Über Verwandtschaft und Herkunft der Gattungen *Homogyne* und *Adenostyles*.

Von **Friedrich Vierhapper** (Wien).

(Mit Tafel IV.)

Die Kompositen-Gattung *Homogyne* Cass. stimmt in ihrer Verbreitung in weitgehendem Maße mit *Soldanella* überein, denn sie gehört gleich dieser zu den bezeichnendsten Endemiten-Geschlechtern der Gebirge Mittel- und Südeuropas mit dem Massenzentrum in ersteren. In ihrer Gliederung ist sie dieser insoferne ähnlich, als sie in der Wald- und Hochgebirgsstufe durch vikarierende Arten vertreten wird.

Um die uns hier besonders interessierende Herkunft der Gattung festzustellen, bedarf es vor allem einer Klärung ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen. Obwohl nun diese von den Forschern im großen und ganzen ziemlich einheitlich beurteilt werden, hat sich Diels[1]) in seiner grundlegenden Studie über „Genetische Elemente in der Flora der Alpen" über die Herkunft sehr zurückhaltend geäußert. Während er *Soldanella* nebst *Primula* Sectio *Auricula*, *Androsace*, *Veronica* Sectio *Bonarota* ohne Bedenken zum borealen Zweige seines arktotertiären Stammes der autochthonen Alpenflora stellt, erwähnt er *Homogyne* nur anhangsweise als sehr zweifelhaftes Genus, dessen nächste Verwandtschaft die Systematiker bei gewissen afrikanischen Senecioneen suchen, und bemerkt hiezu, daß ein gründliches Studium der alpinen Kompositen sehr erwünscht wäre. Ihm in letzterer Hinsicht vollkommen beipflichtend, habe ich es nun versucht, bezüglich *Homogyne* einen eigenen Standpunkt zu gewinnen. Hiebei ward ich auch auf *Adenostyles* Cass. gelenkt, die gleichfalls eine Charaktergattung der mitteleuropäischen Hochgebirge ist, von ähnlicher Gesamtverbreitung wie *Homogyne* und in mehrere, zum Teil vikarierende Arten gespalten, jedoch nur auf die subalpine Stufe beschränkt. Auch über sie ist sich Diels nicht ins Klare gekommen. Er nennt sie in einem Atem mit *Homogyne* und beruft sich auf Systematiker, die ihre nächsten Verwandten im atlantischen Amerika zu erblicken glauben.

Bevor ich meine Meinung äußere und begründe, will ich in Kürze die Ansichten der bisherigen namhaftesten Kompositen-Systematiker über die Verwandtschaft von *Homogyne* und *Adenostyles* mitteilen. Es geschieht dies in folgender Zusammenstellung.

---

[1]) In Engler, Bot. Jahrb., XLIV. (1910).

Lessing (1832)[1]):

Tribus V. *Eupatoriaceae.*

Subtrib. III. *Eupatorieae*: ? *Shawia*, *Kuhnia*, *Eupatorium*, *Mikania*, *Adenostyles*, *Liatris*, *Carphephorus*.

Subtrib. IV. *Tussilagineae*: *Homogyne*, *Tussilago*, *Nardosmia*, *Petasites*, *Adenocaulon*.

Cassini (1834)[2]):

Tribus 17. Tussilaginées: *Tussilago*, *Nardosmia*, *Petasites*.

Tribus 18. Adénostylées.

I. Calathide radiée: ? *Senecillis*, *Ligularia*, *Celmisia*.

II. Calathide discoide: *Homogyne*.

III. Calathide incouronnée: *Psacalium*, *Adenostyles*, *Paleolaria*.

De Candolle (1836)[3]):

Trib. II. *Eupatoriaceae.*

Subtrib. I. *Eupatoricae.*

Div. III. *Adenostyleae*: *Kuhnia*, *Liatris*, *Carphephorus*, *Eupatorium*, *Mikania*, *Adenostyles* und noch zehn Gattungen.

Subtrib. II. *Tussilagineae.*

Div. I. *Petasiteae*: *Homogyne*, *Nardosmia*, *Petasites*, *Adenocaulon*.

Div. II. *Eutussilagineae*: *Tussilago*, *Celmisia*, *Alciope*, *Brachyglottis*.

Endlicher (1836—1840)[4]) hat De Candolles Einteilung übernommen und unterstellt die *Eupatoriaceae* der Subordo I. *Tubuliflorae.*

Bentham und Hooker (1873)[5]):

Tribus II. *Eupatoriaceae.*

Subtribus 3. *Adenostyleae*: *Kanimia*, *Adenostyles*, *Brickellia*, *Carphochaete*, *Kuhnia*, *Liatris*, *Trilisa*, *Carphephorus*.

Tribus VIII. *Senecionideae.*

Subtribus 2. *Tussilagineae.*

*Involucri bracteae erectae, 1-seriatae: ? *Peucephyllum*, ? *Luina*, *Tussilago*, *Petasites*, *Homogyne*.

**Involucri lati bracteae 2- — pauciseriatae, exterioribus brevioribus: *Cremanthodium*, *Alciope*.

---

[1]) Syn. Gen. Comp. — [2]) Opusc. phyt.

[3]) Prodr., V. — [4]) Gen. plant. — [5]) Gen. plant., II., 1.

