

## No. 41. Zur morphologischen Deutung der Diskusgebilde in der Dikotylenblüthe.

VON

HANS HALLIER.

In einem Aufsätze über „Die Abstammung der Monokotylen und die Blüthennektarien“ (Ber. D. bot. Ges. XXXI, 1913, S. 580—590), über welchen WANGERIN in JUST's Bot. Jahresh. XLI, I, 3 (1918) S. 648—9 berichtet, glaubt PORSCH bewiesen zu haben, dass „dem typischen Achsennektarium der Dikotylen das Blattnektarium der *Polycarpicae* und Monokotylen gegenübersteht“ und dass „die morphologische Werthigkeit des Blüthennektariums sich bei kritischem Vergleiche nicht nur als werthvolles phyletisches Merkmal, sondern als neues Glied in der Beweiskette der Abstammung der Monokotylen von Dikotylen erweist.“

Dabei fällt es auf, dass er seine vermeintliche Entdeckung mit einer aussergewöhnlichen Sicherheit der Überzeugung vorträgt, zu deren Beleuchtung hier nur die folgenden Sätze herausgegriffen sein mögen.

S. 581 und 580. „Trotz aller dieser Mängel (nämlich ungenauer und unvollständiger Angaben in der einschlägigen Literatur) ist jedoch das Ergebnis, dass das Achsennektarium, von einer bestimmten Organisationshöhe angefangen, den Normaltypus darstellt, anderen Formenkreisen hingegen vollständig fehlt, geradezu überraschend eindeutig.“

S. 581. „Die *Polycarpicae* stellen sich demnach im Nektarienbau zur Mehrzahl der übrigen Dikotylen in grellen Gegensatz.“

S. 583. „Ich glaube, dass selbst der grösste Skeptiker zugeben muss, dass die einheitlich konsequente Ausbildung von Achsennektarien in den früher erwähnten Reihen (näml. den Rhoeadales, Parietales, Columniferae, Gruinales, Terebinthales, Celastrales, Rhamnales, Rosales, Myrtales, Um-

belliflorae und bei den meisten Sympetalen, laut S. 581) und diese überraschende Parallelentwicklung zwischen den Nektarien der Polycarpicae und Monokotylen keineswegs auf Rechnung des Zufalls zu setzen ist, sondern nur in der Stammesgeschichte ihre Erklärung finden kann. Wir stehen vor einer neuen Stütze für die Auffassung der Abstammung der Monokotylen von Polycarpicae-ähnlichen Vorfahren" usw..

S. 584. „Alle diese Forderungen (die sich aus der Geschichte des Blüthennektariums ergeben) sind auch thatsächlich auf das glänzendste erfüllt.“

Sosehr nun auch diese Sicherheit der Ausdrucksweise geeignet sein mag, auf Fachgenossen, die mit der Fülle von in diesem Sondergebiet festgestellten Thatsachen weniger vertraut sind, Eindruck zu machen, schon die erste flüchtige Durchsicht von PORSCH's Aufsatz überzeugte mich, dass seine Entdeckung, wenigstens soweit sie den Gegensatz in der Verbreitung des Blatt- und des Achsennektariums bei den Polycarpicae und den übrigen Dikotylen betrifft, bei einer kritischen Nachprüfung wie Schaum verfliegt, und ich nahm mir schon damals vor, zu gelegener Zeit PORSCH's Ausführungen zu widerlegen.

Den Anlass dazu, dieses Vorhaben nunmehr zur Ausführung zu bringen, gab mir die Beschreibung einer von TH. HERZOG in Bolivien gesammelten Euphorbiacee in diesen Mededeel. no. 40 (1921), wo auf S. 20 von dem „Discus annularis, undulatus" der ♀ Blüthe des *Croton tartonrairoides* PAX et K. HOFFM. gesagt wird: „hinc inde staminodia filiformia gerens.“

Schon aus dieser kurzen Angabe lässt sich schliessen, dass hier der Diskus nicht als blosse emergenzartige Achsenwucherung zu deuten ist, sondern als eine Vereinigung von Blattorganen, nämlich ein durch die Verwachsung von Staminodienfüssen entstandener und fleischig-drüsig gewordener Ring, und das um so mehr, als ja bei vielen anderen Euphorbiaceen der Diskus in 5 oder 3 Drüsen aufgelöst ist, die z. B. bei *Trigonopleura* in Hook., Ic. Taf. 1753 ganz das Aussehen steriler Staubbeutel haben, aber vielleicht auch als Staubblattscheiden gedeutet werden können.

