

Über eine angebliche *Drymaria* Australiens nebst Bemerkungen über die Staminaldrüsen und die Petalen der Caryophyllaceen.

Von

Joh. Mattfeld.

Mit 3 Tafeln.

I. *Drymaria filiformis* Benth.

Die Gattung *Drymaria* Willd. (*Caryophyllaceae-Polycarpeae*) ist mit etwa 70 Arten in Amerika beheimatet mit zwei besonders artenreichen Zentren in Mexiko und Peru. Eine Art, die einer *Stellaria media* habituell sehr ähnliche *Drymaria cordata* (L.) Willd. ist pantropisch; es ist aber noch nicht sicher, ob dieses Areal ursprünglich ist oder ob es, von Amerika ausgehend, auf sekundärer Verschleppung beruht; jedenfalls aber ist auch diese Art im tropischen Amerika besonders reichlich und weit verbreitet. Bei dieser rein amerikanischen Richtung der Gattung ist es sehr merkwürdig, daß Australien eine endemische Art besitzen soll, nämlich *Dr. filiformis* Benth. Bei der Bearbeitung einiger Caryophyllaceen von Neuguinea hatte ich diese Art in Betracht zu ziehen und es stellte sich bald heraus, daß sie auch nicht ein einziges der charakteristischen Gattungsmerkmale von *Drymaria* besitzt, sondern in allen Merkmalen eine *Stellaria* ist!

Die wichtigsten Gattungsmerkmale von *Drymaria* sind: einheitlicher, oben in drei Narbenäste geteilter Griffel, dreiklappige Kapseln und ferner der Besitz von Nebenblättern, zwei- oder mehrteiligen Petalen und fünf (oder weniger) episepalen Staubblättern. Demgegenüber gibt schon Bentham (Fl. Austral. I. 1863, 162) für seine *Drymaria filiformis* an, daß sie eine sechsklappige Kapsel und einen „außerordentlich kurzen Griffel, der in drei kurze Narbenäste geteilt ist“, habe und daß Nebenblätter fehlen. Es sind neuerdings einige echte Drymarien aus Peru bekannt geworden, bei denen die Nebenblätter abortiert sind; die Blätter eines Paares stoßen dann aber mit ihren basalen Rändern nur aneinander und sind nicht scheidig verbunden (vgl. Mattfeld, Notizblatt Bot. Gart. Mus. XIII. 1936, 437, 440). Bei *Drymaria filiformis* aber bilden die Blätter an der Basis eine kurze Scheide; sie verhalten sich also wie eine echte Alsinee und können keine Nebenblätter verloren haben. Ganz ent-

schieden aber spricht das Verhalten des Fruchtknotens und der Kapsel gegen eine Gattungszugehörigkeit zu *Drymaria*. Von einem gemeinsamen Griffel ist gar nichts zu bemerken; vielmehr sind die drei Griffel bis zum Grunde vollständig frei. Freilich sind die etwas verhärteten Basalteile der Griffel, wie das bei manchen Alsineen vorkommt, zu einer kleinen Platte verbunden, an der unten die Leitfäden als die Überreste der Scheidewände ansetzen und an die seitlich die Kapselzähne grenzen (Taf. VII, Fig. 3), das ist aber kein einheitlicher Griffel, wie er bei *Drymaria* ausgebildet ist (Taf. IX, Fig. 27), und zudem bricht diese Platte leicht in drei Teile auseinander. Die Kapsel ist lang und schmal zylindrisch und ein- einhalb bis zweimal so lang wie der Kelch; das obere Drittel ist in sechs schmale Zähne gespalten, die sich leicht bis zum Grunde der Kapsel trennen (Taf. VII, Fig. 2, 4—6). Bei *Drymaria* ist die Kapsel gewöhnlich eiförmig bis kugelig und teilt sich immer in drei breite Klappen. Die zweispaltigen Blumenblätter und das Fehlen der alternisepalen Staubblätter hat *Dr. filiformis* zwar mit den echten Drymarien aber auch mit Gattungen der Alsineen, z. B. *Stellaria*-Arten, gemeinsam. Die Fruchtmerkmale schließen unsere Art aber eindeutig aus *Drymaria* aus; und in demselben Sinne spricht auch der Bau des Blütenbodens. Bei *Drymaria* sind die Basalteile der Filamente zu einem Kragen verwachsen, der sich eng an den Fruchtknoten anlegt und an dessen Außenseite die Petalen sitzen (Taf. IX, Fig. 27; vgl. auch die Abb. von *Drymaria cordata* Willd. in Martius, Fl. Brasil. XIV. II. tab. 60, Fig. 7; *Dr. frankenioides* Kunth, in Humboldt, Bonpland et Kunth, Nova Genera VI. tab. 515, fig. 4; *Dr. leptoclados* Hemsley, Biolog. Centr. Amer. Bot. I. tab. 3, fig. 4). Bei *Drymaria filiformis* dagegen ist die Achse trichterförmig eingetieft, oder mit anderen Worten, es sind die Basalteile der Kelchblätter, Blumenblätter und Staubblätter zu einem Trichter verwachsen (Taf. VII, Fig. 1), wie das mehrfach bei Alsineen vorkommt und z. B. besonders ausgeprägt bei *Stellaria* sect. *Larbraeae*. Die Organisation der Blüte unserer Art ist also ganz verschieden von der der Gattung *Drymaria*. Die habituelle Ähnlichkeit mit den mexikanischen *Drymaria effusa* A. Gr. und *Dr. tenella* A. Gr., mit denen Benthams seine *Dr. filiformis* vergleicht, hat nichts zu sagen, denn einjährige Caryophyllaceen nehmen häufig in allen Gattungen (*Gypsophila*, *Stellaria*, *Minuartia*, *Arenaria*, *Sagina* etc.) eine ähnliche Wuchsform mit fädlichen dünnen Ästen an. Die Merkmalskombination, die *Drymaria filiformis* auszeichnet, ist charakteristisch für die Gattung *Stellaria* und jene Art ist auch in allen Dingen eine echte *Stellaria*:

***Stellaria filiformis* (Benth.) Mattf. comb. nov. — *Drymaria filiformis* Benth., Fl. Austral. I. (1863) 162; F. v. Mueller, Syst. Census Austr. Pl. (1882), 27; Second Census (1889), 46; Ch. Moore, Fl. New South Wales (1893), 517; J. M. Black, Fl. South Austr. (1924), 233; A. J. Ewart, Fl. Victoria (1930), 496; Gardner, Enum. Austr. occid. (1930), 43; Pax in Engler-Prantl, Die**

Natürl. Pflanzenfam. III. 1. b. (1889), 86; 2. Aufl. 16c (1934) 307. — Durch das südliche Australien von Westaustralien bis Victoria und Neu-Süd-Wales verbreitet, aber offenbar nirgends häufig.

Die Zahl der Staubblätter wechselt von 5 episepal bis 3 vor den drei inneren Kelchblättern; zuweilen ist aber noch ein sechstes epipetales Staubblatt vorhanden. Bemerkenswert sind ferner die verhältnismäßig großen Staminldrüsen, die rechts und links in petaloide, weiße Zipfel ausgewachsen sind, so daß die Staubblätter den tief geteilten Blumenblättern sehr ähnlich werden. — Pflanzengeographisch war eine endemische australische Art der sonst rein amerikanischen Gattung *Drymaria* etwas unbehaglich. In das Areal von *Stellaria* paßt die Art aber sehr gut; denn diese Gattung ist fast über die ganze Erde verbreitet und hat auch eine Anzahl endemischer Arten in Australien und Neuseeland. Schwieriger ist es, die nähere Verwandtschaft der *Stellaria filiformis* innerhalb dieser Gattung zu bestimmen, da *Stellaria* systematisch nur wenig durchgearbeitet ist. Die australisch-neuseeländischen Arten gehören ziemlich verschiedenen Typen an und scheinen untereinander nicht besonders nahe verwandt zu sein. Immerhin hat die ebenfalls einjährige *Stellaria multiflora* Hook. einiges mit unserer Art gemeinsam (Diagramm, nur die episepalen Staubblätter entwickelt, schmale Blätter). Habituell ähnliche Stellarien gibt es in Asien und Amerika. Überraschend ähnlich ist auf den ersten Blick besonders *Stellaria alsinoides* Boiss. et Buhse aus Persien (z. B. Bornmüller nr. 3321), deren dünne Äste sich ähnlich verzweigen und die auch im Bau des Blütenbodens und im Abort der alternisepalen Stamina (Taf. VII, Fig. 9) mit *Stellaria filiformis* übereinstimmt. Ihr Blütenbau ist aber tetramer mit 2 Griffeln und daher wurde für sie eine besondere Sektion *Pseudalsine* Boiss. aufgestellt. Unsere Art gehört in die Sect. *Eustellaria* Fenzl subsect. *Larbraeae* (St. Hilare) Fenzl. Mit der in Asien und Nordamerika verbreiteten *St. umbellata* Turczan. hat sie z. B. die sehr langen Kapseln gemeinsam; doch hat jene 10 Staubblätter und keine Blumenblätter. Ziemlich ähnlich ist auch die nordamerikanische *Stellaria nitens* Nutt., die auch im Diagramm ganz mit *St. filiformis* übereinstimmt (Sep. 5, Pet. 5, Stam. meist nur die 3 vor den inneren Sep., Carp. 3), die aber kürzere Kapseln und kleinere, dorsale Staminldrüsen (Taf. VII, Fig. 10—11) hat. In der Gattung *Stellaria* sind in ihrem großen Areal große morphologisch-systematische Differenzierungen erfolgt, erheblich stärkere als etwa innerhalb von *Cerastium*; *Stellaria* muß also wohl eine ziemlich alte Gattung sein und es ist daher nicht verwunderlich, daß man in ihr für *Stellaria filiformis* wohl erhebliche Ähnlichkeiten aber keinen direkten Anschluß auffinden kann.

