennerven auf den apikalen Teil eine fächerförmige Blattnervatur ergeben würde. Auch die Blattform der *D. diapensifolia* erinnert bei den ganzrandigen Blättern schon stark an die der *D. tapetodes* und *D. ianthina*. Andererseits zeigt auch *D. odora* (Fig. 14) die Tendenz zur fächerförmigen Anordnung, so daß sie Bornmüller (1911 p. 462) direkt als fächerförmig bezeichnet.

Wie aus Vorstehendem zu ersehen ist, verhalten sich die Blätter in den beiden Artgruppen nicht nur hinsichtlich der Knospenlage sondern auch in bezug auf die sonstige Struktur recht verschiedenartig, so daß zwei verschiedene Blatttypen vorzuliegen scheinen, die allerdings die gleiche, zur Ganzrandigkeit führende Progressionsrichtung eingeschlagen haben. Das Merkmal der Knospenlage ist auch bei anderen Primulaceen-Gattungen von hohem systematischen Wert*). So ist in allen Verwandtschaftsgruppen der Gattung *Primula* die Knospenlage revolut mit Ausnahme der Sektionen *Auricula* und *Floribundae*. Dieselbe Bedeutung scheint der Knospenlage auch bei der Gattung *Dionysia* zuzukommen, zumal, wie wir gesehen haben, noch andere Merkmale hinzukommen. Es handelt sich demnach m. E. um zwei getrennte Entwicklungsgruppen, die deshalb auch als getrennte Sektionen aufgefaßt werden müssen und die ich als *Anacamptophyllum* und *Epicamptophyllum* bezeichne**). Beide Sektionen sind nicht nur der Sektion *Dionysiopsis* an die Seite zu stellen, sondern lassen sich hinsichtlich der Blattstruktur und anderen Merkmalen von den Arten dieser Sektion ableiten, besonders von *D. Bornmülleri*.

Als Hauptprogression der Blattgestaltung innerhalb der Gattung *Dionysia* ergibt sich demnach: Blattspreite ziemlich groß, flach, mit doppelt gekerbtem Rand → Blattspreite reduziert, mit gekerbtem Rand → Blattspreite noch stärker reduziert, ganzrandig.

*) Vgl. Schott, Die Sippen der österreichischen Primeln (Wien 1851); Pax 1888 p. 34.

**) *Anacamptophyllum* sect. nov. — Suffruticosae, folia parva aestivatione revolutiva membranacea vel plerumque crassiuscula lateribus obtuse 9—3 crenata vel integerrima, bractae parvae vel nullae. — Typus: *D. aretioides* (Lehm.) Boiss.

Epicamptophyllum sect. nov. — Suffruticosae, folia parva aestivatione involutiva vel plana membranacea vel plerumque crassiuscula apice solum 5—3 crenato-dentata vel integerrima, bractae parvae vel nullae. — Typus: *D. odora* Fenzl.

Die Samenanlagen

Bunge gibt in seiner Monographie und ebenso Knuth im „Pflanzenreich“ die Zahl der Samen mit 1—4 an, während Pax im allgemeinen Teil dieser Primulaceen-Bearbeitung von mehreren oder wenigen Samen spricht, ohne jedoch irgendwelche Belege hierfür anzuführen. Auch die Diagnosen der später beschriebenen Arten enthalten über die Zahlenverhältnisse nur selten Angaben.

Dies ist um so auffälliger, als man in den Rasen oder Polstern der *Dionysia*-Arten fast stets reife oder fast reife Kapseln findet, manchmal in großer Anzahl, allerdings versteckt zwischen den dichtgestellten Blättern. Meine Beobachtungen hierüber ergaben nun, daß die Zahl der Samenanlagen bzw. Samen innerhalb der Gattung *Dionysia* recht verschieden ist, daß aber innerhalb der einzelnen Sektionen beim Übergang von primitiveren zu höheren Typen eine sehr auffallende Reduktion von vielen bis zu wenigen Samen stattfindet.