Baillon (1886)[1]:

IV. *Vernonieae.*

2. *Eupatorieae*: 14 Gattungen, darunter *Eupatorium*, *Ageratum*, *Stevia*, *Kuhnia* und als letzte *Adenostyles.*

VII. *Heliantheae.*

2. *Senecioneae*: 30 Gattungen, darunter *Senecio* samt *Cacalia* und *Ligularia*, *Doronicum* mit *Arnica*, *Petasites* einschließlich *Homogyne* und *Tussilago*, ? *Luina*, *Alciope*, *Cremanthodium.*

Hoffmann (1894)[2]:

A. *Tubuliflorae.*

II. *Eupatorieae.*

3. *Adenostylinae*: *Kanimia*, *Adenostyles*, *Trilisa*, *Carphochaete*, *Brickellia*, *Barroetea*, *Kuhnia*, *Liatris*, *Gerberia*, *Carphephorus.*

VIII. *Senecioneae.*

2. *Senecioninae*: 39 Gattungen, darunter *Tussilago*, *Petasites*, *Homogyne*, *Alciope*, *Arnica*, *Doronicum*, *Cacaliopsis*, *Luina*, *Peucephyllum*, *Cineraria*, *Cacalia*, *Senecio*, *Ligularia*, *Cremanthodium*, *Brachyglottis.*

Homogyne wurde also von den älteren Systematikern bei den Eupatorieen untergebracht und erst von Bentham und Hooker zu den Senecioneen gestellt. Als ihre allernächsten Verwandten wurden von allen außer Cassini, der sie aber auch in deren nächste Nähe zog, *Petasites*, *Nardosmia* und *Tussilago* angesehen, und Baillon hat sie mit diesen dreien zu einer Gattung (*Petasites*) vereinigt, nachdem sie schon Clusius[3]) und Linné[4]), letzterer samt *Nardosmia* und *Petasites*, zu *Tussilago* gestellt hatten. Weniger allgemein wurden *Alciope* (= *Celmisia* p. p.), *Ligularia*, *Brachyglottis*, *Adenocaulon* usw. als *Homogyne* sehr nahestehend betrachtet, und Cassini war der einzige, der sie mit *Adenostyles*, nebst *Ligularia* und anderen, zu einer Gruppe zusammenfaßte.

Vergleichen wir diese Systeme noch etwas genauer, so finden wir, daß die jüngeren den älteren gegenüber zweifellos einen Fortschritt bedeuten, der durch die größere Zahl der zur Charakterisierung der Gruppen benützten Merkmale bedingt ist. Während Lessing, Cassini und De Candolle nur wenige Eigenschaften der Fortpflanzungsorgane, u. zw. die Geschlechterverteilung im Köpfchen und die Form der Korollen und Griffel und Narben — Lessing überdies die Form der Antheren

---

[1]) Hist. plant., VIII. — [2]) In Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam., IV., 5.
[3]) Stirp. Pann. Hist. (1583), p. 496—499. — [4]) Spec. plant. (1753), p. 865.

und Pollenkörner und die Beschaffenheit des Pappus, De Candolle neben der letzteren auch die Blütenfarbe — heranzogen, haben die jüngeren Autoren, von Bentham und Hooker an, neben den genannten auch Merkmale des Rezeptakulums und Involukrums, den Bau der Infloreszenzen und Charaktere der Vegetationsorgane, wie Blattstellung, Wuchsform und Lebensdauer, diagnostisch verwertet. Und so kam es denn, daß Bentham und Hooker die ersten waren, die *Homogyne* und ihre nächsten Verwandten zu den Senecioneen stellten. Und andererseits haben Lessing und De Candolle, weil sie auf die Griffelform zu viel Gewicht legten, die Gattung *Adenocaulon* zu den Tussilagineen, bzw. Petasiteen, also in die unmittelbare Nachbarschaft von *Homogyne*, gebracht, obwohl sie in der Form der Antheren und in verschiedenen anderen Merkmalen wesentlich von ihnen abweicht und denn auch später von Bentham und Hooker und Baillon bei den Heliantheen, von Hoffmann bei den Inuleen untergebracht wurde. Noch krasser ist es, wenn Cassini in Überschätzung der Bedeutung der Gestalt von Griffel und Narbe die von *Homogyne* im übrigen gänzlich verschiedene und seit Bentham und Hooker als Heleniee angesprochene Gattung *Palafoxia* (als „*Paleolaria*") mit dieser und einigen anderen zu einer Tribus vereinigt und gleichzeitig *Homogyne* von ihren allernächsten Verwandten losreißt. So bedeutsam sich auch die Merkmale des Griffels und der Narbe für die Systematik erweisen, sind sie doch nicht die allein maßgebenden, da von verschiedenen Ursprüngen aus Gleichheit dieser Organe zustande gekommen sein kann.

Ausgehend von der Überzeugung, daß nur die Berücksichtigung der Gesamtheit der Charaktere zu einem natürlichen Systeme führen kann, habe ich die Liste der von den genannten Autoren zur Unterscheidung der Gruppen verwendeten Merkmale insbesondere durch stärkere Heranziehung vegetativer Momente, wie vor allem der Form und Nervatur der Blätter, ergänzt, um mir ein selbständiges Urteil über die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Homogyne* zu bilden. Gleich den meisten anderen Systematikern glaube ich, daß diese Gattung den Tussilagineen *Petasites* samt *Nardosmia* und *Tussilago* zunächst steht. Innerhalb der tubulifloren Kompositen ist sie mit diesen durch folgende gemeinsame Merkmale verbunden. Es sind alle drei Gattungen Stauden mit spiraliger Blattstellung. Ihrer Form nach gehören die Blätter zum „*Petasites*-Typus", das heißt die grundständigen haben langen Stiel und handnervige, rundliche bis breit-dreieckige, an der Basis ± tief ausgebuchtete, am Rande gezähnte, gekerbte, gelappte oder gespaltene Spreite, die stengelständigen stark vergrößerten Grund und kleine bis fehlende Spreite und so Hochblattcharakter. Stengel und Blätter sind oft durch lange, gekrümmte, einzellreihige Deckhaare ± locker wollig

bis dicht filzig. Die Köpfchen sind aufrecht, mittelgroß, vielblütig, heterogam. Die glockige oder walzliche Hülle besteht aus einreihigen, gleichlangen inneren und meist auch aus einigen viel kürzeren äußeren Schuppen („*Senecio*-Hülle"). Der Köpfchenboden ist flach und nackt. Die Pappusstrahlen sind haarig oder sehr kurz bärtig. Die Antheren besitzen ziemlich große Konnektivfortsätze und schmallineale, am Grunde nicht verlängerte, stumpfe oder sehr kurz zugespitzte Hälften. Die reifen Achänen sind walzlich, 5—10 streifig, kahl, mit wohlentwickeltem vielstrahligem Pappus.