II. Die Natur der Petalen.

Besonders bemerkenswert sind für *Stellaria filiformis* die eigentümlich petaloiden Staminldrüsen. Alle Alsinoideen haben

am Grunde der episepalen Stamina ein Drüsengewebe, das gewöhnlich auf dem Rücken der Filamentbasis eine Nektargrube ausbildet. Die ausgebuckelten Kelchblattbasen bilden dann die Sammelgrube für den ausgeschiedenen Honig. Diese Drüsen können in mannigfaltiger Weise umgestaltet sein (vgl. Mattfeld, in Englers Botan. Jahrb. Bd. 57, 1922, S. 45 — 47); sie können sich z. B. teilen, so daß rechts und links des Staubblattes je eine Drüse steht; daher sprach Glück sie als Nebenblätter der Staubblätter an; oder sie können auf der Rückseite der Filamente zu ziemlich langen, fast blumenblattähnlichen Blättchen auswachsen. Aber so lang zweizipfelige Formen wie hier bei *Stellaria filiformis* habe ich bei den *Alsinoideae* bisher noch nicht gesehen. Denkt man sich das Filament fort, so kann man eine solche Drüse von einem Blumenblatt derselben Art nicht mehr unterscheiden. Nun besitzen bei den Alsinoideen ausschließlich die episepalen Stamina solche Drüsen und niemals die alternisepalen. Andererseits stehen die Petalen natürlich immer nur im alternisepalen Sektor. Das führt von selbst zu der Frage: Ist vielleicht das episepale Stamen mit seiner Drüse homolog dem alternisepalen Stamen und dem entsprechenden Petalum; sind Petalum und Drüse in den beiden Sektoren homologe Organe? Es spricht sehr vieles dafür, daß diese Frage zu bejahen ist.

Es ist seit langem bekannt, daß die Blumenblätter mit den vor ihnen stehenden Staubblättern bei den Caryophyllaceen sehr eng verbunden sind; man spricht von gepaarten Organen. Häufig sind sie sogar hoch hinauf miteinander verwachsen, in der Weise, daß der untere Teil des Filaments mit dem Nagel des Petalums eine Einheit bildet (z. B. *Cucubalus baccifer*, *Silene aprica*, *Minuartia geniculata* Taf. VIII, Fig. 23, *Silene schafta* Taf. IX, Fig. 31 usw.). Und diese enge Verbindung bleibt auch bei den beiden von der einfachen hypogynen Gestaltung ausgehenden gegensätzlichen Umgestaltungen des Blütenbodens erhalten; also sowohl, wenn sich Sepalen, Petalen und Stamina zentrifugal zu einer Scheibe (*Minuartia geniculata* Taf. VIII, Fig. 23) oder zu einem Trichter (*Stellaria*) verbinden, wie auch, wenn bei den *Silenoideae* Petala und Stamina zentripetal in gemeinsamer Röhre dem oft sehr verlängerten Stiel des Fruchtknotens anwachsen (Taf. IX, Fig. 31 — 33). — Ströbl (in Botan. Archiv IX. 1925 p. 224 Fig. 37) bildet einen Querschnitt durch eine junge Blüte von *Melandryum rubrum* ab, wo das episepale Stamen in demselben Zyklus steht und ebensoviel Raum einnimmt wie das neben ihm stehende Petalum mit seinem Stamen zusammen.

Weiter ist eine weitgehende Übereinstimmung in der Formgestaltung der Petalen und Staminaldrüsen zu beobachten. Die beiden Gegensätze bei den Petalen, die ungeteilte und die mehr oder weniger tief zweispaltige Lamina, finden sich auch bei den Staminaldrüsen wieder. Weit aus am häufigsten sind diese Drüsen zusammengedrückt halbkugelig mit einer kleinen Nektargrube auf

dem Rücken (z. B. *Stellaria alsinoides* Taf. VII, Fig. 9; die meisten Arten der Alsinoideen); sehr häufig ist auch die Drüsengrube zu einer schwalbennestähnlichen Form vergrößert, indem der vordere Rand stärker emporgewachsen ist (z. B. *Minuartia leucocephala* Taf. VIII, Fig. 17, 18). Man kann hierbei den unteren, schmäleren Teil der Drüse durchaus mit dem Nagel der Petalen vergleichen. Nun kann entweder die Drüse auf dem Rücken des Staubblattes als Ganzes emporgewachsen oder die Mitte des Randes bleibt gehemmt und nur die beiden den epipetalen Staubblättern benachbarten Ecken wachsen aus. Letzterer Vorgang ist am häufigsten; er führt zu einer Teilung der Drüsen. Stärker emporgewachsene Ecken zeigen z. B. schon *Stellaria nitens* (Taf. VII, Fig. 10, 11), *Stellaria multiflora* (Taf. VII, Fig. 12—15), deren extremere Ausgestaltung zu den Drüsen von *Stellaria filiformis* (Taf. VII, Fig. 1, 7) führen würde, und *Minuartia hamata* (Taf. VIII, Fig. 16). Bei diesen Formen bleibt die Nektargrube noch als Einheit erhalten. Wenn aber die Mitte des Randes ganz zurückbleibt, dann kommt es zu einer Teilung der Drüse wie bei *Minuartia intermedia* (Taf. VIII, Fig. 19), bei der auch die Nektargrube schon geteilt ist, aber die beiden Hälften sind noch offen. Wenn sich diese Öffnungen schließen und die beiden Teile gesondert emporgewachsen, so ist die Teilung vollständig. Es steht dann rechts und links vom Filament je ein zylindrischer oder pokalförmiger Drüsenhöcker mit apikaler Nektargrube z. B. bei *Minuartia bosniaca* (Taf. VIII, Fig. 20), *M. hispanica* (Taf. VIII, Fig. 21) oder *M. sclerantha* (Tafel VIII, Fig. 22). Man erkennt aber immer deutlich die Zugehörigkeit der beiden Höcker als Einheit zu einem episepalen Stamen, da beide Höcker zu einer gemeinsamen Basis verbunden bleiben. Diese geteilten Drüsen würden dem zweispaltigen Petalum entsprechen. Daß die Entwicklung der Drüsen phylogenetisch von der einfachen zur geteilten Drüse gegangen ist, sieht man daraus, daß geteilte Drüsen bei *Minuartia* und *Arenaria* mehrfach unabhängig voneinander bei einzelnen Arten in Verwandtschaftskreisen mit sonst einheitlichen Drüsen auftreten. So ist *Minuartia bosniaca* sehr nahe mit *M. setacea*, die wie ihre übrigen Verwandten einfache Drüsen besitzt, verwandt und habituell kaum von ihr zu unterscheiden; man muß sich erst die Drüsen ansehen. Außerdem sind die Extreme ihrer Drüsenformen durch Zwischenformen verbunden (vgl. Bornmüller, in Englers Botan. Jahrb. LIX, 1925, S. 416).

Die zweite Richtung in der Entwicklung der Drüsen, die einer einheitlichen dorsalen oder basalen Verlängerung ist erheblich seltener. Bei *Minuartia (Greniera) Douglasii* (Taf. VIII, Fig. 24—26) ist der basale, nagelartige Teil der Drüse auf dem Rücken des Staubblattes erheblich verlängert und hat die Nektargrube mit emporgenommen; auch das Filament selbst ist dabei mehr (Fig. 26) oder weniger (Fig. 24) mit emporgehoben. Der äußere Rand der Nektargrube ist petaloid verlängert (Fig. 25 im Längsschnitt, 50:1). Man kann durchaus den Stiel dieser Drüse mit dem Nagel

und den petaloiden Saum der Grube mit' der Lamina oder Platte der Petalen vergleichen. — Bei der auf Hawaii endemischen Gattung *Schiedea* ist die Drüse auf dem Rücken des Stamens zu einer langen häutigen hohlen Röhre ausgewachsen, die an ihrer Spitze vorn seichter und hinten tiefer geschlitzt ist, so daß sie zweispitzig wird (Taf. IX, Fig. 28 zwei epise pale Stamina mit Drüsen und dazwischen ein alternisepales, von innen; Fig. 29 von der Seite). Dieses Gebilde unterscheidet sich von einem Petalum nur dadurch, daß es nicht flach sondern röhrig auswächst. Vergleicht man Seitenansichten der Staubblätter und ihrer Drüsen von *Minuartia Douglasii* und *Schiedea spergulina* (Fig. 25 und 29) mit dem Petalum und dem ihm „angewachsenen“ Stamen von *Silene schafta* (Taf. IX, Fig. 31), so wird die große morphologische Übereinstimmung dieser Gebilde, die je als Einheiten erscheinen, deutlich; das Gleiche zeigt aber auch die Vorderansicht etwa der Drüse von *Minuartia Douglasii* (Fig. 24; die hinter den nicht mit Drüsen versehenen alternisepalen Stamina stehenden Petalen sind in der Zeichnung fortgelassen) verglichen mit dem Petalum + Stamen von *Minuartia geniculata* (Fig. 23). Es wird schon hierdurch in höchstem Grade wahrscheinlich, daß episepales Stamen + Drüse und alternisepales Stamen + Petalum homologe Einheiten sind.