Bei der Sektion *Dionysiopsis* besitzt die primitivste Art, *D. Bornmülleri*, nach Bornmüller selbst zahlreiche Samenanlagen bzw. Samen, eine Angabe, die ich vollauf bestätigen kann. Bei *D. hissarica* beträgt nach Lipsky die Zahl 5 oder weniger. Für die am stärksten abgeleitete Art, *D. Lacei*, fehlen diesbezügliche Angaben; doch dürfte auch hier die Zahl 5 oder weniger betragen.

Bei der Sektion *Anacamptophyllum* sind bei den z. Zt. bekannten primitivsten Arten, bei *D. demawendica* und *D. aretioides*, viele Samenanlagen vorhanden. So fand ich an von mir in Nord-Iran gesammeltem Material in zwei gerade aufspringenden Kapseln je 20 reife Samen neben einer größeren Zahl nicht weiter entwickelter Samenanlagen! Auch *D. aretioides* entwickelt eine größere Zahl von Samenanlagen. In mehreren von mir untersuchten Kapseln fanden sich je zirka 30 reife Samen neben einigen unentwickelten; in zwei weiteren Kapseln neben nicht weiter entwickelten Samenanlagen nur 8 bzw. 4 reife Samen.

Recht bemerkenswert ist, daß bei der mehr strauchig entwickelten *D. revoluta* in dem Fruchtknoten ebenfalls eine große Anzahl von Samenanlagen an der Plazenta deutlich erkennbar ist; wie viele sich davon zu Samen entwickeln, ist ungewiß, da mir reife Kapseln mit Samen nicht vorlagen.

Bei der der *D. aretioides* nahestehenden *D. leucotricha* zeigt sich eine Reduktion der Samenanlagen: In einer Kapsel fanden sich hier 8 reife neben 4 unreifen Samen, in einer anderen nur 5 reife Samen und einige kaum weiter entwickelte Samenanlagen. Bei *D. oreodoxa*, die mit den bisher erwähnten Arten nahe verwandt ist, ist die Zahl weiter reduziert: Ich konnte nur eine Kapsel untersuchen, die 3 ausgebildete Samen und 1 zurückgebliebene Samenanlage enthielt!

Für die höchst entwickelten Arten dieser Sektion, für *D. heterochroa* und *D. rhapsodes*, liegen leider keinerlei Angaben vor, doch ist kaum daran zu zweifeln, daß hier 5 oder weniger Samenanlagen vorhanden sind.

Bei der Sektion *Epicamptophyllum* sind unsere Kenntnisse über die Samenanlagen noch recht dürftig: Auffällig gegenüber der Sektion *Anacamptophyllum* ist jedoch, daß bei der primitivsten Art, *D. cespitosa*, die Zahl schon ziemlich weit reduziert ist: So stellte ich in einer Kapsel zirka 12 Samenanlagen fest, von denen 8 zu reifen Samen entwickelt waren; eine andere Kapsel enthielt 5 reife Samen und 5 Samenanlagen. Bei den höher und höchst entwickelten Arten dieser Sektion scheint die Zahl auf 5 Samen (oder weniger) reduziert zu sein. So fanden sich bei *D. odora* 3 Samen und 1 Samenanlage und Bunge (1871 p. 211) gibt für *D. tapetodes*, eine der am weitesten vorgeschrittenen Arten, zirka 3 Samen an.

Die Gattung *Dionysia* zeigt also auch in der Ausbildung der Samenanlagen bzw. Samen in allen drei Verwandtschaftskreisen eine gleichgerichtete Progression.

Die Wuchsform

Schon vorstehend wurde darauf hingewiesen, daß vor allem Rauh (1939) auch für die Gattung *Dionysia* zu dem Ergebnis kommt, daß sich hier der Übergang von Kugelbüschen vom Typ der *D. revoluta* zu Hohlkugelpolstern und schließlich zu kompakten Vollkugelpolstern vollzogen haben muß. Allerdings liegen die Verhältnisse hier komplizierter, als sie von Rauh angenommen werden, da eine derartige Progression in den einzelnen Verwandtschaftskreisen der Gattung parallel nebeneinander verläuft. Auch kann *D. revoluta* auf Grund der sonstigen Merkmale nicht als die primitivste Art der Gattung angesehen werden.