Diese Staminalnatur des Diskus lässt sich für den vorliegenden Fall aber noch weiter bestätigen durch die Stammesgeschichte der Euphorbiaceen. Wie ich in diesen Mededeel. no. 40 S. 18 Anm. und in einer demnächst erscheinenden umfangreichen Arbeit über die Linaceen kurz ausgeführt habe, sind die Euphorbiaceen auf's engste verwandt mit den Tiliaceen (einschliesslich der Elaeocarpaceen, Cochlospermaceen, *Bixa*, Sterculia-

ceen und Triplochitonaceen) und stammen entweder von ihnen ab oder neben ihnen, den Dipterocarpaceen, allen oder wenigstens einem Theil der Flacourtiaceen, den Rhamna-ceen usw. von Linaceen.

Sehr erstaunt war ich nun, in PORSCH's Aufsatz zu finden, dass er zu den angeblich durch Achsennektarien gekennzeichneten Ordnungen auch die Gruinalen zählt, zu denen ja die eben erwähnten Linaceen gehören. Denn von Achsennektarien kann in dieser Ordnung doch allerhöchstens bei *Pelargonium*, *Tropaeolum*, *Floerkea* und *Stackhousia* die Rede sein, worauf aber noch zurückzukommen ist. In den anderen 4 Gattungen der Geranieen sowie bei vielen Oxalideen, *Viviania*, *Limnanthes* und vielen Linaceen kommen bekanntlich aussen an fünf oder auch an allen 10 Staubfäden Drüsen vor, die meist ganz unten am Grunde, bei einzelnen *Oxalis*-arten jedoch sehr hoch am Staubfaden stehen und bei letzteren sowie *Limnanthes* gross und wandbeckenartig entwickelt sind, sodass an ihrer Staminalnatur nicht gut gezweifelt werden kann. Auch bei *Brexia* und *Ploiarium* kommen 5 solcher Staminaldrüsen vor und gehören mit zu den Merkmalen, wegen deren ich in erwähnter Arbeit über die Linaceen die Brexieen (mit *Strasburgera*) und die 3 Bonnetieen-gattungen in diese Familie versetzt habe. Ferner scheinen sie unter den Abkömmlingen der Linaceen nach ENGL. u. PRANTL, Nat. Pfl. III, 6 Fig. 109 K, 111 F, 112 B auch bei Garcinien vorhanden zu sein und auch die Drüsen an der Staubblattsäule der Grewieen und anderer Columniferen dürften wohl hierher gehören.

Ihre bei *Limnanthes* und *Oxalis*-arten trogförmige Gestalt legt einen Vergleich mit den verzweigten, muschelförmigen Staminodien von *Parnassia* und gewissen Loasaceen nahe, welche beiden Pflanzengruppen gleichfalls von Linaceen abstammen, indem die Parnassiaceen (einschl. der Sarracenieen) mit den übrigen Nepenthalen neben die Marcgraviaceen und Guttiferen zu den Guttalen gehören. Auf S. 15, 131—2, 137 u 209 meines *Juliania*-buches (Dresden 1908) hätte übrigens PORSCH schon einige vergleichende Betrachtungen über diese Staminodien und Nektarien finden können, wenn er eine anscheinend vorhandene zarte Scheu zu überwinden versucht hätte, die in meinen Arbeiten seit 1901 zu findenden Ursprungsquellen mancher von ihm anerkannter Ansichten, wie z. B. über die Stellung der Plumbaginaceen, Polycarpicae und Monokotylen, anzugeben, statt sich hierbei auf die Erwähnung späterer, vorzugsweise in seinem engeren Vaterlande erschienener Arbeiten zu beschränken.