Was die Unterschiede der drei Gattungen anbelangt, so hat *Petasites* in der Regel viel- bis wenigköpfige trauben- oder doldentraubenartige Rispen, deren Seitenäste insgesamt einköpfig oder zum Teil zwei- bis mehrköpfig sind, während *Homogyne* ein- bis zweiköpfige, *Tussilago* stets einköpfige Stengel besitzt. Die Köpfchen von *Homogyne* sind gynomonözisch mit zwitterigen Scheiben- und weiblichen Randblüten, die von *Tussilago* androgynisch mit männlichen (unfruchtbar zwitterigen) Blüten der Scheibe und weiblichen des Randes. *Petasites* ist subdiözisch, indem die Köpfchen eines Individuums entweder nur zwitterige oder aber männliche oder sterile (unfruchtbar zwitterige) Honigblüten der Scheibe und weibliche des Randes oder aber nur männliche (unfruchtbar zwitterige) Blüten enthalten[1]). Die Blumenkronen der Zwitterblüten von *Homogyne* und *Petasites*, der männlichen und Honigblüten der letzteren Gattung und der männlichen von *Tussilago* sind strahlig, röhrig mit erweitertem fünfspaltigem Saume, die der weiblichen aller Gattungen sehr engröhrig, bei *Petasites* i. e. S. fünf- oder dreizähnig oder, wie auch bei *Homogyne*, abgestutzt oder etwas nach außen vorgezogen, bei *Petasites* Sectio *Nardosmia* nach außen in eine kürzere oder längere, bei *Tussilago* in eine sehr lange Zunge verlängert. *Homogyne* hat purpurn oder weißlich, *Petasites* ebenso oder gelblich-weiß, *Tussilago* lebhaft gelb gefärbte Blumenkronen. Die Griffel sind bei *Homogyne* fädlich und oben in zwei lange fädliche, fast stielrunde oder an der narbentragenden Innenseite etwas abgeflachte, stumpfe, an der Spitze oft etwas verdickte, außen der ganzen Länge nach papillöse Äste (mit „Fegehaaren") geteilt; bei *Petasites* in den männlichen und Honigblüten an der Spitze keulig verdickt und tiefer oder seichter in zwei innen flache, narbenlose Äste gespalten oder, gleichwie in den männlichen Blüten von *Tussilago*, nur zweilappig, außen bei beiden lang papillös; in den weiblichen Blüten fädlich, oben zweilappig oder, wie auch bei *Tussilago*, in zwei fädliche, innen stets narbentragende, außen sehr kurz papillöse bis fast glatte

[1]) Man vergleiche des Näheren Üxküll-Gyllenband, Phylogenie der Blütenformen und der Geschlechterverteilung bei den Kompositen. Bibl. bot., Heft 52 (1901).

Äste gespalten. Der Pappus ist an den unfruchtbaren Achänen von *Petasites* und *Tussilago* ± verkümmert.

So bedeutsam aber auch die genannten Differenzen in der Verteilung der Geschlechter erscheinen, so sind sie doch nichts mehr als generische Unterschiede, wie sie sich auch sonst vielfach zwischen im übrigen sich zunächst stehenden Artengruppen der Kompositen finden, die wir eben deswegen als eigene Gattungen oder doch Sektionen auffassen. Die Form der Griffel aber steht in Korrelation zum Geschlechte der Blüte, indem in deren zwitteriger Urform die Griffel, ihrer doppelten Aufgabe als Narbenträger und Pollenbürste entsprechend, innen Narbenstreifen und außen Fegehaare oder Papillen tragen, während sie in den männlichen Blüten die ersteren, in den weiblichen die letzteren verloren und dementsprechende Umprägungen ihres Baues erlitten haben. Doch wie dem auch sei, jedenfalls treten diese Unterschiede an phyletischer Wertigkeit ganz beträchtlich zurück gegenüber der weitgehenden Übereinstimmung unserer Gattungen in so wichtigen vegetativen Merkmalen [1]), wie es die Gestalt der Blätter und Hüllen und die Art der Behaarung sind, und sie erscheinen fast weniger bedeutsam als die Differenzen in der Blütenfarbe zwischen *Homogyne* und *Petasites* einerseits und *Tussilago* andererseits, welch letztere uns durch ihr Gelb auf andere nahe Verwandte von *Homogyne* hinweist.

Es kommt da vor allem *Cremanthodium* in Betracht, das, früher unter *Ligularia* gehend, erst im Jahre 1873 [2]) als eigene Gattung aufgestellt wurde. Es sind bisher etwa 25—30 Arten bekannt geworden, die alle Oreophyten der hochasiatischen Gebirge sind. Bentham und Hooker haben die Gattung in die unmittelbare Nachbarschaft von *Homogyne* gestellt, Baillon und Hoffmann sie auch bei den Senecioneen untergebracht. Mit *Homogyne* haben in der Tat viele ihrer Arten große habituelle Ähnlichkeit, doch erweist sie sich bei genauerem Zusehen als viel weniger nahe mit ihr verwandt als *Petasites*, wie dies auch Bentham und Hooker andeuteten, indem sie sie von diesen beiden und *Tussilago* gemeinsam mit *Alciope* als eigene Untergruppe abtrennten. Jedenfalls sind ihre Unterschiede von *Homogyne* größer als ihre Übereinstimmung mit ihr. Gemeinsam sind beiden der ausdauernde Wuchs, die spiralige Blattstellung, die fast stets einköpfigen Stengel, die *Senecio*-Hülle, der nackte Köpfchenboden, die Form der Kronen

---

[1]) Über die Bedeutung solcher für die Systematik vergleiche man Fritsch, Über die Verwertung vegetativer Merkmale in der botanischen Systematik in „Mitt. naturw. Ver. f. Steiermark", Jahrg. 1907.