Von den 3 Arten der Sektion *Dionysiopsis* sind *D. Bornmülleri* und *D. hissarica* in allen ihren Merkmalen am wenigsten reduziert und daher als die primitivsten in der Gattung anzusprechen. Und zwar zeigt, abgesehen von den übrigen Merkmalen, *D. Bornmülleri* die geringste Reduktion der Blütenstände, *D. hissarica* dagegen die geringste Stauchung der vegetativen Sprosse. Wie schon oben erwähnt, sind bei *D. hissarica* (vgl. die Abbildung bei Lipsky 1904 tab. 10) die vegetativen Sprosse ± 5 cm lang mit entferntstehenden, an der Spitze rosettig gehäuftten Blättern. Der terminale Blütenstand ist eine wenigblütige Dolde mit zirka 2 cm langem Blütenschaft. In den Achseln der oberen Laubblätter entstehen die Fortsetzungssprosse, die wiederum mit einer Blattrosette und Blütenstand abschließen und so fort. So entstehen vielstengelige locker-rasige Pflanzen, die aus Felsspalten herabhängen. Bei *D. Bornmülleri* (vgl. die Abbildung bei Bornmüller 1911, tab. II) dagegen sind die Internodien der vegetativen Sprosse stark gestaucht, so daß alle Laubblätter eine Rosette bilden. Der terminale Blütenstand zeigt hier die geringste Stauchung innerhalb der Gattung, da noch zwei übereinanderstehende Dolden entwickelt werden. Die seitlich angelegten Fortsetzungssprosse stellen sich in die Verlängerung der Achse, so daß kräftige verholzende und aus kurzen Abschnitten sympodial zusammengesetzte Stängel entstehen, die nur vereinzelt Verzweigungen aufweisen. Hierdurch kommt eine halbstrauchige Wuchsform zustande. Die rückwärtigen

Blätter sterben allmählich ab, umkleiden aber noch längere Zeit die älteren Sproßteile. Die dritte Art, *D. Lacei* (vgl. die Abbildung in Journ. Linn. Soc. 28, tab. 41), zeigt infolge starker Internodienstauchung und nur vereinzelter Verzweigung fast die gleiche Wuchsform, nur ist hier der Blütenschaft vollkommen reduziert, wodurch die Blüten, nach Art der *Primula acaulis*, zu 3—4 an kurzen Blütenstielen an der Spitze der Rosetten zu stehen scheinen. Auch hier bleiben die zugrunde gegangenen Laubblätter noch längere Zeit erhalten.

Ob die langgliedrige Wuchsform der *D. hissarica* ursprünglich ist oder sich erst sekundär herausgebildet hat, ist ungewiß. Für das letztere würde allerdings die stärkere Reduktion des Blütenstandes gegenüber der *D. Bornmülleri* sprechen.

Die Sektion *Anacamptophyllum* verhält sich wesentlich anders. Schon bei den primitivsten uns bekannten Typen wie *D. demawendica* und *D. aretioides* und ebenso bei *D. leucotricha* und *D. oreodoxa* sind alle Internodien, also auch der Blütenschaft, stark verkürzt. Die Laubblätter stehen daher dicht gedrängt. Die sympodial zusammengesetzten Sprosse sind reicher verzweigt, aber noch locker gestellt, so daß, um die Raushsche Terminologie anzuwenden, Hohlkugelpolster entstehen. Erst *D. heterochroa* und *D. rhapsodes* bilden infolge der dicht gedrängten säulenförmigen Triebe feste Polster mit kompakter Oberfläche, sog. Vollkugelpolster, bei denen sich die Blätter mehrere Jahre hindurch erhalten und schließlich eine humöse Füllmasse bilden.

Die ohne Zweifel in diesen Verwandtschaftskreis gehörende *D. revoluta* bildet demgegenüber infolge der mehrere Zentimeter langen, gestreckten und sympodial-dichasial verzweigten Äste kleine aufrechte Zwergsträucher oder Kugelbüsche und weicht dadurch in der Wuchsform von allen übrigen Dionysia-Arten ab. Da die sonstigen Merkmale, vor allem die Blütenstandsbildung, eine stärkere Reduktion aufweisen, kann es sich bei dieser Art nicht um eine primitive sondern nur um eine abgeleitete Sippe handeln, die sich erst sekundär aus Hohlkugelpolstern vom Typ der *D. aretioides* durch Internodienverlängerung etc. entwickelt haben muß.