Bei der verhältnismäßig großen Einheitlichkeit der Caryophyllaceen müßte das dann aber nicht nur für die Alsinoideen sondern auch für die anderen Gruppen der Familie zutreffen. Die *Paronychioideae* brauchen dabei nicht besonders berücksichtigt werden, da sie sich im Blütenbau von den Alsinoideen nicht wesentlich unterscheiden, sondern nur weiter reduziert und spezialisiert sind! Ein großer Teil der Silenoideen hat aber blütenbiologisch einen anderen Typ ausgebildet. Es gibt auch hier Arten, bei denen die Zugehörigkeit der Drüse zu den epise palen Stamina deutlich ist. Bei den meisten Sippen mit längerem geschlossenem Kelch aber wird der Honig nicht wie bei den Alsinoideen nach außen sondern nach innen in den Raum zwischen Staubblattbasis und Fruchtknoten abgeschieden. Das Drüsengewebe bekleidet dann als dicke Schwielen den Blütenboden unter den Staubblättern (Taf. IX, Fig. 31 *Silene schafta*, ein episepales Stamen links und eine Petalum-Stamen-Einheit rechts, beide mit Drüsenschwielen an der Basis; Fig. 33 *Dianthus callizonus*, Drüsengewebe schraffiert; vgl. auch O. Kirchner, Flora von Stuttgart 1888 S. 244; Blumen und Insekten 1911 S. 356). Das Drüsengewebe als solches ist also unabhängig von jenen Organen auf dem Rücken der Filamente; und trotzdem sind diese Organe bei *Dianthus* doch vorhanden und treten auf dem Rücken an der Basis der epise palen Stamina als häutige spornartige Lappen in Erscheinung (Taf. IX, Fig. 32 von außen gesehen; Fig. 33 im Längsschnitt, rechts ein episepales Stamen mit dem Sporn bei s, links ein Petalum mit Stamen; beides *Dianthus callizonus*; vgl. auch die Abb. von *Dianthus sinensis* in Baillon, Hist. Pl. IX, 1888, S. 86, Fig. 120; und

von *Dianthus Caryophyllus* in Velenovsky, Vergl. Morph. III, 1910, S. 938, Fig. 571, 4). Es kann kein Zweifel sein, daß das dieselben Organe sind, die bei den Alsinoideen und bei manchen Silenoideen zu nektarausscheidenden Drüsen umgewandelt sind. Es können also diese Organe auch dann vorhanden sein, wenn sie funktionslos sind oder wenigstens nicht die Funktion des Nektarausscheidens haben. Sie sind eben ein Teil des Staubblattes, der bei den episepalen Stamina bald als unscheinbarer Sporn, bald als kleiner Drüsenhöcker und bald als petaloider Lappen und bei den alternisepalen Stamina als Petalum auswachsen kann.

Übrigens ist auch bei den Alsinoideen das Drüsengewebe nicht an die Staminabasen gebunden sondern bekleidet meist auch als Diskusgewebe den Blütenboden. Besonders gut ist das bei den Arten zu sehen, bei denen der Torus sich trichterförmig eintieft, wie bei *Stellaria filiformis* (Taf. VII, Fig. 1, wo die in die Eintiefung herablaufenden Drüsenschwielen gut erkennbar sind) und z. B. *Scleranthus* (Kirchner a. a. O.). Von hier aus dehnt sich dann das Drüsengewebe auf die dorsale Filamentbasis aus. Dieser Zusammenhang wie auch die Umstände, daß zweitens nur die episepalen Stamina mit Drüsen versehen sind, und daß drittens die nebenblattähnlichen geteilten Drüsen, die mit den zehn Stamina abzuwechseln scheinen, sicher abgeleitete Bildungen sind, veranlaßten mich früher (in Englers Botan. Jahrb. LVII, 1922, S. 46—47) im Anschluß an Eichler (Blütendiagramme II, 1878, S. XX, 74, 113) anzunehmen, daß diese Drüsen Diskusgebilde und Anhängsel der Staubblätter sind. Es ist aber nach dem Gesagten klar, daß das den Torus und die innere Basis der Stamina bekleidende Diskusgewebe auch auf Organteile der episepalen Stamina übergehen kann, daß diese Organteile aber nicht erst durch die Drüsenfunktion in Erscheinung gerufen werden, sondern daß sie nur als Drüsen benutzt werden. An den alternisepalen Stamina sind deshalb keine Drüsen ausgebildet, weil an ihnen dieselben Organteile eine andere Funktion nämlich die als Schauapparate, als Petala bekommen haben. Glück sprach diese als Drüsen fungierenden Organteile der episepalen Stamina als Stipeln an (Blatt- und blütenmorph. Studien 1919, S. 658—59), wobei er allerdings nur die geteilten Drüsen einer *Minuartia peploides* berücksichtigte. Es gibt aber auch Stipeln in der vegetativen Region, die auf dem Rücken des Blattstieles zusammenwachsen (manche Malvaceen, Euphorbiaceen). Es ist ziemlich gleichgültig, ob man die Drüsen direkt als Stipeln ansprechen will oder nicht, jedenfalls sind sie basale Organteile der Staubblätter, die sich ähnlich wie Stipeln verhalten. Die sekundäre Teilung der Drüsen dürfte durch die ursprünglich zweiseitige Anlage erleichtert sein. Die fast einquirilige Zusammendrängung der zehn Stamina hat es sicherlich begünstigt, daß die Stipela nach außen gedrängt wurden und auf dem Rücken der Stamina zu einem Gebilde verschmolzen. Unter diesen Gesichtspunkten sind die Leisten, die bei vielen Sile-

noideen auf der Mitte des Nagels vorspringen und dem Nagel einen vierflügeligen Querschnitt verleihen (Taf. IX, Fig. 32, 33) und die oben an der Grenze der Platte häufig in Zähne oder Lappen ausgehen und die sogenannte Parakorolle (Fig. 31) bilden, leicht verständlich; denn an der Verwachungsstelle konnten die Ränder der Stipeln leicht zu Leisten vorspringen. Umgekehrt stützen nun also auch diese Leisten, die bisher nur schwer verständlich waren, die hier vorgebrachte Ansicht von der Natur der Petalen der Caryophyllaceen.

Wie die Drüsen die Nebenblätter der episepalen Stamina sind, so sind also die Petalen die Nebenblätter der Stamina ihres Sektors! Beide Sektoren verhalten sich bei Reduktionen von Gliedern auch gleichsinnig, nur daß solche Reduktionen im alternisepalen Sektor weitaus häufiger sind; dieser Sektor ist, wie vielfach gesagt wird, geschwächt. Beide Komponenten einer jeden Einheit können unabhängig voneinander abortieren, so daß der zweite Komponente erhalten bleibt. Das ist nichts besonderes, denn es gibt ja auch Knospenschuppen ohne Spreite und Laubblätter ohne Nebenblätter in der vegetativen Region. So können, obwohl die alternisepalen Stamina erhalten bleiben, die Petalen so klein werden, daß man sie manchmal nicht für Petalen gehalten hat, wie bei *Minuartia humata* (*Queria hispanica*; Taf. VIII, Fig. 16), und schließlich und zwar sehr häufig bei Alsinoideen auch ganz verschwinden; ebenso können auch die alternisepalen Stamina abortieren, während die Petalen erhalten bleiben (*Stellaria filiformis*, Taf. VII, Fig. 1 und viele andere); ebenso können sie auch alle beide verschwinden (z. B. *Sagina*). Der episepale Sektor verhält sich ebenso; das ist wichtig, da sich auch darin wieder die Gleichartigkeit der beiden Sektoren zeigt. Die dorsalen Drüsen der episepalen Stamina sind bei vielen Silenoideen zurückgebildet oder ganz verschwunden. Vollständig fehlen die episepalen Stamina nur in der Gattung *Colobanthus* (Taf. IX, Fig. 30), in der die fünf alternisepalen Stamina mit fünf episepalen Drüsenlappen abwechseln. Sonst aber abortieren häufig 2—3 der Kelchstaubblätter, namentlich die vor Sepalum 1 und 2; aber auch dann bleiben ihre Drüsen erhalten (z. B. *Scleranthus*), wenn auch geteilte Drüsen dabei oft einheitlich werden, z. B. *Minuartia hispanica* (Taf. VIII, Fig. 21).