[2]) Bentham in Hooker, Ic. plant., tab. 1141, 1142. Zur Untersuchung der Gattung hat mir H. Handel-Mazzetti das reiche, von ihm in China gesammelte Material in dankenswerter Weise überlassen.

der Zwitterblüten, der Staubgefäße und des Pappus, die Kahlheit der Achänen usw. In der Blattform ist die Übereinstimmung nur eine partielle. Während bei *Homogyne* die Grund- und Stengelblätter stets nach dem *Petasites*-Typus gestaltet sind, zeigt *Cremanthodium*, entsprechend seiner viel größeren Artenzahl, in dieser Hinsicht eine viel größere Mannigfaltigkeit. Die *Petasites*-Form findet sich nur bei einem Teil seiner Arten[1]). Die breiten Scheiden der Stengelblätter von *C. bulbilliferum* W. W. Sm. stützen sogar Brutknöllchen. Andere Arten besitzen Basalblätter mit fiedernervigen, ganzrandigen Spreiten von elliptischem oder breit- bis schmal-lanzettlichem Umrisse, die allmählich in den Stiel verschmälert (*Arnica*-Typus)[2]) und Stengelblätter, die auf die Spreite reduziert sind. Wieder andere tragen Blätter, die irgendwie die Mitte zwischen der *Petasites*- und *Arnica*-Form einnehmen, oder solche ganz abweichenden Verhaltens, wie *C. pinnatifidum* Benth., dessen Stengelblätter breitscheidigen Grund und fiederspaltige Spreite haben. Überdies sind die Stengel und Blätter von *Cremanthodium* oft kahl oder aber erstere im oberen Teile samt der Hülle durch lange, steifliche, mehrzellreihige Trichome rauhhaarig oder mit anders gearteten Haaren besetzt, während wollig-filzige Bekleidung, wie sie J. D. Hooker[3]) und andere angeben, selten zu sein scheint. Die fast stets einzeln, selten zu zwei oder mehr auftretenden Köpfchen nicken und sind oft viel größer als bei *Homogyne*. Desgleichen die in der Regel halbkugelige Hülle, deren innere Schuppen fast zweireihig, während die äußeren bald kürzer und schmäler, bald breiter und länger — so bei *C. helianthus* (Franch.) W. W. Sm. und *suave* W. W. Sm.[4]) — als jene sind und manchmal wohl auch ganz fehlen. Die Blumenkronen sind gelb oder rötlich[5]), selten weiß gefärbt, die Antheren ragen oft weit aus dem Schlunde. Die Griffel der Zwitterblüten sind stärker als bei *Homogyne*, unter der Teilung mitunter verdickt und tragen breitere, mehr bandförmige, sehr stumpfe Äste mit kräftigeren, gegen die Spitze zu oft längeren Fegepapillen. Die weiblichen Blüten tragen eine sehr ansehnliche Zunge, wenn sie nicht wie bei *C. discoideum* Max. und *campanulatum* (Franch.) Diels[6]), fehlen, so daß die Köpfchen homogam sind und die Hülle mimikryartig die Funktion der Zungen als Schauapparat übernimmt. Bezeichnend ist auch der aromatische Geruch vieler (ob aller?) Arten, der der folgenden Gattung fehlen soll.

Viel näher als mit *Homogyne* ist *Cremanthodium* mit dem eurasiatischen Genus *Ligularia* verwandt, so nahe, daß es schwer ist, die beiden scharf auseinanderzuhalten. „This genus is hardly distinguishable from *Senecio* and *Ligularia*“ sagt J. D. Hooker[7]) von *Cremanthodium*,

---

[1]) Fig. 3. — [2]) Fig. 4. — [3]) Flor. Brit. Ind., III. (1882). — [4]) Fig. 4. — [5]) Fig. 5. — [6]) Fig. 6. — [7]) Flor. Brit. Ind., l. c.

und es sind denn auch Zwischenformen bekannt geworden, wie das erst jüngst beschriebene *C. microcephalum* H.-M.[1]). Man kann sagen, daß sich *Cremanthodium* zu *Ligularia* ähnlich verhält wie *Homogyne* zu *Petasites*, das heißt wie ein Oreophyten-Geschlecht zu einem solchen der Waldstufe, nur mit dem Unterschiede, daß die Kluft zwischen den beiden letztgenannten Gattungen eine viel tiefere ist. Den Cremanthodien mit Blättern vom *Petasites*-, *Arnica*- und Übergangs-Typus entsprechen analoge Sippen von *Ligularia*[2]). So hat *L. sibirica* (L.) Cass. *Petasites*-, *L. glauca* (L.) Hoffm. *Arnica*-Blätter. Die Köpfchen von *Ligularia* sind stets zu teils reichen, teils armen Infloreszenzen vereinigt, die entweder traubenartig, wie bei *Petasites*, oder schirmrispig sind, wofür bei dieser Gattung kein Analogon, im allgemeinen kleiner als bei *Cremanthodium* und um so kleiner, je zahlreicher sie vorhanden sind. In einer jüngst erschienenen Studie läßt übrigens D. Szymkiewicz[3]) nur die Formen mit traubigen Infloreszenzen als Ligularien gelten, während er die mit rispigen zu *Senecio* rechnet. Die äußeren Schuppen der meist glockigen, seltener halbkugeligen Hüllen sind stets kleiner als die inneren. Die Blüten der Scheibe sind zwitterig, die des Randes weiblich mit zungenförmiger Krone. Die Blütenfarbe ist gelb. Die Griffel sind im allgemeinen denen von *Cremanthodium* ähnlich, wenn auch schwächer, und erinnern an manchen Arten dadurch, daß die obersten Fegepapillen verlängert, also „Fegehaare" sind, an die von *Senecio*. Der Pappus ist bei gewissen Typen (*Senecillis*) verkümmert.

Noch weiter entfernt von *Homogyne* ist *Alciope*, eine kleine Gattung des südwestlichen Kaplandes, die seit Cassini, der sie fälschlich als *Celmisia* bezeichnete, von den Systematikern der Ähnlichkeit der Griffel wegen in die nächste Nähe unserer Gattung gestellt wurde. Diese Ähnlichkeit aber besagt wenig gegenüber so schwerwiegenden Merkmalen wie die dachige, vielreihige Hülle, die am Grunde pfeilförmigen Antheren und die behaarten, vielnervigen Achänen, durch die sich *Alciope* von *Homogyne* unterscheidet. Noch weniger gerechtfertigt ist es, wenn De Candolle und, ihm folgend, Endlicher die seit Bentham und Hooker als Astereen geltenden neuseeländischen Celmisien zu den Tussilagineen ziehen.