Da ich in den *Linaceen*, die vielleicht mit den *Saxifragaceen* vereinigt werden müssen<sup>1)</sup>, schon in meiner Arbeit „L'origine et le système phylétique des Angiospermes“<sup>2)</sup>, in noch viel grösserem Umfange aber in vorerwähnter Abhandlung über die ersteren die Stammeltern der meisten Dikotylen erkannte, so dürften bei ihnen auch die deutlichsten Aufklärungen über die morphologische Natur der Diskusbildungen ihrer Abkömmlinge zu finden sein.

Bei den meisten *Linaceen* setzt sich bekanntlich das Androeceum aus 2 Kreisen von Staubblättern zusammen, deren Fäden sich nach unten bandförmig und deltoid in ein gemeinsames häutiges niedriges Staubblattrohr verbreitern und von denen beide oder nur noch der epipetale Kreis fertil ist. Auch bei zahlreichen Abkömmlingen der *Linaceen* ist dieses Staubblattrohr wiederzufinden, so z. B. bei *Spiraeen*, *Pomeen*, *Amygdaleen*, *Polygalinen* (*Chryso-balaneen*, *Trigonieen*, *Polygalaceen*), *Lecythidaceen*, *Caryocar*, *Ternstroemiaceen*, *Guttiferen*, *Luxembur-gieen*, *Violaceen*, *Columniferen*, *Fouquieriaceen*, *Tama-ricen*, *Frankenieen*, *Santalalen* (*Styracaceen*, *Aptan-dreen*), der *Salvadoraceen*-gattung *Dobera* (Hook., Ic. XXXI, 1 Taf. 3017 Fig. 2) und, durch Verwachsung mit der Blumenkrone mehr oder weniger latent geworden, bei den *Tubifloren* (einschl. der *Lennoaceen*, *Contorten*, *Rubiaceen* und *Plantagi-nalen*, ohne die *Salvadoraceen* und *Columelliaceen*), *Caprialen*, *Sapotalen*, *Primulinen* und anderen *Sympetalen*.

Denkt man sich nun dieses Staubblattrohr fleischig-drüsig geworden und scharf gegen den freien oberen Theil der Staubfäden abgesetzt, so erhält man einen polsterartigen Diskus, auf welchem die Staubfäden in Grübchen eingelassen sind, wie es z. B. der Fall ist bei der *Linacee* (?) *Kokoona*, bei *Cornaceen*<sup>3)</sup>, *Oncorurn*, manchen *Rutaceen*, *Aceraceen* und *Sapindaceen* (ENGL. u. PRANTL, Nat. Pfl. III, 5 Fig. 163 E).

Bei manchen Vertretern der *Erythroxyloaceen* und *Chlae-naceen*, die ich beide in meiner *Linaceen*-arbeit mit den *Linaceen* vereinigt habe, entspringen jedoch die Staubfäden dem Staubblattrohre innen unterhalb des Randes, wonach wohl dieses

<sup>1)</sup> Siehe diese Mededeel. no. 33 (1918) S. 19, no. 37 (1918) S. 2—4, no. 40 (1921) S. 34 Anm. 1.

<sup>2)</sup> Arch. néerl. sc. exact. et nat. sér. 3 B, tom. I (Sonderabdr. 12. XI. 1912) S. 146—234 und 6 Stammbaumtafeln.

<sup>3)</sup> Siehe Recueil trav. bot. Néerl. XV, 1 (1918) S. 77 u. 94.

Rohr als ein Verwachsungsprodukt von nach aussen gedrängten, also extrapetiolen Nebenblattbildungen aufzufassen ist. Denkt man sich nun auch ein derartig geformtes Staubblattrohr fleischig-drüsig geworden, so erhält man einen extrastaminalen Diskus, wie er z. B. bei *Hippocratea*- und *Salacia*-arten vorkommt. Weiterhin allseitig nach aussen niedergelegt, wird dieses Rohr zu dem flachen Diskus von *Evonymus*, *Wimmera* und anderen Vertretern der von Linaceen abstammenden Hippocrateaceen (einschl. Celastraceen, Aquifoliaceen und *Octas* JACK), auf welchem die Staubblätter aufrecht stehen. Bei *Microtropis japonica* (MAKINO) m. in Meded. Rijks Herb. no. 1 (1911) S. 33 hingegen ist das zum fleischigen Diskus gewordene Stipularrohr intrapetiolär und die Staubfäden sind ihm aussen unterhalb des Randes angeheftet, wie es im Bot. mag. Tokio XXIII (1909) S. 60—64 („disk secreting a honey juice“) deutlich beschrieben und abgebildet ist.