Ein Unterschied im Verhalten der Petalen und der Staminaldrüsen besteht insofern, als die Form der Petalen innerhalb der Gattungen mehr oder weniger konstant ist, während die Form der Drüsen innerhalb der Gattungen wechselt. So haben *Cerastium* und *Stellaria* stets geteilte, *Minuartia* und *Arenaria* stets ungeteilte oder nur leicht ausgerandete Petalen. In jeder Gattung gibt es aber Arten mit ungeteilten und solche mit zweihöckerigen Drüsen. Dabei ist jede dieser Gattungen durch eine ganze Anzahl von Merkmalen charakterisiert und ist nicht etwa nur auf Grund dieses Petal-Merkmals konstituiert. Nur bei einigen Arten der Hochanden

und Hochasiens ist vielleicht die Form der Petalen entscheidend für die Zuweisung zu *Arenaria* oder *Stellaria*. Aber diese Gruppen haben dann zu anderen Sektionen weder der einen noch der anderen Gattung nähere Beziehungen. Es ist also offenbar so, daß die Form der Petalen im Gang der phylogenetischen Entwicklung früher konstant geworden ist als die der Staminaleindrüsen. Daß aber auch diese früh spezialisiert sein können, zeigt die offenbar alte Gattung *Schiedea* (Taf. IX, Fig. 28—29).

Man könnte versucht sein, einen wesentlichen Unterschied darin zu sehen, daß die Petalen stets von Nerven durchzogen sind, während den Drüsen (auch bei *Schiedea*) erkennbare Gefäßbündel fehlen (ob wirklich und immer, ist bisher nicht untersucht). Aber die Nerven der Petalen sind sehr schwach und es fehlen ihnen nach v. Gumpenberg (Botan. Archiv VII. 1924, S. 450) gerade bei den Caryophyllaceen besonders häufig die Tracheiden. — Übrigens enthalten die Petalen der Caryophyllaceen häufig Sekrete, die beim Aufkochen von Herbarmaterial als dicke prall gefüllte, hell gelbbraune Blasen in Erscheinung treten. Nach Luise Müller (Nova Acta Leop.-Carol. Deutsch. Akad. Naturf. LIX. 1893, S. 96) enthalten die Petalen von *Dianthus* ätherische Ole.

Auch die ontogenetische Entwicklung der Blüten, die von Payer (Organogénie de la fleur 1857, S. 336—348, Taf. LXX—LXXIII) und Kraft (in Flora 109, 1917, S. 283—356) sehr gut untersucht ist, stimmt mit der Auffassung, daß Petalum und Stamen nur Teile eines Blattes sind, sehr gut überein. Zwar entstehen die Phyllome in der Reihenfolge Sepalen-Petalen-episepale Staminalternisepale Stamina-Karpelle, aber die epipetalen Stamina werden tiefer angelegt als die episepalen Stamina (also unter diesen) und zwar direkt über den Petalen und in Verbindung mit diesen und sie entwickeln sich dann so rasch und in der Weise weiter, „daß das Petalum nur ein auf dem Rücken des Stamens entstandener Höcker zu sein scheint“ (Payer, bestätigt von Kraft). Die tiefe Stellung der epipetalen Stamina und ihr enger Zusammenhang mit den Petalen sind das Entscheidende. Daß das Petalum als Unterblatt oder Stipulargebilde sich früher entwickelt als sein Stamen als Oberblatt und daß sich inzwischen die Kelchstaubblätter anlegen und diesen Vorsprung in der Entwicklung nicht wieder verlieren, sondern früher stäuben als die alternisepalen Stamina, ist auch im Vergleich mit den Blättern der vegetativen Region nicht absonderlich; denn auch bei den Laubblättern entstehen die Nebenblätter zuweilen — wenn sie eine besondere Funktion haben — früher, als das Oberblatt sich gliedert (Goebel, Organographie 2. Aufl. III. 1923, S. 1428). Die Entwicklungsgeschichte der Blüte spricht dafür, daß der Petal-Staminal-Kreis der äußere und der episepale Staminalkreis der innere Kreis ist.

Die Auffassung, daß Petalum und Stamen nur Organteile eines Blattes sind, ist für die Caryophyllaceen noch nicht vertreten worden, sie ist aber an sich nicht neu. Denn dasselbe wurde schon öfters aus ontogenetischen Gründen für die *Primulaceae* gefolgert. Es ist beachtenswert, daß ja gerade die Primulaceen schon des öfteren mit den Centrospermen, besonders mit den Caryophyllaceen in Verbindung gebracht worden sind. Nach Duchartre (1844), Wigand und besonders nach den genauen Untersuchungen von Pfeffer (Pringsheims Jahrb. Wiss. Bot. VIII. 1872, S. 194—211, Taf. XIX—XXI) erscheinen bei den Primulaceen nach den Sepalen und mit diesen abwechselnd zuerst die Stamina und dann erst als Auszweigungen am Grunde der Staminalhöcker die Petalen. Duchartre deutete das als seriales Dédoublement einer Blattanlage, während Pfeffer die Petalen der Primulaceen als rückenständige Stipeln der Stamina ansprach. Das liegt also offenbar ganz ähnlich wie bei den Caryophyllaceen, nur daß die Verzögerung bzw. Beschleunigung der Anlagen im alternisepalen Sektor sich umkehrt. Außerdem ist bei den Primulaceen ja der episepale Staminalkreis ganz geschwunden oder nur noch bei manchen Gattungen in Form von Drüsen oder Schüppchen vorhanden — ebenso wie bei *Colobanthus* unter der Caryophyllaceen; und andererseits gibt es bei den Primulaceen auch apétale Sippen (*Glaux*). — Pfeffer hält auch die Petalen der Guttiferen und Tiliaceen für Stipeln und Grisebach (Spicileg. Fl. Rumel. Bithyn. II. 1844, S. 295) wies darauf hin, daß bei *Armeria* die Petalen aus den vorher gebildeten Stamina auswachsen und daß sie in ähnlicher Weise heranwachsen, wie der Staminaltubus der Amaranthaceen; und er schreibt als Familiendiagnose der Plumbaginaceen: Stamina 5 hypogyna, calyce alterna, basi monadelpha, tubi apice extus in coronam 5 phyllam corollinam excrescente, phyllis filamento oppositis. — Pfeffers Erklärung hat aber später keinen Anklang gefunden. Eichler (Blütendiagramme I. 1875, S. 325) erklärt die nahe Verbindung der Petalen mit ihren Stamina bei den Primulaceen aus Gründen der Alternanz als kongenitale Verwachsung (ähnlich Pax, Allgem. Morph. 1890, S. 189—190). Es ist aber aus dem Vorhergehenden ersichtlich, daß sich alle Einzelheiten des Andröceal-Petal-Kreises in bester Übereinstimmung mit der Annahme befinden, daß das Petalum eben nur der Blattgrund des Stamens ist. Allerdings bereitet dem in der Forderung einer strikten Alternanz Befangenen die Stellung der Karpelle einige Schwierigkeiten, da diese bei Isomerie bald episepal (*Cerastium*, *Primulaceae*) bald epipetal (*Malachium*, *Agrostemma*) stehen. Aber wir sahen, daß von den 10 Stamina bald der epipetale, bald der episepale Kreis der schwächere ist, zum Schwinden neigt oder ganz abortiert ist. So können unter der Annahme von ursprünglich 10 Karpellen (wie bei manchen *Phytolaccaceae*) auch hier bald die episepalen, bald die epipetalen Karpellsektoren zum Schwinden neigen. Jedenfalls

bereitet das dem Verständnis keine größeren Schwierigkeiten als dieselbe Erscheinung im Andröceum, die wir ja auch als autonomes phylogenetisches Geschehen hinnehmen, ohne sie weiter erklären zu können (vgl. Mattfeld l. c. p. 22).