Schließlich kommen auch *Brachyglottis*, *Peucephyllum* und *Luina*, deren erstere De Candolle den Tussilagineen einverleibt hat, während die beiden letzteren erst von Bentham und Hooker, allerdings mit Fragezeichen, hier untergebracht wurden, zu keinem ernstlichen Vergleiche in Betracht. Abgesehen davon, daß alle diese drei schon durch ihre Beblätterung von jener Gruppe total verschieden sind, hat *Luina*

[1]) Handel-Mazzetti in Anz. d. Akad. d. Wiss. Wien, 1920, Nr. 15. — [2]) Fig. 1 u. 2. — [3]) In „Kosmos", Bull. Soc. Copern. à Leopol., 1922, S. 603.

(zwei Arten im Kaskadengebirge Nordamerikas) homogame Köpfchen und gekielte Hüllschuppen; die eine ihrer Arten, *L. hypoleuca* Benth., ist ein Halbstrauch mit an der Basis zugespitzten Antherenhälften, die andere, *L. stricta* (Greene)[1]) Robinson[2]) = *L. Piperi* Robinson[3]), eine Staude mit *Arnica*-Blattypus und traubenartigen Infloreszenzen, die *Luina* s. s. mit *Cacaliopsis* verbindet und vielleicht als eigene Gattung zu werten ist. *Peucephyllum* (eine Art im sonorischen Gebiete Mexikos), das ich nur nach der Beschreibung kenne, ist ein drüsig-klebriger Strauch mit gleichfalls homogamen Köpfchen, dreieckigen Anhängseln der Griffeläste, stark behaarten Achaenen und sehr ungleich langen Pappusborsten und *Brachyglottis* (eine Art in Neuseeland) ein Baum mit sehr kleinen, in Menge zu umfangreichen Rispen gehäuften Köpfchen, spreublättrigem Rezeptakulum, pinseligen Griffelästen und papillös behaarten Achänen. Während gegen die der Beschaffenheit der Hülle wegen erfolgte Einreihung dieser drei Gattungen bei den Senecioneen wohl nichts einzuwenden ist, läßt sich gegen die Vereinigung von *Luina* mit den Tussilagineen, die lediglich auf Grund der Übereinstimmung im Bau der Griffel geschah, sagen, daß dieses Merkmal allein absolut nicht maßgebend sein kann, da sich Griffel von derartig einfachem Bau auch sonst vielfach bei im übrigen fernab voneinander stehenden Kompositen finden, nicht nur innerhalb der Senecioneen (*Alciope*), sondern auch bei Inuleen (*Adenocaulon*), Heliantheen (*Palafoxia*) usw. Gehört nun *Luina* nicht neben *Homogyne*, so noch viel weniger *Peucephyllum* und *Brachyglottis*, die auch in den Griffeln nicht mit dieser übereinstimmen.

*

Was nun *Adenostyles* anbelangt, so gehört sie nach allen früher genannten Systemen zu den Eupatorieen. Von den älteren Systematikern, von Lessing bis Endlicher, wurden dieser Gruppe auch die Tussilagineen untergeordnet, die dann erst Bentham und Hooker zu den Senecioneen zogen. Baillon, der die Eupatorieen als Unterabteilung der Vernonieen führte, stellte *Adenostyles* an den Schluß der ersteren und behauptete, daß sie eine Art Bindeglied sei zwischen diesen und den Senecioneen: „Les Adenostyles, qui rattachent manifestement cette série[4]) aux Seneçons par l'intermediaire des Petasitées“ und *Adenostyles* est „Genus ab *Eupatorio* adspectu, foliis et costis 10 fructus diversum, a nonnullis cum Tussilagineis nonnihil affinibus adsociatum, Senecionideas enim cum Eupatorieis connectens“.

Mich selbst führten vergleichend-morphologische Betrachtungen zu der Ansicht, daß *Adenostyles* nicht als Zwischenform zwischen Eupatorieen

[1]) In Pittonia, II. (1889), S. 21. — [2]) In Proc. Am. Ac., XLIX. (1913), S. 514. — [3]) In Bot. Gaz., XVI. (1891), S. 43, t. 6, f. 1—6. — [4]) *Vernonieae-Eupatorieae.*

und Senecioneen aufzufassen ist, sondern unbedingt zu letzteren gehört. Insbesondere sind es vegetative Merkmale, die mir diese Stellung zu rechtfertigen scheinen. So vor allem die *Petasites*-Form der Blätter mit langen Stielen und großen handnervigen, rundlichen, am Grunde ausgebuchteten und am Rande grob gezähnten Spreiten und speziell der stengelständigen mit bei einem Teil der Arten mächtig ausgebildetem, zweiöhrigem Grunde, die bei den Tussilagineen wiederkehrt, während sie den Eupatorieen vollkommen fremd ist. Dazu noch die spiralige Blattstellung, die bei den Senecioneen Regel, bei den Eupatorieen dagegen Ausnahme ist, und die *Senecio*-Hülle, in deren Besitz sich unsere Gattung innerhalb der *Eupatorieae-Adenostylinae* Hoffmanns nur mit der im übrigen gänzlich verschiedenen *Kanimia* teilt, und die auch unter den übrigen Eupotarieen selten ist, wie denn auch das europäische *Eupatorium cannabinum* eine dachige Hülle nebst gegenständigen Blättern besitzt. Auch von den übrigen bezeichnenden Merkmalen unserer Gattung spricht keines gegen ihre Zugehörigkeit zu den Senecioneen. Alle Arten sind Stauden. Die Blätter sind kahl oder unterseits von ähnlichen Haaren wie bei den Tussilagineen wollig-filzig. Die Infloreszenzen sind stets Schirmrispen mit zahlreichen kleinen, wenig(3)- bis viel(40)blütigen, homogamen Köpfchen. Die schmalwalzliche bis glockige Hülle besteht aus wenigen einreihigen, gleichlangen inneren und meist auch einer kleineren äußeren Schuppe. Der Köpfchenboden ist flach und nackt. Die Blüten sind zwitterig mit vielstrahligem, haarigem Pappus und strahliger, röhrig-trichteriger, rötlich oder weiß gefärbter Krone mit vier-, selten fünfspaltigem Saume. Die Filamente können ausnahmsweise verwachsen sein („*Adenostylium*“ Rchb.), die Antheren besitzen ziemlich große Konnektivfortsätze und schmallineale, am Grunde nicht verlängerte, stumpfe Hälften. Die Griffel sind unter der Teilungsstelle nicht oder wenig verdickt und tragen fädliche, innen abgeflachte, außen der ganzen Länge nach papillöse, ± stumpfliche Äste. Die Achänen sind kahl und zehnrippig.