Von den 3 übrigen Gattungen der Evonymen und überhaupt den Hippocrateaceen weicht *Microtropis* stark ab durch ihre langen, an der Innenseite bisweilen in der Mitte wie bei je einer *Hebepetalum*- und *Nectaropetalum*-art und bei *Aneulophus* längs gekielten, später am Grunde verwachsenen Kronblätter, die Form und Beschaffenheit des Diskus, den nur sehr unvollkommen gefächerten Fruchtknoten und die eigenartige Kapsel. Sie dürfte mit der dekadrischen Gattung *Ctenolophon* eine Linaceen-sippe der Ctenolophen bilden.

Bei vielen Dikotylen sind die Diskusdrüsen auch  $\pm$  fingerförmig und dürften dann wohl Staminodien bald mit bald ohne Staubbeutel entsprechen, so bei der Saxifragacee *Francoa* (ENGL. PRANTL, Nat. Pfl. III, 2a Fig. 35 B u. C), der Sapindacee *Xanthoceras* (ebendort III, 5 Fig. 182), der Melianthacee *Greyia* (III, 5 Fig. 189 C), den Thymelaeaceen *Synaptolepis Kirkii* und *Fumifera utilis* (III, 6a Fig. 81 J u. 83 D) und manchen Proteaceen. Auch die kürzeren Drüsen ausserhalb des Staubblattrohres der Aptandreen und der Salvadoraceen-gattung *Dobera* dürften nach Form und Stellung als Staminodien aufzufassen sein.

Gehen wir nun über zu den peri- oder selbst epigynen, innen häufig Honig ausscheidenden Becherbildungen, die die Einen zum Kelche, Andere noch zur Achse rechnen, wieder Andere vorsichtiger Weise als Rezeptakeln bezeichnen, indem sie die Frage nach der morphologischen Bedeutung dieser Gebilde unentschieden lassen! Dass sie bei den Saxifragaceen, Rosaceen, Myrtinen, Thymelaeinen und manchen Geraniaceen als unterer Theil des Kelches aufzufassen sind und nicht als Achsengebilde, geht schon allein

daraus hervor, dass man in ihnen zuweilen die Staubfäden als vorspringende Rippen bis zum Grunde verfolgen kann, so bei *Mitella* (ENGL. PRANTL, Nat. Pfl. III, 2a Fig. 29 W<sup>1</sup>), *Crataegus Oxyacantha* L. (nach eigener Feststellung), *Kageneckia oblonga* (BAILL., Hist. pl. I Fig. 448), *Rosa canina* L. (SCHLECHTENDAL-HALLIER, Fl. v. Deutschl. Taf. 2629), der Rosaceen(?)-gattung *Glossopetalum* (ENGL. PRANTL III, 5 Fig. 128), *Cuphea* (BAILL. a. a. O. VI Fig. 401 u. 403), *Combretum*-arten (ENGLER, Monogr. afr. Pfl. III, 1899, Taf. 25, 26, 28—30), den Oenotheraceen *Clarkia elegans* DOUGL., *Eucharidium elegans* FISCH. et MEY., *Oenothera purpurea* CURT. und *fruticosa* L. (nach eigener Beobachtung), *Carallia* (BAILL. a. a. O. VI Fig. 264 u. 266), Thymelaeaceen (ENGLER PRANTL III, 6a Fig. 76—85; BAILL. a. a. O. VI Fig. 68, 73, 77, 80, 83), *Elaeagnus* (BAILL. a. a. O. II Fig. 280), Penaeaceen (ENGL. PR. III, 6a Fig. 73), der Geraniaceen-gattung *Stackhousia* (ENGL. PR. III, 5 Fig. 133 E).