Die Frage nach der Herkunft der Petalen bei den Angiospermen war auch bisher noch nicht einheitlich beantwortet. Während u. a. De Candolle, Naegeli, Čelakovský, Worsdell und Troll die Petalen durchgehends von Staubblättern ableiten, vertreten Velenovský und Glück z. B. ebenso energisch den Standpunkt, daß alle Petalen mit einzelnen Ausnahmen ebenso wie die Sepalen durch Umwandlung aus Hochblättern entstanden seien. Auch Pax schließt sich im ganzen dieser Ansicht an; er läßt aber Ausnahmen zu und nimmt an, daß die Petalen z. B. der *Aizoaceae* und der *Paronychioideae* durch Dédoublement und Petaloidie aus den Stamina entstanden seien und daß diese Krone den Blumenkronen der übrigen Angiospermen nicht gleichwertig sei. Das hat leider auch zur Folge, daß er die Petalen der Paronychioideen Staminodien nennt. Petalum ist aber ein morphologischer Begriff, der unabhängig sein sollte von der Abstammung dieser Organe, zumal diese eben immer noch umstritten ist. — Erwähnt sei auch, daß Neumayer in seiner ebenso interessanten wie eigenwilligen Studie über die Geschichte der Blüte (Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien XIV. 1924, 1—110), in der im Anschluß an Wettstein die Blüte als Blütenstand aufgefaßt wird, die Perianthblätter als Deckblätter (Androphylle) der männlichen Blüten entsprechenden Stamina ansieht. Die Blüte der Caryophyllaceen leitet er in diesem Sinne von monochlamydeischen pentandrischen Formen ab durch Vermehrung der Androkladien (= Stamina) von 5 auf 10 und Einschaltung neu entstehender steriler Androphylle (= Petalen). Danach sind die Sepalen primäre fertile (d. i. mit Stamen = Androkladium als Achselprodukt) und die Petalen sekundäre sterile Androphylle. Mir scheint diese Theorie zu fein ersonnen, um für die Caryophyllaceen erweisbar zu sein. — In letzter Zeit hat Troll (Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte 1928, S. 189—202; und in Flora 122, 1927, S. 56—75) gerade die bei den Petalen so häufige und bei den Caryophyllaceen ja besonders tiefe Ausrandung der Petalen zu Folgerungen auf die Herkunft der Petalen herangezogen. Aus Beobachtungen z. B. an *Anemone Hepatica* f. flore pleno ergab sich, daß beim Sterilwerden der Antheren die sterilen Konnektivflügel petaloid auswachsen und sich weit über die zurückbleibende (im Wachstum gehemmte) Konnektivspitze erheben, so daß hier eine mehr oder weniger tiefe Ausrandung entsteht. Durch Vergleich schloß er, daß auch die zwispaltigen Petalen der Caryophyllaceen auf diese Weise entstanden sein müßten. Übrigens hatte schon Fenzl (in Ann. d. Wiener Museums der Naturgesch. I. 1836, S. 346) in der Zweispitzigkeit die „Rudimente der beiden präsumtiven Antheren-Säcke“

gesehen, nämlich bei den Staminial-Drüsen von *Schiedea* (Taf. IX, Fig. 28), die er für „castrirte Filamente“ hielt. — Wir haben aber gesehen, daß bei den Caryophyllaceen das Auswachsen der Flügel schon an der Staubblattbasis statthat. Auch die ganzrandigen Petalen, die Troll ebenfalls durch die Petaloidie des Konnektivs mit Aufhören der Wachstumshemmung in der Konnektivspitze erklärt, sind bei den Caryophyllaceen anders entstanden. Sie entsprechen eben nicht ganzen Staubblättern, sondern nur dem Unterblatt oder Teilen desselben. — Jedenfalls haben sich die Petalen in den verschiedenen Verwandtschaftskreisen auf ihre eigene Art und Weise gebildet. So nimmt Troll für die Nymphaeaceen eine Entstehung der Petalen durch Verbreiterung der Filamente ohne Mitwirkung der Konnektive an. Man kann aber von den Ranunculaceen und Rosaceen nicht ohne weiteres verallgemeinernd Rückschlüsse auf andere Familien wie die Caryophyllaceen ziehen. Es werden wohl noch viele Einzeluntersuchungen in den einzelnen Familien nötig sein, bis die wichtige und interessante Frage nach der Herkunft der Petalen für alle Gruppen befriedigend gelöst ist.

Wie weit Übergangsgebilde von Petalen zu Stamina in gefüllten Blüten Rückschlüsse erlauben, ist überhaupt noch zweifelhaft. Wenn die inneren Petalen gefüllter Nelken Antheren tragen, so kann das mit Neumayer (l. c. p. 93, 96—97) gut durch physiologische (entwicklungsmechanische) Beeinflussung, etwa durch eine durch die Füllung bewirkte Vereinigung von in normalen Blüten getrennten Anlagen entstanden sein; sie stellen dann sekundäre Annäherungsformen und nicht organophyletische Bindeglieder dar.

Bei den Caryophyllaceen gibt es also zwischen dem Kelch und dem Fruchtknoten nur zwei Phyllomquirle, die beide zusammen das Andröceum bilden und zugleich die Funktionen zu erfüllen haben, die mit der Entomophilie der Blüte verbunden sind. In beiden Quirlen ist das Oberblatt ein Stamen, während das Unterblatt beziehungsweise dessen stipulare Auswüchse im episepalen Sektor zu einer Drüse und im alternisepalen zu einem Petalum ausgebildet ist. Wichtiger als diese morphologische Deutung sind die Folgen für die Diagrammatik der Caryophyllaceen und für die Beurteilung der Beziehungen dieser zu den übrigen Centrospermen; diese Fragen können zugleich ein Prüfstein für die hier gegebene Auffassung sein.

Man hat zwar die Petalen der Caryophyllaceen bisher noch nie als Teile der Stamina gedeutet, früh aber ist schon die enge Verbindung zwischen beiden aufgefallen. Daher sprach schon A. de Saint-Hilaire (*Morph. Végét.* Paris 1840, p. 624) die Petalen mit ihren Stamina als einfache *Dédouplements* an. Später hat Lueders (in *Englers Botan. Jahrb.* XL. 1907, Beibl. 91) diese Deutung wieder aufgenommen, indem er aus dem Vergleich der Diagramme zu erweisen suchte, daß die petaloiden Caryophyllaceen aus *Scleranthus-Habrosia* durch seriales *Dédouplement* des äußeren

Staminalquirls und Umwandlung des äußeren Spaltungsproduktes in ein Petalum entstanden seien. Es ist aber aus ontogenetischen und morphologisch-systematischen Gründen sicher erwiesen (Kraft l. c.; Vierhapper in Österr. Botan. Zeitschr. LVII. 1907, S. 41; Mattfeld l. c. p. 21 und in Ber. Deutsch. Botan. Ges. XXXIX. 1921, 275—280), daß die *Scleranthae* und ebenso die *Paronychioideae* abgeleitete, reduzierte und stark spezialisierte (Reduktion der Zahl der Stamina, häufige Apopetalie, häufig Einsenkung des Fruchtknotens, Reduktion der Zahl der Samen öfters bis auf einen usw.) Typen sind, daß daher von ihnen kein Weg durch seriales Dédoublement zu den Alsinoideen und Silenoideen führt und daß ein Voranstellen der *Paronychioideae* als angeblich primitiveren Typen (Pax in Engler-Prantl-Harms, Die Natürl. Pflanzenfam. 2. Aufl. Bd. 16c, 1934, S. 294) gänzlich unmöglich ist!

Eichler hatte sich im ersten Bande seiner Blütendiagramme (1875, S. 336—337) für die Reihe der „*Obdiplostemonies*“ (*Eriaceae* etc.) zur Erklärung der Obdiplostemonie Saint-Hilaires Deutung angeschlossen, „daß die Kronstaubfäden nur innere, besonders metamorphosierte Abschnitte der hinterliegenden Kronblätter seien und daß also beide Kreise zusammen nur einen einzigen, aber serial dédoubleten Quirl vorstellen“. Diese Deutung hat sicherlich die Schwäche, daß das Petalum als das Primäre angesehen wird, während phylogenetisch sicherlich das Stamen primär ist. In der Einleitung zum zweiten Bande (1878, S. XVIII—XX) gibt Eichler dann diese Ansicht zu Gunsten von Čelakovskýs Verschiebungstheorie wieder auf, „wonach“ (bei den Caryophyllaceen; Eichler l. c. p. 110) „die Kronstamina ihre äußere Stellung nur durch sekundäre Verschiebung erhalten“. Es gibt eine Schwierigkeit in der sogenannten Obdiplostemonie der Caryophyllaceen, die Eichler wohl zu seinem Meinungswechsel veranlaßt hat: Die alternisepalen Stamina werden tiefer angelegt als die episepalen und decken diese in der Knospe, aber die episepalen werden früher angelegt und stäuben zuerst. Diese Unsicherheiten und Schwierigkeiten der Deutungen lösen sich aber sofort auf, wenn die Caryophyllaceen nur einen äußeren und einen inneren Quirl haben, wobei der Staminalteil des äußeren Quirls in seiner Entwicklung nur etwas verzögert ist. Wir brauchen dann weder Verschiebungen noch Substituierungen verschwundener Quirle. Und daß die wechselnde Stellung der Karpelle sich ebenso leicht diesem Plan einfügt, haben wir schon oben gesehen. Interessant ist übrigens in diesem Zusammenhang eine Deutung, die A. Braun (Verjüngung in der Natur, 1851, S. 99) gegeben hat. Er sieht (z. B. bei den *Geraniaceae*) in den Drüsen der episepalen Stamina Reste von verschwundenen inneren Petalen. Er kommt so zu vier Quirlen zwischen Kelch und Fruchtknoten; da sich diese aber nicht erweisen lassen, so ist seine Deutung bald verlassen worden. Nun aber fallen je zwei seiner Quirle als Organteile der Glieder je eines Quirls zusammen und die Sache ist wesentlich vereinfacht!