Auch in der Sektion *Epicamptophyllum* entwickeln die primitivsten Arten wie *D. cespitosa*, *D. diapsensifolia*, *D. Bolivari*, *D. drabaefolia* und *D. odora* durch Internodienstauchung etc. kurze, vielfach verzweigte Stengel, die an der Spitze $\perp$ dicht gedrängte Blattrosetten tragen und später die Blätter verlieren (vgl. Bunge p. 194). Sie bilden dadurch lockere rasige Polster. Bisweilen aber, wie an besonders schattigen Standorten, verlängern sich die Sprosse, so daß dann halbstrauchige Wuchsformen zustande kommen, wie z. B. *D. odora* f. *laxa* oder f. *umbrosa*, die fast $\frac{1}{4}$ m hoch werden können. Bei der höher stehenden *D. Haussknechtii* sind die Polster schon recht dicht. Typische Vollkugelpolster zeigen aber erst diejenigen Arten, die auch in allen sonstigen Merkmalen am abgeleitetsten erscheinen: *D. curviflora* und *D. bryoides*, sowie die Arten mit fächerförmiger Nervatur: *D. Lamingtonii*, *D. Michauxii*, *D. tapetodes*, *D. ianthina*.

Wir sehen somit, daß in allen drei Sektionen die Tendenz zur Internodienstauchung und zur Bildung von Vollkugelpolstern vorhanden ist, daß aber die uns heute bekannten Anfangsglieder der einzelnen Gruppen verschieden hoch organisiert sind, und daß auch die erreichten Endstadien verschieden hoch liegen. So wird in der Sektion *Dionysiopsis* das Stadium der Vollkugelpolster nicht erreicht.

Die Blütenfarbe

Hinsichtlich der Blütenfarbe finden sich bei der Gattung *Dionysia* die Farben gelb und violett. Jedoch verhalten sich die einzelnen Verwandtschaftskreise verschieden: Bei der Sektion *Dionysiopsis* und *Anacamptophyllum* kommen ausschließlich gelbe Blüten vor, bei *Epicamptophyllum* beide Farben. Aber hier zeigt sich bei Berücksichtigung der anderen Merkmale, daß die primitivsten Typen durchweg gelbe Kronen haben, erst unter den höher und höchst entwickelten treten violettblütige Arten auf. Doch bilden die Arten mit violetten Blüten keinen eigenen, in sich geschlossenen Artenkreis, sondern sie zeigen bald zu dieser, bald zu jener gelbblühenden Art nähere Verwandtschaft. Am klarsten kommt dies zum Ausdruck bei der violett blühenden *D. bryoides*, die der *D. curviflora* nächst verwandt ist, während andererseits die violett blühende *D. ianthina* auf Grund ihrer fächerförmigen Nervatur der Laubblätter in die Verwandtschaft der gelb blühenden *D. tapetodes* und *D. Michauxii* gehört. Die violett blühende *D. bachtiarica* läßt sich vielleicht am besten an *D. Haussknechtii* oder *D. odora* anschließen, während die Stellung der *D. Kossinskyi* mit braunvioletten Blüten, von der ich kein Material gesehen habe, noch unsicher ist, jedoch nicht mit den violett blühenden *D. bryoides* und *D. ianthina* in Verbindung gebracht werden kann. Jedenfalls geht aus alledem klar hervor, daß die Violettblütigkeit bei der Gattung *Dionysia* ein abgeleitetes Merkmal darstellt, das nur in verschiedenen kleinen Verwandtschaftsgruppen der Sektion *Epicamptophyllum* auftritt.

Der Kelch

Mit einigen Worten ist noch auf die Ausbildung des Kelches und seiner Progression einzugehen. Die Kelchblätter sind nur ganz am Grunde oder aber höher hinauf verwachsen. Und zwar kann man ganz allgemein feststellen, daß sowohl die primitivsten als auch die abgeleiteten Typen nur eine äußerst schwache Verwachsung zeigen. Bei den höchst stehenden Arten kommt sowohl schwache als auch höhere Verwachsung nebeneinander vor. Als Beispiel hierfür sei nur *D. ianthina* und *D. tapetodes* angeführt: Bei ersterer Art sind nach Thennen die Sepalen ganz wenig, bei letzterer dagegen zum größten Teil verwachsen. Ob dieses Merkmal sich phylogenetisch verwerten läßt, möchte ich daher zunächst noch dahingestellt sein lassen, zumal die Angaben über die Verwachsungshöhe der Kelchblätter meist recht ungenau sind.