Bei den vier Oenotheraceen wird der Honig innen vom untersten Theil der Kelchröhre abgesondert, der bei *Oe. purpurea* und *Eucharidium* nach oben durch einen Haarkranz gesperrt ist; vgl. auch *Oe. biennis* L. und *Lamarckiana* DC. in KNUTH, Handb. Blütenbiol. II, 1 (1898) S. 404 u. 405, sowie *Epilobium hirsutum*, *Zauschnera californica* und *Boisduvalia densiflora* in ENGLER PRANTL III, 7 Fig. 86 A u. H und 88 A (1893).

Aehnliche Verhältnisse finden wir in der Gattung *Combretum* (siehe ENGLER, Monogr. afr. III). Auch hier wird der Honig von der Innenseite des untersten Theiles des Kelchbechers ausgeschieden. Bei vielen Arten setzt sich aber dieses Nektarium nach oben in einen freien, am Oberrande oft behaarten Kragen fort, sodass man es offenbar als ein Verwachsungsprodukt von Staubblattscheiden aufzufassen hat, die den meist ebenfalls am Rande bärtigen Staubblattscheiden von *Styrax*-, *Alangium*-, *Polyosma*-arten und anderen Olacaceen, Convolvulaceen (zumal *Lepistemon* und *Cuscuta*), *Fouquieria* (ENGL. PR. III, 6 Fig. 136 E u. J), *Jussieua* (ENGL. PR. III, 7 Fig. 85 C; MICHELI in MART., Fl. bras. XIII, 2 Taf. 28—35 Fig. 2, 5 u. 7), Zygophyllaceen (ENGL. PR. III, 4 Fig. 43—57) u. s. w. entsprechen<sup>1</sup>). Noch deutlicher erweist sich das Rezeptakel als Kelchbecher in der Sektion *Campylogyne* (ENGLER a. a. O. Taf. 25) und der nahe verwandten Gattung *Quisqualis*, wo ausser den Staub-

<sup>1</sup>) Siehe S. 108—9 meiner Arbeit „Über GÄRTNER'sche Gattungen usw.“ im Recueil trav. bot. Néerl. XV, 1 (1918). Ausser der hier genannten *Apostasia papuana* SCHLECHTER hat auch *Newwiedia Lindleyi* ROLFE; Bot. mag. CXX (1894) Taf. 7868 aussen unter der Spitze eines jeden der 6 Kelchblätter ein als Rest des Blattstiemes aufzufassendes Hörnchen.

fäden auch der untere Theil des Griffels der Innenwand des Bechers angewachsen ist und hier nur noch als vorspringende Rippe erscheint.

Im Verein mit anderen Merkmalen liefert diese Übereinstimmung im Bau des Kelchbechers und der Staubblätter bei *Combretum*-arten und *Oenotheraceen* den vollen Beweis, dass die letzteren nicht etwa in die Verwandtschaft der *Rhizophoraceen* und *Cunoniaceen* (vgl. hier die Frucht von *Schizomera* in Ic. Bogor. III Taf. 228 mit denen der *Rhizophoreen*, d. h. *Ceriops*, *Rhizophora*, *Kandelia* und *Bruguiera*) oder neben die *Guttiferen*, *Ternstroemiaceen*, *Lecythidaceen*, *Caryocaraceen* und *Vochysiaceen* zu den *Guttalen* gehören, sondern zu den allerdings gleichfalls von *Linaceen* abstammenden, mit bikollateralen Gefässbündeln versehenen echten *Myrtinen* <sup>1)</sup>, wo sie vielleicht neben den *Combretaceen*, *Melastomaceen* <sup>2)</sup> und *Myrtaceen* von *Lythraceen* abgeleitet werden können.