Wir haben danach als Ausgangsdiagramm der Caryophyllaceen Sep. 5, Stam. 5 exter. + Pet., Stam. 5 inter. + Gland., Carp. 5 (Centrospermae 10 vel 5 + 5). Dabei können Reduktionen in allen Gliedern stattfinden. Die Caryophyllaceen, die unter den Centrospermen u. a. durch den Bau ihres Fruchtknotens charakterisiert sind, haben das Besondere, daß basale Teile der äußeren Stamina zu Petalen auswachsen. Ob diese Möglichkeit bei allen Caryophyllaceen verwirklicht ist, ist noch die Frage. Sicherlich sind die meisten blumenblattlosen Caryophyllaceen apopetal und auch Kraft (l. c.) fand bei allen untersuchten derartigen Sippen die Petalen der Anlage nach vorhanden. Eine Ausnahme bildete *Schiedea*, bei der keine Petalen angelegt werden (Kraft l. c. p. 319); bei ihr sind die Staminaleindrüsen petaloid ausgewachsen (Taf. IX, Fig. 28—29). Die *Schiedea*-Arten sind nach Hillebrand (Fl. Haw. 1888, S. 37) auf die geologisch ältesten Teile der Inseln beschränkt. Sie wird wohl eine sehr alte Gattung sein und es ist durchaus möglich, — ohne daß man es als sicher annehmen kann —, daß die entsprechenden Teile des alternisepalen Quirls niemals petaloide Formen besessen haben. *Minuartia (Greniera) Douglasii* (Taf. VIII, Fig. 24; die Petalen sind in der Zeichnung fortgelassen) hat Staminaleindrüsen, die denen von *Schiedea* etwas ähnlich sind, aber sie hat außerdem sehr große (6 mm lange) Petalen. Aber auch, ohne *Schiedea* allzusehr in Rechnung zu stellen, bringt das hier gegebene Diagramm die Caryophyllaceen den übrigen Centrospermen und insbesondere den vielfach für primitiv gehaltenen Chenopodiaceen und Amaranthaceen erheblich nahe. Da sich die Ableitung der Caryophyllaceen durch Dédoublement und Petaloidie als trügerisch erwiesen hatte, konnte ich über die Art und Weise der Verknüpfung der Caryophyllaceen innerhalb der doch so einheitlichen Centrospermen keine befriedigende Vorstellung gewinnen. „Überhaupt ist eine direkte Ableitung der Caryophyllaceenblüte von dem Diagramm einer der anderen Centrospermenfamilien nicht durchführbar, vielmehr tritt das Caryophyllaceendiagramm ziemlich unvermittelt auf“ (Mattfeld l. c. p. 21). Sind die Chenopodiaceen und Amaranthaceen primitiv apetal und haben die Caryophyllaceen auf irgend eine wunderbare Weise eine Blumenkrone erworben oder sind die Chenopodiaceen aufs äußerste reduziert apopetal? — beide Vorstellungen waren mir immer gleich unbehaglich. Nach dem, was man aus parallelen Reduktionsreihen im Bau des Gynäceums schließen kann, muß man mit Sicherheit annehmen, daß für die Caryophyllaceen der vieleiige und für die Centrospermen wahrscheinlich der mehrfächerige und vieleiige Fruchtknoten der primitivste ist. In ihrem einfächerigen und einsamigen Fruchtknoten sind die Chenopodiaceen und Amaranthaceen und andere Familien ganz sicher stark spezialisiert. Für das Andröceum kann man dasselbe aber nicht sagen. In der hier vertretenen Auffassung des Andröceums der Caryophyllaceen ist die petaloide Ausgestaltung der Staubblattbasis sicher eine Spezialisierung. Wir haben keiner-

lei Anhaltspunkte dafür, zu entscheiden, ob diese Spezialisierung bei den Chenopodiaceen je stattgefunden hat und wieder verschwunden ist oder ob sie nie erfolgt ist, wenn wir auch annehmen möchten, daß ein alternisepaler Staminalkreis abortiert ist. Sicherlich kann bei der einen Familie eine petaloide Ausgestaltung erfolgt und in der anderen unterblieben sein. So konnten die Chenopodiaceen die alternisepalen Stamina schon verloren haben, bevor es zur Ausbildung der Korolle gekommen ist. Beide Fälle sind an sich phylogenetisch völlig gleichwertig. Am besten zeigen das die Amaranthaceen, deren mit den episepalen Stamina abwechselnden Pseudostaminodien jetzt den petaloide Stipelnatur besitzenden Petalen der Caryophyllaceen homolog gesetzt werden können! Schon Eichler deutete diese Pseudostaminodien als Nebenblätter und Grisebach (vgl. oben) verglich sie der Krone der mit den Primulaceen einigermaßen verwandten Plumbaginaceen. Wir haben bei den Amaranthaceen denselben baumechanischen Entwicklungsvorgang wie bei den Caryophyllaceen, nur daß er bei jenen nicht zu dem Erfolg wirkungsvoller Petalen gelangt ist.

Es kann hier nicht die Aufgabe sein, alle Centrospermenfamilien in diesen Rahmen einzugliedern, zumal ich sie zu wenig kenne. Nur auf die *Aizoaceae* sei noch hingedeutet (vgl. Pax, Morphologie S. 191). Sie legen 5 (zuweilen weniger) alternisepale Höcker an, die sich bei manchen Sippen nachträglich noch in kleinere Höcker aufteilen können, von denen die äußeren (dorsalen) zu Petalen, die inneren zu Stamina werden. Der einzige Unterschied von den Caryophyllaceen ist demnach der, daß bei diesen die beiden Blatteile einfach sind, während sie sich bei den Aizoaceen büschelig (wie ein Fiederblatt mit gestauchter Achse) verzweigen. Im übrigen sind diese Organe in beiden Familien homolog. Pfeffer verglich in ähnlicher Weise die Korolle und das Androeum der Hypericineen mit einem geteilten Blatt mit freien Nebenblättern.

So klären sich — wie mir scheint — die Beziehungen auch der extremsten Centrospermenfamilien auf sehr einfache Weise. Es ist weder möglich noch nötig, die Familien voneinander abzuleiten, aber ihre Ausgangsbasen, die wir bei der großen Übereinstimmung der Centrospermen als gemeinsam annehmen müssen, rücken nahe zusammen. In jeder Familie hat sich dieselbe Gestaltungsmöglichkeit in etwas anderer Weise verwirklicht. Die Familien stehen mehr oder weniger gleichwertig nebeneinander. Man kann sie aber nach dem Grade der Spezialisierung — dem Grundprinzip von Englers System — im Androeum und Gynoeum anordnen. Da aber der Grad der Spezialisierung in den einzelnen Phyllokreisen nicht parallel geht, so wird diese Anordnung immer eine subjektive sein. Hält man die Spezialisierung im Gynoeum für wichtiger, so müßte man die Chenopodiaceen und Amaranthaceen den Caryophyllaceen folgen lassen. Die umgekehrte Reihenfolge wird anwenden, wer die Spezialisierung im Androeum vor-

zieht und voraussetzt, daß die Chenopodiaceen, wie aus dem Vergleich mit den Amaranthaceen hervorgeht, nie eine Korolle entwickelt haben. — Bedenken wir, daß sich Familien (ebenso Gattungen usw.) durchaus nicht nur durch das Aussterben von Zwischenformen oder durch ganz besonders geartete Mutationen konstituieren können, sondern daß dafür allein schon die zeitliche Aufeinanderfolge der Umgestaltungen der einzelnen Organe (z. B. der Blütenteile), die zugleich ja auch ihre Konstanz bedingt, ausschlaggebend sein kann, so ist für die Centrospermen wahrscheinlich, daß bei ihnen offenbar in jeder Familie das Andröceum früher seine bestimmte Form, die dann später in sekundären Merkmalen (namentlich Reduktion der Zahl; verschiedene Ausgestaltung der einzelnen Teile) variierte, angenommen hat als das Gynöceum. Bei diesem sehen wir in mehreren Familien die gleiche Reduktionsrichtung von Mehrfächerigkeit durch Auflösen der Scheidewände zur Einfächerigkeit und von der Vielsamigkeit zur Einsamigkeit und weiter eine Einsenkung in den Kelchtubus oder in die Achse. Den primitivsten Zustand mit 10 geschlossenen Karpellen haben nur die Phytoloccaceen bewahrt. Daher dürfte es zu empfehlen sein, diese Familie voranzustellen und die übrigen nach der Höhe der Spezialisierung im Andröceum, die Chenopodiaceen und Amaranthaceen voran und die Caryophyllaceen zum Schluß, folgen zu lassen und sich dabei bewußt zu bleiben, daß diese Anordnung keine phylogenetisch-lineare sein kann (vgl. dagegen Pax, in Englers Botan. Jahrb. LXI. 1927 p. 228).