Halten wir nun Umschau, womit *Adenostyles* zunächst verwandt ist, so werden wir zunächst auf *Cacaliopsis* gewiesen, einen nordamerikanischen Typus, dessen einzige Art Asa Gray seinerzeit[1]) als *Adenostyles nardosmia* beschrieben, später[2]) aber unter dem Namen *Cacaliopsis* zu einer eigenen Gattung erhoben hat. Diese stimmt nun in der Tat in der Gestalt des Griffels fast völlig mit *Adenostyles* überein, weicht aber im übrigen durch die viel tiefer gespaltenen Blattspreiten, die rispigen, armköpfigen Infloreszenzen mit viel größeren Köpfchen, die reicherblättrige Hülle, die gelben Korollen, exserten Antheren usw.

[1]) Proc. Am. Ac., VIII. (1873), S. 631.
[2]) A. a. O., XIX. (1883), S. 15.

so weitgehend von ihr ab, daß von einer Vereinigung der beiden zu einem Genus gar keine Rede sein kann. Um die Beziehungen zwischen *Adenostyles* und *Cacaliopsis* besser zu verstehen, ist es nötig, *Cacalia* ins Auge zu fassen, eine große amerikanisch-eurasiatische Gattung, die, wie *Ligularia*, mit *Senecio* zunächst verwandt und von ihm kaum scharf zu trennen ist, mit spiraliger Blattstellung und sehr mannigfaltiger Gestalt der Blätter, indem neben *Petasites*- und *Arnica*-artigen auch schildförmige vorkommen — *Psacalium* Cassini mit mehreren mexikanischen Arten — oft wolliger Behaarung, rispigen bis ± ausgesprochen ebensträußigen Infloreszenzen, mittelgroßen reichblütigen bis kleinen armblütigen, stets homogamen Köpfchen, weißen oder rötlichen Korollen, an der Spitze stark verbreiterten, unten kurz, oben länger papillösen Griffelästen usw. Von dieser Gattung unterscheidet sich nun *Cacaliopsis* durch nichts anderes als durch die außen ihrer ganzen Länge nach mit kurzen Fegepapillen besetzten, an der Spitze abgerundeten aber nicht verbreiterten Griffelschenkel. Und von *Adenostyles* gilt ganz das Gleiche. Auch sie steht zweifellos in sehr nahen Beziehungen zu *Cacalia*. Es ist sehr bezeichnend, daß Clusius[1]) und Linné[2]) *Adenostyles* unter dem Namen *Cacalia* geführt haben. Während aber *Cacaliopsis* amerikanischen, steht *Adenostyles* ostasiatischen *Cacalia*-Arten zunächst, wie insbesondere der *C. nikomontana* Mats. aus Japan, die ihr im Blatt- und Behaarungstypus, in dem Aussehen der Infloreszenz, der Größe der Köpfchen, Beschaffenheit der Hülle usw. recht nahe kommt, oder der japanisch-dahurischen *C. auriculata* DC. mit an der Basis geöhrten Stengelblättern, aber viel lockererer Infloreszenz. Auch unter den Arten der großen Gattung *Senecio*, die durch noch breiter abgestumpfte, an oder unter der Spitze einen Kranz ausgesprochener Fegehaare tragende und darunter außen kurz papillöse oder kahle Griffeläste ausgezeichnet ist, gibt es einzelne, die *Adenostyles* in der Blattgestalt, dem Bau der Infloreszenz usw. sehr ähnlich sind, u. zw. auch wiederum altweltliche Typen, wie vor allem der homogame kleinasiatische *S. platyphyllus* DC., der bezeichnenderweise auch als *Adenostyles pontica* beschrieben worden ist[3]). Es hieße ja die Bedeutung des Blatt- und Infloreszenz-Charakters überschätzen, wollte man aus der Übereinstimmung zweier Sippen in dieser Hinsicht neben immerhin beträchtlicher Verschiedenheit im Griffelbau auf eine allzu nahe Verwandtschaft der beiden schließen; daß aber gerade die Blattform für die Systematik von *Senecio* sehr wichtig ist, geht daraus hervor, daß verschiedene natürliche Sektionen der großen Gattung, wie *Annui* (*S. vulgaris* etc.), *Jacobaea*, *Incani*

---

[1]) Stirp. Pann. Hist. (1583), p. 500—501: *Cacalia* glabro folio und incano folio.

[2]) Spec. plant., ed. 1 (1753), p. 836: *Cacalia alpina*.

[3]) Von C. Koch in Linnaea, XIII. (1839), S. 696.

(*S. cineraria* etc.), *Pericallis* (*S. cruentus* und andere makaronesische Arten), durch eigene Blattgestalten gekennzeichnet sind.

Doch sei dem wie immer, jedenfalls hat *Adenostyles* den Rang einer selbständigen Gattung und jedenfalls gehört sie zu den Senecioneen, also in die gleiche Hauptgruppe wie *Homogyne* wenn sie ihr auch nicht so nahe steht, wie man es nach Cassinis System erwarten sollte.