Ergebnisse

Aus den vorstehenden Ausführungen dürfte wohl mit genügender Deutlichkeit hervorgehen, daß die immer stärkere Reduktion der einzelnen Organe etc. eine ganz allgemeine Erscheinung innerhalb der Gattung *Dionysia* darstellt. Es verhält sich demnach die Gattung genau so wie viele andere Pflanzengruppen, wo die Progression verbunden ist mit einer immer stärkeren Reduktion bestimmter Pflanzenteile. Besonders wesentlich ist jedoch ferner, daß hier die verschiedenartigen Reduktionen parallel verlaufen, so daß die stärkste Rückbildung fast aller dieser Merkmale in bestimmten Arten zusammentrifft, die demnach als die höchst entwickelten Typen anzusehen sind.

Zusammenfassend ergeben sich folgende Progressionsreihen:

1. Blütenstand: Dolden reichblütig, zu 2 übereinandergestellt, mit längerem Blütenschaft ← Dolden wenigblütig (Blüten 5—2, bisweilen 1), einzeln, mit kurzem Blütenschaft → Dolden wenigblütig (Blüten 3—2, bisweilen 1), einzeln, Blütenschaft reduziert → Dolden einblütig, Blütenschaft reduziert.
2. Brakteen 5—3, laubblattartig → Brakteen 3—2, hochblattartig → Braktee 1, hochblattartig, klein → Brakteen fehlen.
3. Laubblätter in der Knospenlage involut oder flach → Knospenlage revolut.
4. Blattspreite dünn, ziemlich groß (40—15 mm lang) → Blattspreite klein, $\pm$ verdickt (10—5 mm lang) → Blattspreite noch stärker reduziert, verdickt (2,5—2 mm lang).
5. Blattrand doppelt gekerbt-gesägt → Blattrand einfach gekerbt oder an der Spitze 5—3zählig → Blätter ganzrandig.
6. Blattnervatur: Seitennerven fiederig, $\pm$ gleichmäßig über die Blattfläche verteilt → Seitennerven auf den Apikalteil der Blätter beschränkt oder hier fächerförmig zusammengezogen → Seitennerven fast vollständig fehlend.
7. Samenanlagen viele (bis zirka 80) → Samenanlagen auf zirka 12 reduziert → Samenanlagen auf 5 (oder weniger) reduziert.
8. Wuchsform lockerrasig-strauchartig → lockere Hohlkugelpolster → dichte Vollkugelpolster.
9. Blütenfarbe gelb → Blütenfarbe violett oder violettbraun.
10. Kelchblätter bis fast zum Grunde getrennt → Kelchblätter höher miteinander verwachsen.

Die verschiedenartige Ausgestaltung der einzelnen *Dionysia*-Arten läßt aber nicht nur Rückschlüsse auf ihre Organisationshöhe zu, sondern auch auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten zueinander. In der beigegebenen Übersicht ist nun versucht worden, unter Zugrundelegung aller dieser Tatsachen die phylogenetischen Verhältnisse innerhalb der Gattung *Dionysia* stammbaumartig darzustellen. Ich bin mir darüber

klar, daß es sich hierbei erst um einen Versuch handeln kann und daß noch manche Umstellungen nötig sein werden, denn von manchen Arten sind die bisherigen Angaben bzw. das vorliegende Material noch recht unvollständig. Das trifft vor allem auf die Zahl der Samenanlagen und Samen sowie auf das Vorhandensein oder Fehlen der Brakteen zu. Doch glaube ich, daß zumindest die wesentlichen Züge der phylogenetischen Entwicklung richtig zum Ausdruck kommen dürften.