Zusammenfassung.

Man hat bisher vielfach angenommen, daß die Petalen der Caryophyllaceen entweder umgewandelte Laub- bzw. Hochblätter oder steril und petaloid gewordene ganze Stamina oder die vorderen Glieder *dédoublierter* Stamina seien. Im Vorstehenden wurde gezeigt, daß die Petalen mit ihren Stamina zusammen je nur ein Blatt sind und zwar sind die Petalen rückenständigen Nebenblättern ähnliche basale Teile der alternisepalen Stamina ebenso wie auch die Staminaldrüsen solche Teile der episepalen Stamina sind. Episepales Stamen mit Drüse und alternisepales Stamen mit Petalum sind je nur ein Phyllom und einander homolog. Die Caryophyllaceen haben daher zwischen Kelch und Fruchtknoten nur zwei Quirle, die das Andröceum bilden und zugleich die mit der Insektenblütigkeit zusammenhängenden Funktionen übernommen haben.

Die Unregelmäßigkeiten im Diagramm der Caryophyllaceen (scheinbare oder wirkliche Obdiplostemonie) sind dadurch beseitigt und ferner läßt sich der nur scheinbar kompliziertere Blütenbau der Caryophyllaceen jetzt auch leicht mit dem der anderen Centrospermen in Zusammenhang bringen. Denn bei diesen ist derselbe Bauplan je in eigener Weise ausgebildet.

Es ist zu erwarten, daß sich die Korolle mehrerer Familien, z. B. von manchen der im Vorhergehenden öfters zum Vergleich herangezogenen, in ähnlicher Weise wie bei den Caryophyllaceen, als Nebenblätter der Staubblätter erkennen lassen wird.

Erklärung der Figuren.

Tafel VII.

Fig. 1—8: *Stellaria filiformis* (Benth.) Mattf. Fig. 1: Längsschnitt durch die Blüte, Fruchtknoten entfernt, zwei Petalen und ein Stamen zeigend, 20 : 1. — 2: junger Fruchtknoten, 30 : 1. — 3: die Griffelplatte mit drei freien Griffeln und drei Leitfäden an der Basis, 40 : 1. — 4: junger Fruchtknoten, fast bis zum Grunde sechsspaltig, 20 : 1. — 5 und 6: reife Kapsel im Kelch und frei, 10 : 1. — 7: Stamen und Petalum, ca. 40 : 1, von innen gesehen. — 8: Staminialdrüse von außen. — 9: *Stellaria alsinoides* Boiss. et Buhse, ein Teil des Andröceums mit 2 Petalen, von innen, vor dem linken Petalum ein Staminodium, ca. 15 : 1. — 10: *Stellaria nitens* Nutt. Staminialdrüse von innen, Fig. 11: dieselbe von außen. — 12—15: *Stellaria multiflora* Hooker, Staminialdrüsen, 12 und 14 vom Rücken, 13 und 15 von innen gesehen.

Tafel VIII.

Fig. 16: *Minuartia hamata* (Hauskn.) Mattf. (*Queria hispanica* L.) zwei Stamina mit Staminialdrüsen, dazwischen ein alternisepales Stamen mit Petalum, ca. 20 : 1. — 17 und 18: *Minuartia leucocephala* (Boiss.) Mattf. Staminialdrüsen, 17 von außen, 18 von innen. — 19: Staminialdrüse von *Minuartia intermedia* (Boiss.) Hand.-Mzt. — 20: *Minuartia bosniaca* (Beck) Maly, drei alternisepale Stamina, dazwischen zwei episepale Stamina mit geteilten Drüsen, Petalen fortgelassen. — 21: *Minuartia hispanica* L., ein Teil des Andröceums, in der Mitte ein episepales Stamen mit geteilter Drüse, rechts eine einfache Drüse ohne Stamen, drei alternisepale Staminodien. — 22: *Minuartia sclerantha* (F. et M.) Thell. Teil des Andröceums mit geteilten Drüsen aus einer Knospe. — 23: *Minuartia geniculata* (Poir.) Thellung, in der Mitte und ganz außen alternisepale Stamina mit den mit ihnen vereinten Petalen, dazwischen zwei episepale Stamina mit Drüsen an der Basis. — 24—26: *Minuartia Douglasii* (Fenzl) Mattf. 24: Teil des Andröceums, drei episepale Stamina mit ihren Drüsen, dazwischen zwei alternisepale Stamina, Petalen fortgelassen; 25: Drüse mit Filament im Längsschnitt von der Seite, 60 : 1; 26: Drüse mit Filament von innen.

Tafel IX.

27: Blüte von *Drymaria grandiflora* Bartl. bei s die Sepalen, bei p die Petalen abgeschnitten, d die Drüsen. — 28—29: *Schiedea spergulina* A. Gray, 28: zwei episepale Stamina mit petaloiden Drüsen, dazwischen ein alternisepales Stamen, 20 : 1; 29: Drüse mit Filament von der Seite. — 30: *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl., 5 Sepalen, 5 alternisepale Fila-

mente, 5 episepale Drüsen. — 31: *Silene schafta* Gmel., links episepales Filament, rechts alternisepales mit Petalum. — 32—33: *Dianthus callizonus* Schott et Kotschy, 32: Blüte von außen nach Entfernung des Kelches, zwei episepale Stamina mit Sporn an der Basis, drei alternisepale Stamina mit Petalen; 33: Blüte im Längsschnitt, s = Sporn des episepalen Stamens, links ein alternisepales Stamen mit Petalum, schraffiert Drüsengewebe auf der Innenseite des Bechers.

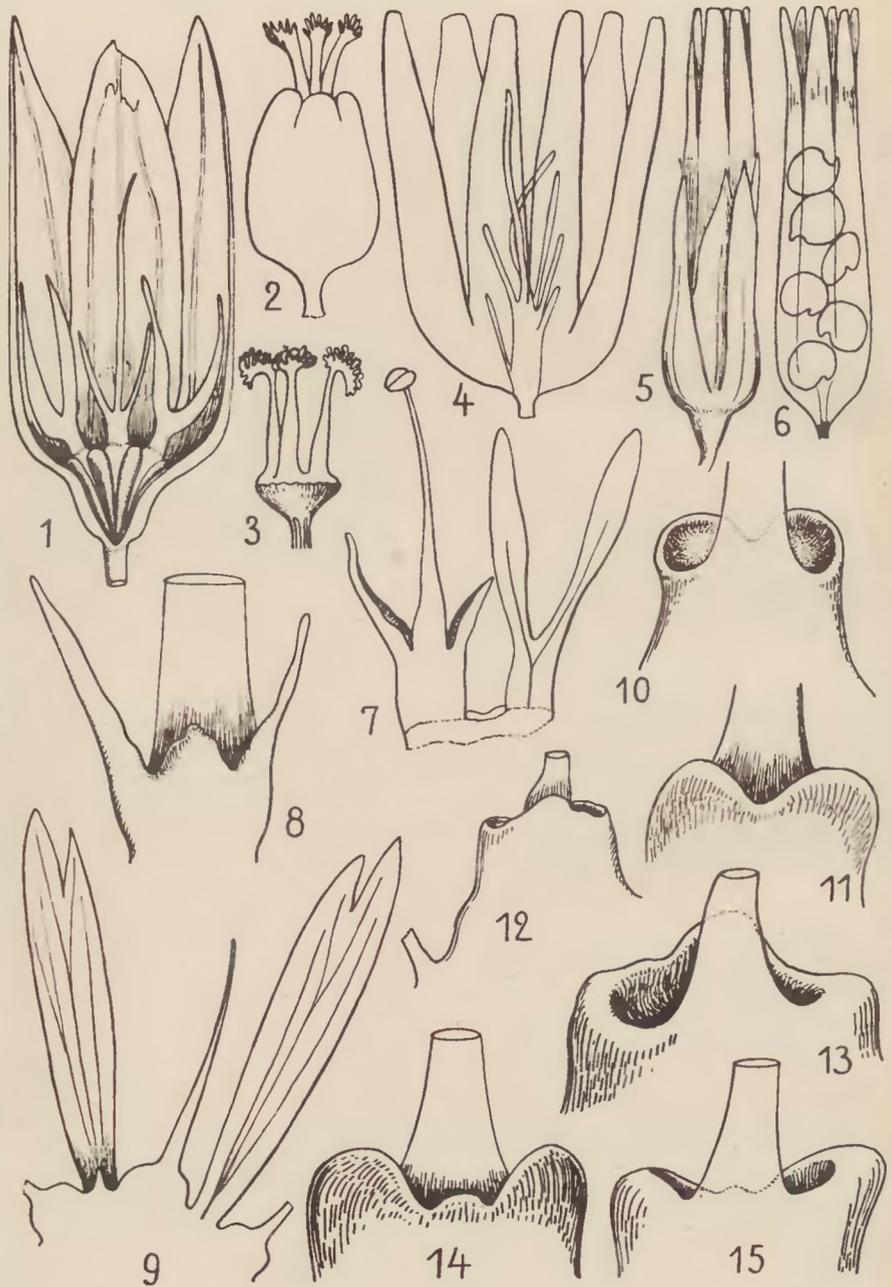


Fig. 1-8 *Stellaria filiformis* (Benth.) Mattf. — Fig. 9 *St. alsinoides* Boiss. et Buhse.
 Fig. 10-11 *St. nitens* Nutt. — Fig. 12-15 *St. multiflora* Hook.