*

Bevor wir uns nun über die mutmaßliche Herkunft unserer Gattungen äußern, wollen wir nur noch einen Blick auf ihre Verbreitung werfen. Es zeigt sich da, daß die Gattungen, die einander morphologisch zunächst kommen, auch geographisch in nahen Beziehungen stehen. Die Tussilagineen haben den Schwerpunkt ihrer Verbreitung in der alten Welt, u. zw. vornehmlich in Europa. Am weitesten verbreitet ist *Petasites*, dessen Areal den größten Teil von Europa nebst der nordafrikanischen Küste, Sibirien und zirkumpolar einen großen Teil des arktischen Gebietes umfaßt, wozu noch einzelne Teilareale in Ostasien und Japan kommen; *Tussilago* ist der Hauptsache nach eurasiatisch, reicht aber nur bis zum Himalaya nach Osten; die zur Hälfte oreophytische Gattung *Homogyne* ist rein europäisch. Mit dieser Gattungsgruppe stehen die Genera *Ligularia* und *Cremanthodium* in einer Art pseudovikaristischen Verhältnisses, indem ihr Hauptsitz Ostasien ist, von wo aus erstere einzelne Vorposten (*Ligularia sibirica* und *glauca*) bis nach Mitteleuropa sendet, während letztere, ihre oreophytische Vikaristin, ganz auf die Gebirge Hochasiens beschränkt ist. In Amerika, wo die *Ligularia*-Sippschaft fehlt, ist die monotypische *Cacaliopsis* endemisch und hat *Cacalia* ihr Hauptareal, während sie in Ostasien eine geringere Rolle spielt, von hier aus in einer subarktischen Art (*C. hastata*) bis in den Ural nach Westen vorstößt und in Mittel- und Südeuropa durch *Adenostyles* ersetzt wird.

Versuchen wir es nun noch, die Frage nach der Herkunft zu beantworten, so können wir dies wohl unter der Annahme tun, daß unsere Gattungen im allgemeinen dort entstanden sind, wo sie heute noch das Schwergewicht ihrer Verbreitung haben, und daß die Oreophyten aus entsprechenden Formen tieferer Lagen hervorgegangen sind. Wir glauben ferner mit Üxküll-Gyllenband, daß innerhalb der Kompositen die Formen mit homogamen Köpfchen, so weit sie nicht sekundär entstanden, ursprünglicher sind als die mit heterogamen, und halten überdies die mit fädlichen, außen der ganzen Länge nach gleichmäßig papillösen Griffelästen[1]) für älter als die mit an der Spitze verbreiterten und länger papillösen analogen Organen, an die sich als jüngste jene

[1]) Es handelt sich immer um die der Zwitterblüten.

schließen, deren Griffeläste an der Spitze Anhängsel und einen Kranz von Fegehaaren besitzen. Darnach sind unter den Tubulifloren die Vernonieen und Eupatorieen die ältesten Gruppen. Von unseren Gattungen kommen ihnen *Cacaliopsis* und *Adenostyles* zunächst, während *Cacalia*, der Form ihrer Griffel nach, schon etwas mehr abgeleitet erscheint. Sekundäre Merkmale zeigen auch die Tussilagineen durch ihre bereits heterogamen Köpfchen, wozu bei *Petasites* und *Tussilago* noch, im Zusammenhange mit dem Verluste der Fruchtbarkeit der Scheibenblüten — wie bei *Calendula* —, eine starke Modifikation der Griffeläste und überdies eine Sonderung der Sprosse in blühende und assimilierende kommt, während *Homogyne* in diesen Hinsichten primitiv geblieben ist und sich nur, gleich *Tussilago*, durch die Zwei-, bzw. Einzahl der Köpfchen als abgeleitet erweist. Beim Versuche, *Homogyne* auf vielköpfige Formen zurückzuführen, dürfen wir nicht in *Petasites* mit seiner komplizierten Geschlechterverteilung und eigenartigen Vegetationsrhytmik die Stammeltern sehen, müssen vielmehr an heute bereits ausgestorbene Sippen mit *Petasites*-Beblätterung, reichen traubig-rispigen Infloreszenzen, homogamen Köpfchen, Eupatorieen-Griffel und einerlei Trieben denken, von denen die rezenten *Petasites*-Arten selbst neben *Tussilago* und *Homogyne* ihren Ursprung nahmen. Diesen hypothetischen Stammsippen kommt unter den rezenten Senecioneen wohl *Cacaliopsis* zunächst. Von *Petasites* nähert sich ihnen in bezug auf die Vegetationsorgane der mediterrane *P. fragrans* Presl mit seinen relativ großspreitigen Stengelblättern am meisten.

Was die Gattungen *Ligularia* und *Cremanthodium* betrifft, die nach der Verteilung der Geschlechter im Köpfchen wohl am vorgeschrittensten sind — die Homogamie bei einzelnen Cremanthodien ist wohl sekundär —, nach der Ausbildung der Griffeläste aber auf mittlerer und nach dem Besitz von einerlei Trieben auf niederer Entwicklungsstufe stehen, so liegt wohl die Annahme nahe, daß die einköpfige letztere aus der mehrköpfigen ersteren in Anpassung an die Verhältnisse der Hochregion hervorgegangen ist, ähnlich wie wir uns *Homogyne* in konvergenter Entwicklung aus *Petasites*-artigen Vorfahren entstanden denken, während der *Cacalia*-Typus keine Oreophyten hervorgebracht hat.

Angehörige der Senecioneen wie *Luina* oder anderer Gruppen wie *Adenocaulon* usw., die man lediglich wegen ihrer Ähnlichkeit in den Griffeln in enge Verbindung mit *Homogyne* gebracht hat, stehen ihr phyletisch durchaus nicht nahe, sind vielmehr ursprüngliche, alte Typen anderer Entwicklungsreihen, während im Gegenteil *Senecio*-Arten mit *Adenostyles*-Tracht und abgeleiteter Griffelgestalt mit „Anhängsel“ und „Fegehaarkranz“, wie gewisse japanische Sippen, und *S. platyphyllus* aus Kleinasien einer Weiterentwicklung über das Stadium von

Cacalia hinaus, mit der sie aufs innigste zusammenhängen, ihren Ursprung verdanken.