Eine weitere Beschreibung des Stammbaumes (Taf. IV) dürfte sich wohl erübrigen, da sich die Einzelheiten aus den obigen Darlegungen ergeben. Außerdem sind die wesentlichsten Merkmale den einzelnen Arten beigefügt und zwar bedeuten

- Sch = Blütenschaft
- B = Blüte
- Br = Braktee
- L = Laubblatt
- N = Nervatur der Laubblätter
- Sa = Samenanlage.

Zwecks möglichst klarer Herausarbeitung der Laubblatt-Progressionen sind die Namen der Arten mit gekerbten oder gezähnten Blättern wellig unterstrichen, die mit ganzrandigen Blättern gerade unterstrichen. Bei den Arten der Sektion *Epicamptophyllum* mit beiderlei Blattausbildung sind beide Zeichen zugefügt. Die Arten mit violetten Blüten sind ferner dadurch hervorgehoben, daß die betreffenden Namen in Kästchen gesetzt sind. Da bei der Sektion *Anacamptophyllum* die hypothetisch zu fordernde Art mit deutlich entwickeltem Blütenschaft — das Analogon zu *D. cespitosa* — noch nicht bekannt geworden ist, ist an dieser Stelle ein leerer Kreis eingefügt.

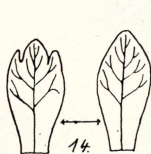
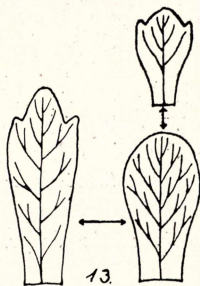
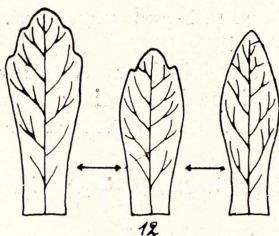
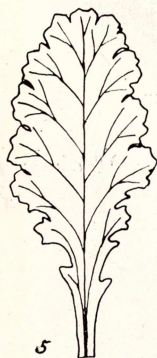
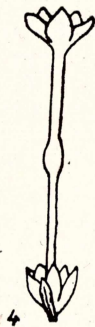
Überblickt man diese Verhältnisse, so drängt sich einem die Frage auf, wodurch bei der Gattung *Dionysia* die sich immer stärker geltend machenden Reduktionserscheinungen hervorgerufen sein können. Der Grund hierfür ist m. E. in dem Übergang auf andere Standorte und der Anpassung an diese neuartigen Standorte zu suchen. Die ursprünglichen *Dionysia*-Arten dürften Rasen- oder Geröllpflanzen gewesen sein oder wuchsen zwischen Felsblöcken, wie wir dies heute noch bei *D. Bornmülleri* und gelegentlich auch bei anderen Arten sehen. Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung gingen die Dionysien auf die Besiedlung von Felsbändern und Felsspalten über und paßten sich an die besonderen ökologischen Bedingungen der Felsspaltenflora immer mehr an. So entstanden zunächst lockere und dann festere Hohlkugelpolster und schließlich kompakte Vollkugelpolster mit immer stärkerer Stauchung der vegetativen und blühenden Teile und immer stärkerer Reduktion der Blattform, Blattgröße und Blattnervatur.

Literatur

- Boissier, Diagnoses Plant. Orient. Nov. I, 7 (1846) p. 66—68.
- Flora Orientalis IV (1879) p. 18—20.