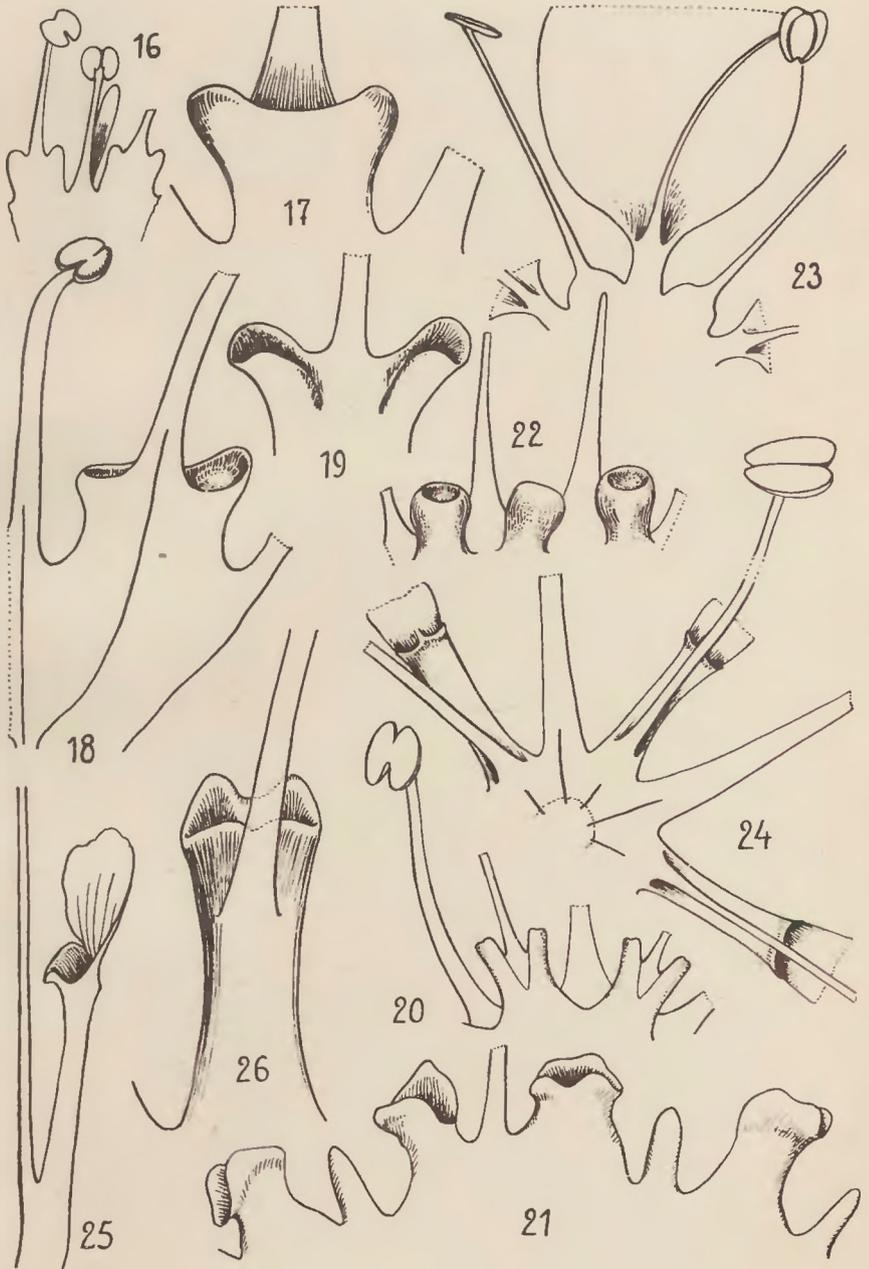


Fig. 16. *Minuartia hamata* (Hausskn.) Mattf. — Fig. 17-18. *M. leucocephala* (Boiss.) Mattf.
 Fig. 19. *M. intermedia* (Boiss.) Hand.-Mzt. — Fig. 20. *M. bosniaca* (Bedk) Maly. —
 Fig. 21. *M. hispanica* L. — Fig. 22. *M. sclerantha* (F. et M.) Thell. —
 Fig. 23. *M. geniculata* (Poir) Thell. — Fig. 24-26. *M. Douglasii* (Fenzl) Mattf.

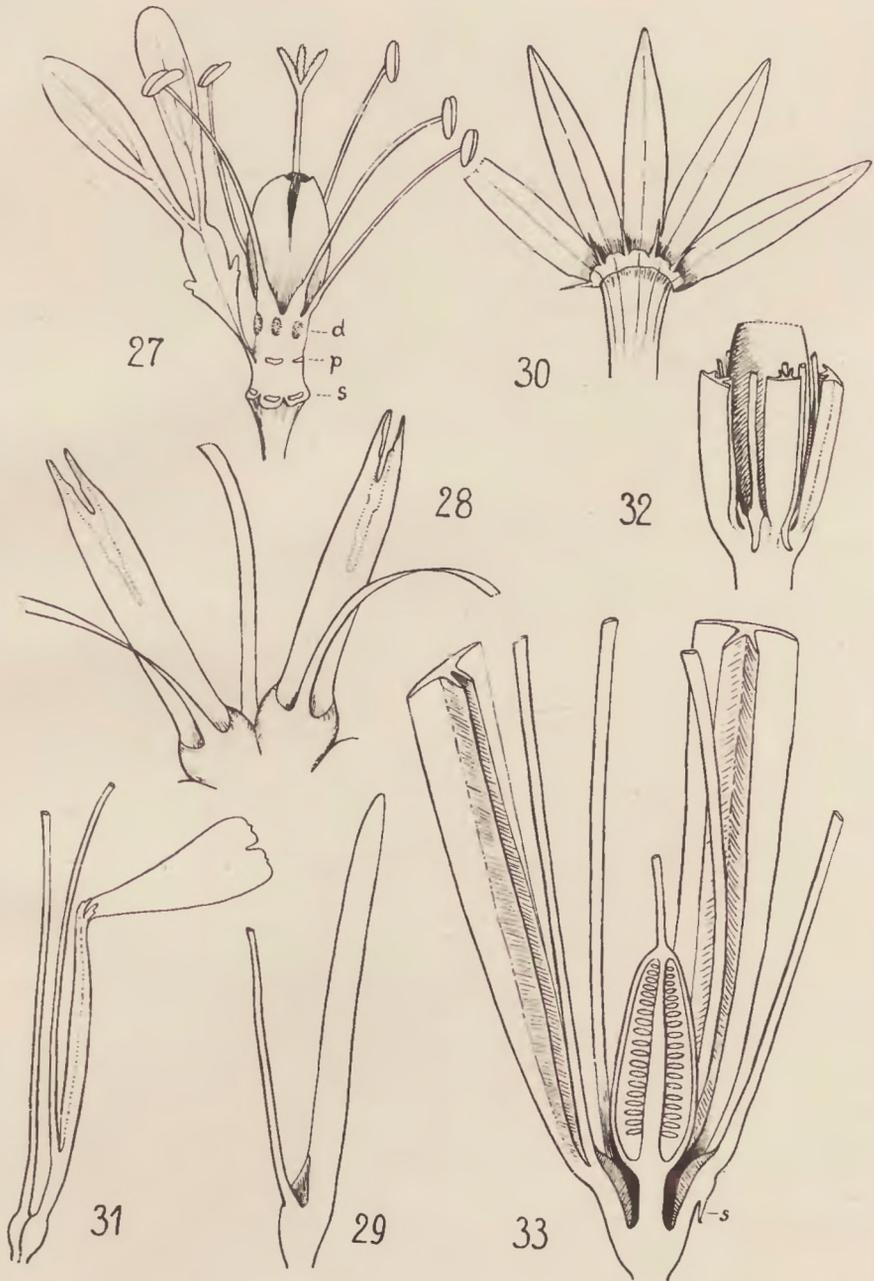


Fig. 27. *Drymaria grandiflora* Bartl. — Fig. 28-29. *Schiedea spergulina* A. Gray. — Fig. 30. *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. — Fig. 31. *Silene schafta* Gmel. — Fig. 32. *Dianthus callizonus* Schott et Kotschy.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Repertorium specierum novarum regni vegetabilis](#)

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: [BH_100](#)

Autor(en)/Author(s): Mattfeld Johannes

Artikel/Article: [Ober eine angebliche Drymaria Australiens nebst Bemerkungen über die Staminldrüsen und die Petalen der Caryophyllaceen 147-164](#)