Nach ihrer im vorausgehenden geschilderten Gesamtverbreitung, ihren nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen, deren keine nach Afrika weist, ihrem zum Teil sehr kleinen Umfang und der im allgemeinen scharfen Abgrenzung ihrer Arten, deren manche nur mehr reliktartig auftreten, lassen sich unsere Gattungen als typische Vertreter der arktotertiären Flora erkennen. Von den europäischen besitzt namentlich *Petasites*, der, wie bereits gesagt, der Hauptsache nach subarktisch-zirkumpolare und eurosibirische Verbreitung, aber auch einzelne Vertreter im Mediterrangebiete, in Ostasien und Japan hat, ein ausgesprochen arktotertiäres Areal mit besonderer Förderung in Europa. Der erst vor kurzem in Nordalbanien aufgefundene halboreophytische *P.* (*Nardosmia*) *Dörfleri* Hayek[1]), der dort nur ein sehr beschränktes Gebiet inne hat, macht, wie mir sein Entdecker I. Dörfler mitteilt, an Ort und Stelle den Eindruck einer aussterbenden Pflanze. Er ist zweifellos, wie die ebenfalls nordalbanische *Forsythia europaea*, ein Tertiärrelikt. In diesem Zusammenhange sei auch darauf hingewiesen, daß Bentham und Hooker an den von ihnen untersuchten *Cacalia*-Arten nur unreife Achänen mit unfertigen Keimlingen gefunden haben. Und wie anscheinend *Cacalia* im Rückgange begriffen und *Petasites Dörfleri* dem Aussterben nahe ist, so sind wohl seit der Tertiärzeit manche Tussilagineen ausgestorben und unter ihnen auch jene homogamen Stammformen der rezenten Sippen, deren seinerzeitige Anwesenheit in Europa wir auf Grund phyletischer Erwägungen annehmen müssen. Wahrscheinlich war es die Eiszeit, die ihnen ein Ende bereitete. Wie sie verbreitet waren, wie und wo sie *Petasites*-Arten ausgliederten, ob und wie das ursprüngliche Bild durch nachträgliche Wanderungen verändert wurde, vermögen wir nicht zu beurteilen. *Homogyne* dürfte wohl nur in Europa aus derartigen Stammformen entstanden sein. Auch *Adenostyles* ist wohl nur europäischen Ursprunges, aber aus anderen Eltern hervorgegangen und auf niedrigerer Entwicklungsstufe stehen geblieben. Beide Gattungen scheinen uns typische Vertreter des arktotertiären Stammes[2]) unserer autochthonen Alpenflora zu sein, doch wagen wir es nicht, zu entscheiden, ob sie zum borealen oder meridionalen Zweige desselben gehören oder eine Mittelstellung zwischen beiden einnehmen. Beide sind gleich dem eingangs erwähnten Primulaceen-Geschlechte *Soldanella* ausgesprochen mitteleuropäisch-alpin und dies nicht nur im geographischen, sondern auch im genetischen Sinne.

---

[1]) In Denkschr. d. Ak. d. Wiss. Wien, m.-n. Kl., 94. Bd., 1917, S. 196.

[2]) Im Sinne von Diels.

Erklärung der Tafel IV.

Fig. 1. *Ligularia brachyphylla* H.-M. Yünnan: Dschungdien (Handel-Mazzetti, Iter sinense 1914—1918, Nr. 4779). — Fig. 2. *L.* sp. (aff. *pleurocaulis* [Franch.]). Yünnan: Dschungdien (H.-M., Nr. 4621). — Fig. 3. *Cremanthodium* sp. (aff. *bulbilliferum* W. W. Sm.). Yünnan: Lidjiang (H.-M., Nr. 3635). — Fig. 4. *C. suave* W. W. Sm. Setschwan: Muli (H.-M., Nr. 7146). — Fig. 5. *C. rhodocephalum* Diels. Yünnan: Lidjiang (H.-M., Nr. 3634). — Fig. 6. *C. campanulatum* (Franch.) Diels. Yünnan: Lidjiang (H.-M., Nr. 3636).

Fig. 1 u. 3 mit *Petasites-*, 2 u. 4 mit *Arnica-*, 5 u. 6 mit eigenem Blatt-Typus. Fig. 1—5 mit heterogamen, 6 mit homogamen Köpfchen.

In etwas mehr als $^1/_3$ der natürlichen Größe. — H. Handel-Mazzetti phot.

Die Stellung der Uredineen und Ustilagineen im System der Pilze.

Von **Erwin Janchen** (Wien).

Die Homologie von Ascus und Basidie wird schon seit langem als wahrscheinlich betrachtet und ist durch die neueren zytologischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen mit Sicherheit bewiesen worden [1]). Jedoch wird in der Literatur der letzten Jahre ein wichtiger, damit zusammenhängender Punkt merkwürdig wenig berührt, das ist die Frage, ob die ungeteilte Basidie der Hymenomyceten oder die gefächerte Basidie der Auriculariaceen und Coleosporiaceen oder gar das Promyzelium der typischen Uredineen und der Ustilagineen als die ursprünglichste Form der Basidie anzusehen ist; und doch ist gerade die Entscheidung dieser Frage für die Systematik der gesamten Basidiomyceten von ausschlaggebender Bedeutung. Obwohl es im vorhinein klar zu sein scheint, daß man nur die ungeteilte Basidie, die sogenannte Autobasidie oder Holobasidie, direkt mit dem Ascus homologisieren kann, wird doch die seit De Barys und Brefelds Zeiten eingebürgerte Anordnung, die mit den Ustilagineen beginnt, dann die Uredineen folgen läßt und mit den Hymenomyceten und Gastromyceten abschließt, auch noch in den neuesten Darstellungen des Pilzsystemes [2]) noch immer beibehalten.

---

[1]) H. Kniep, welcher sich um die Vertiefung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete die größten Verdienste erworben hat, bezeichnete bereits im Jahre 1916 die Ähnlichkeit der Vorgänge, welche sich bei der Bildung des Ascus und der Basidie abspielen, als „so auffallende, daß jeder Zweifel an der Homologie beider Organe, falls ein solcher noch bestehen sollte, verstummen muß“ (Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten, IV., S. 359, vgl. Fußnote 2 auf S. 174).

[2]) Wichtige neuere Gesamtübersichten der Pilze:

Lotsy J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte, I. (Jena, 1907), S. 418—745.

Phot. von H. Handel-Mazzetti.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 072

Autor(en)/Author(s): Vierhapper Friedrich

Artikel/Article: Über Verwandtschaft und Herkunft der Gattungen Homogyne und Adenostyles. 150-164