- Bornmüller, Drei neue Dionysien aus dem südlichen Persien. In: Bull. Herb. Boiss. 7 (1899) p. 66—74, Tfl. II.
- Weitere Beiträge zur Gattung Dionysia. In: Bull. Herb. Boiss. II,3 (1903) p. 590—595, Tfl. VI.
- Dritter Beitrag zur Kenntnis der Gattung Dionysia. In: Bull. Herb. Boiss. II,4 (1904) p. 513—521, Tfl. II und III.
- Vierter Beitrag zur Kenntnis der Gattung Dionysia. In: Bull. Herb. Boiss. II,5 (1905) p. 261—263.
- In: Mitt. Thüring. Bot. Verein 28 (1910) p. 42—43.
- Collectiones Straußianae. In: Beih. Bot. Clbl. 28,II (1911) p. 460 bis 463, Tfl. II.
- Reliquiae Straußianae. In: Beih. Bot. Clbl. 33,II (1915) p. 167—168.
- Plantae Brunsianae. In: Beih. Bot. Clbl. 33,II (1915) p. 301, Tfl. II.
- Fünfter Beitrag zur Kenntnis der Gattung Dionysia. In: Fedde Repert. 41 (1936) 179—180.
- Bornmüller und Gauba, Florae Keredjensis fundamenta. In: Fedde Repert. 51 (1942) p. 213—214.
- Bunge, Die Arten der Gattung Dionysia. In: Bull. Acad. Imp. Pétersbourg 16 (1871) p. 548—563 und in: Mélanges Biol. 8 (1871) p. 193—214.
- Czerniakowskaia in: Bull. Jard. Bot. URSS. 26 (1927) p. 116 bis 117.
- Duby, Primulaceae. In: De Candolle, Prodr. VIII (1844) p. 45.
- Fenzl, Plant. Gen. Spec. Nov. In: Flora 26,I (1843) p. 389—392.
- Hemsley and Watt in: Lace and Hemsley, Veget. Brit. Baluchistan. In: Journ. Linn. Soc. London 28 (1891) p. 325, tab. 41.
- Lehmann, Monographie der Primulaceen (1817).
- Lipsky, Contrib. Flor. Asiae Mediae. In: Acta Hort. Petrop. 23 (1904) p. 175, tab. 10.
- Pau, Plantas de Persia y de Mesopotamia. In: Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat. Madrid 14 (1918) p. 27.
- Pax, Monographische Übersicht über die Arten der Gattung Primula. In: Englers Bot. Jahrb. 10 (1888) p. 1 etc.
- in: Jahresber. Schles. Ges. Vaterl. Kultur 87 (1909) p. 20.
- Pax u. Knuth, Primulaceae. In: Pflanzenreich 22 (1905) p. 160 bis 168, Fig. 40 u. 41.
- Rauh, Über polsterförmigen Wuchs. In: Nova Acta Leopold. N.F. 7 (1939) p. 264 etc. Fig. 15, 16.
- Die Wuchsformen der Polsterpflanzen I. In: Bot. Archiv. 40 (1940) p. 289 etc. Fig. 12.
- Smith and Forrest, The sections of the genus Primula. In: Journ. Hort. Soc. London 54 (1928) p. 45—46.
- Stapf, in: Kew Bullet. 1913, p. 43—44.
- Thennen, Zur Phylogenie der Primulaceenblüte (Jena 1911) p. 69 bis 71.

Tafel III



gez. H. MELCHIOR.

Figurenerklärung umseitig.