Genau genommen kann man hier aber nicht schlechtweg von einem Kelchbecher sprechen, vielmehr besteht das Rezeptakel der erwähnten *Myrtinen*-familien aus den mit einander verwachsenen unteren Theilen der Kelch-, Kron- und Staubblätter und die Innenschicht entspricht dem Staminalrohr von *Erythroxylum* und anderen *Linaceen*. Bei den genannten *Oenotheraceen* ist es oben zwischen den Staubfäden genau so gerade abgeschnitten, wie bei *Erythroxylum*-arten. Noch deutlicher wird das durch einen Vergleich mit den *Tamaricaceen*, welche gleichfalls, wenn auch vielleicht nur mittelbar, von *Linaceen* abstammen; denn auch das Staubblattrohr von *Myricaria germanica*, in das sich die Staubfäden wie bei *Linum*, *Asteropeiu*, *Philbornea* usw. deltoid verbreitern, scheidet den Honig nur am Grunde der Innenseite aus, wie bei den erwähnten *Oenotheraceen* und *Combretum*-arten; vgl. KNUTH a. a. O. II, 1 (1888) S. 417 Fig. 131.

Von der gleichen Zusammensetzung wie bei den *Spiraeen* (einschl. *Holodiscus*, *Adenostoma*, *Coleogyne* und *Ulmaria*) <sup>3)</sup>, *Pomeen*,

<sup>1)</sup> Die Umgrenzung dieser Ordnung gab ich im *Recueil* a. a. O. S. 76—8.

<sup>2)</sup> In diese Familie gehören, wie ich in diesen *Mededeel.* no. 35 (1918) S. 17—18 und im *Recueil* a. a. O. S. 78 andeutete, auch die *Sonneratiaceen*, *Crypteronia*, *Alzatea* und *Rhynchochalyx*, ja vielleicht auch *Punica*, *Olinia* und die *Peneaceen*.

<sup>3)</sup> *Cercocarpus*, *Purshia* und *Chamaebatia* gehören zu den *Dryadinen*; *Alchemilla* stellte ich schon vor MURBECCK, nämlich in meiner Abhandlung „Über ENGLER's Rosalen usw.“ (Hamburg 1903) S. 81—82, zu den *Potentillinen*. Weiteres über die Umgrenzung der Familie der *Rosaceen* und ihrer Sippen siehe in diesen *Mededeel.* no. 19 (1913) S. 53 Anm., no. 35 (1918) S. 13, 28—33, no. 37 (1918) S. 4, *Recueil* a. a. O. (1918) S. 59—60.

Amygdaleen, Saxifragaceen, Myrtinen usw., nämlich aus den unteren Theilen von dreierlei Blattgebilden bestehend, wenn wir die Kron- und die Staubblätter als verschieden ansehen, obgleich erstere eigentlich nichts weiter wie Staminodien sind<sup>1)</sup>, ist auch der Blütenbecher der zu den Polygalinen gehörenden und von Linaceen abstammenden Chrysobalaneen (vgl. MART., Fl. bras. XIV, 2 Taf. 1—18). Auch hier ist, wie bei gewissen Onagraceen und *Combretum*-arten, der Oberrand der mit einander zu einem Becher verwachsenen Staubblattscheiden häufig bärtig (vgl. z. B. *Moquilea* bei MART. a. a. O. Taf. 1—8).

Ebenso muss wohl auch der Blütenbecher der vielleicht mit den Nepenthaceen, Parnassiaceen (einschl. Sarraceniaceen), Marcgraviaceen und Guttiferen verwandten Vochysiaceen gedeutet werden, an dessen Oberrande die Kron- und Staubblätter perigyn stehen und dessen viertes Kelchblatt am Grunde meist zu einem vermuthlich innen Honig absondernden Sporn ausgesackt ist.

Durch die hypogyne, nicht perigyne Stellung der Staubblätter und den Verlauf der Nerven im Sporn zeigt sich auch bei *Tropaeolum* sehr deutlich, dass das sehr kurze Rezeptakel mit dem extrastaminalen, innen Honig abscheidenden Sporn nicht mehr zur Achse gehört, wie z. B. BUCHENAU in ENGLER'S Pflanzenreich 10 (1902) S. 1 u. 6 annimmt, sondern schon Blattnatur hat.