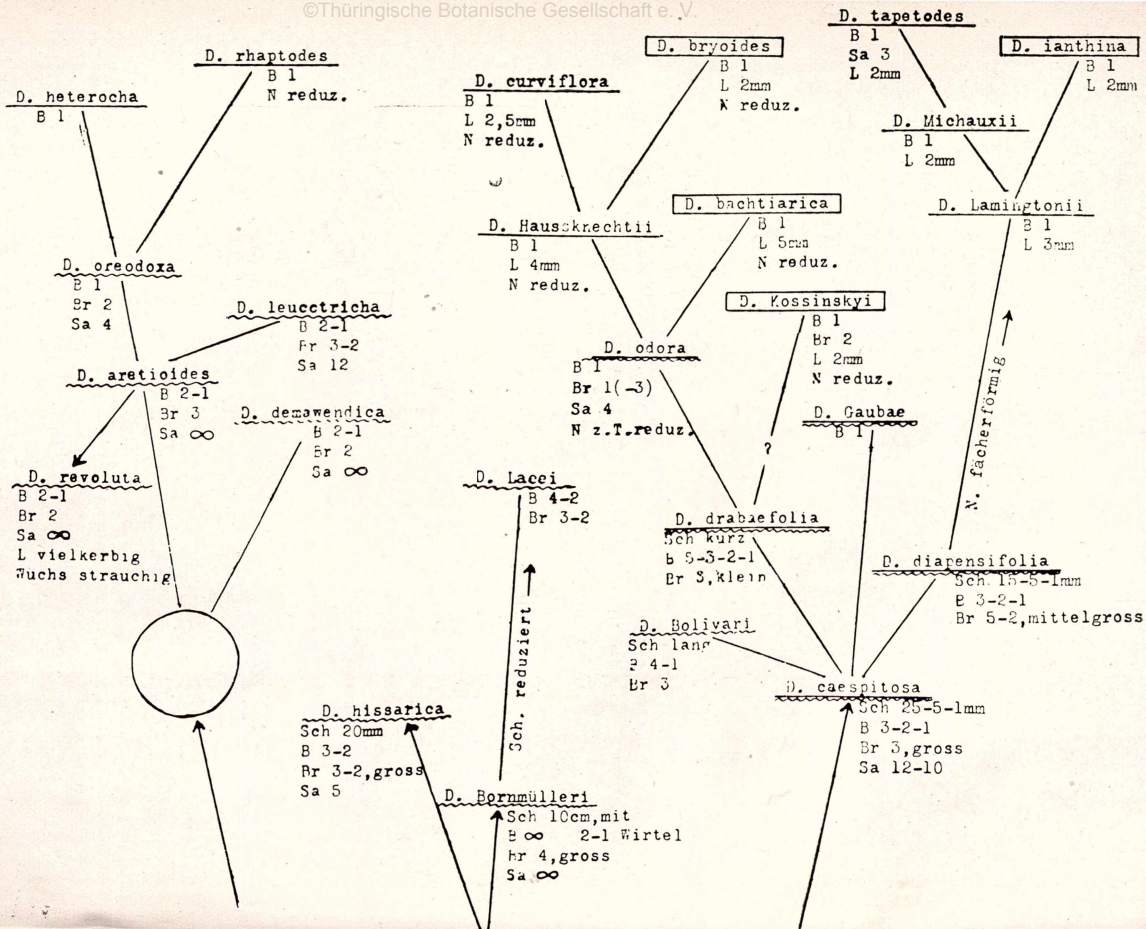
Figurenerklärung der Tafel III

1. *D. cespitosa* (leg. Strauß): 1-blütige Dolde mit Schaft und 3 großen Brakteen; Blüte im Knospenzustande.
2. *D. aretioides* (leg. Hess): 1-blütige Dolde mit reduziertem Schaft, 3 kleinen Brakteen und 1 weiteren Knospe.
3. *D. demawendica* (leg. Melchior): 1-blütige Dolde mit reduziertem Schaft, 2 kleinen Brakteen und 1 weiteren Knospe.
4. *D. odora* (♂) *aprica* (leg. Strauß): 1-blütige Dolde mit 1 kleinen Braktee; Schaft fast völlig reduziert.
5. *D. Bornmülleri*: Laubblatt.
6. *D. demawendica*: Laubblatt von der Rückseite.
7. *D. aretioides*: Laubblatt von der Rückseite (Originalmaterial leg. Pallas).
8. *D. leucotricha*: Laubblatt von der Rückseite.
9. *D. oreodora*: Laubblatt von der Rückseite.
10. *D. revoluta*: Laubblatt von der Rückseite.
11. *D. rhaptodes*: Laubblatt von der Rückseite.
12. *D. cespitosa*: Laubblätter gezähnt und ungezähnt.
13. *D. diapsifolia*: Laubblätter gezähnt und ungezähnt.
14. *D. odora*: Laubblätter gezähnt und ungezähnt.
15. *D. Haussknechtii*: Laubblatt.
16. *D. bryoides*: Laubblatt mit reduzierter Nervatur.
17. *D. ianthina*: Laubblatt mit fächerförmiger Nervatur.
18. *D. tapetodes*: Laubblatt mit fächerförmiger Nervatur.

(Fig. 1—4: Vergr. 2,5:1; Fig. 5: Nat. Größe; Fig. 6—18: Vergr. 5:1)

Tafel IV

Wuchs strauichig/rasig/lockere Polster → Hohlkugelpolster → Vollkugelpolster
 Schaft lang/reduziert, Bsp. 2, Br 3-1 B 1, Br 0



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen des Thüringischen Botanischen Vereins](#)

Jahr/Year: 1943

Band/Volume: [NF 51](#)

Autor(en)/Author(s): Melchior Hans

Artikel/Article: [Entwicklungsgeschichte der Primulaceen-Gattung Dionysia. 156-174](#)