Weit schwieriger ist die morphologische Deutung des Honigrohres von *Pelargonium*. Nach REICHE in ENGL. PRANTL III, 4 S. 3 (1889) soll es nicht zum Kelch, sondern zur Achse gehören. Da aber die mit einem Honigsporn von Blattnatur ausgestattete Gattung *Tropaeolum* ganz zweifellos gleich den Balsamineen, Limnantheen, Stackhousiaceen, Oxalidaceen, *Hypseocharis* und wohl auch den Surianeen zu den Geraniaceen gehört und da nach VELENOVSKY der obere Theil der gegliederten Blütenstiele schon zur Blüthe gehört und sich aus den unteren Theilen der Kelch-, Kron-, Staub- und Fruchtblätter zusammensetzt<sup>2)</sup>, so muss auch das Honigrohr von *Pelargonium* in gleicher Weise gedeutet werden, wie der Blütenbecher der Chrysobalaneen, Myrtinen, Rosalen usw..

Somit hat auch in der ganzen Ordnung der Gruinalen das Blütennektarium stets Blatt-, niemals Achsennatur, und der Be-

<sup>1)</sup> Siehe S. 186—191 meines „Système phylét. des Angiospermes“ in den Arch. Néerl. sc. exact. et nat. 3 B, I (1912).

<sup>2)</sup> Siehe H. HALLIER im Recueil a. a. O. (1918) S. 107—8.

weis muss noch geliefert werden, ob es bei den Dikotylen überhaupt Blüthennektarien von Achsennatur giebt. Man könnte dabei an gewisse Rutaceen und andere Terebinthinen denken, wo der Fruchtknoten einer epistaminalen Honigscheibe aufsitzt. Aber der Vergleich mit anderen Vertretern derselben und solchen anderer Ordnungen macht es doch wahrscheinlicher, dass auch bei diesen Terebinthinen die Honigscheibe aus fleischig-drüsig gewordenen Staubblattscheiden besteht.

PORSCH selbst erwähnt übrigens unter den angeblich durch Achsennektarien ausgezeichneten höheren Dikotylen schon eine Reihe von Ausnahmen und knüpft daran das triviale Paradoxon, dass auch diese Ausnahmen die Regel bestätigten. So spricht er auf S. 586 von den Kronblattnektarien von *Halenia* und *Gentiana*-arten und neigt dabei wieder zu BORBAS's gänzlich verfehelter Idee einer Verwandtschaft der *Gentianaceen* mit den *Sileneen*. Beide Pflanzengruppen gehören zwar zu der grossen Schar von Abkömmlingen der *Linaceen*, die, wenn letztere Familie mit den *Saxifragaceen* verschmolzen werden müsste, wieder als Abtheilung der *Saxifragenen* zu bezeichnen wäre, wie ich schon in no. 37 dieser Mededeelungen (1918) S. 2--3 andeutete. Aber bei allen echten *Caryophyllinen* sind die Samenknospen noch dichlamydeisch und eusporangiat, bei den *Gentianaceen* hingegen stets schon monochlamydeisch und leptosporangiat. Auch in ihren chemischen Eigenschaften sind beide Pflanzengruppen durchaus verschieden und von einer unmittelbaren Verwandtschaft kann keine Rede sein; vgl. dazu auch mein *Juliania*-buch (Dresden 1908) S. 42 Anm..

Unrichtig ist es also auch, wenn PORSCH auf S. 285 die *Caryophyllinen* durch die *Phytolaccaceen*, offenbar nur wegen der schon zur Blüthezeit freien Fruchtblätter der meisten *Phytolaccaceen*, zu den *Polycarpicæ* in Beziehung bringt. Wie nahe die *Phytolaccaceen* den *Aizoaceen* stehen, zeigt sich darin, dass die gegenseitige Abgrenzung beider Familien einem fortwährenden Wechsel unterworfen war und noch in ENGLER's Pflanzenr. IV, 83 (1909) S. 1 u. 25 H. WALTER 6 Gattungen von ersteren zu letzteren versetzt hat.

Ihre Abstammung von *Linaceen* oder wenigstens *Gruinalen* bekunden die *Caryophyllinen* u. A. durch folgende von ersteren ererbten Merkmale: 1) das häufige Vorkommen des kurzen Staminalrohres, z. B. unter den *Aizoaceen* bei *Limeum* (BAILL., Hist. pl. IV, 1873, Fig. 34), *Macarthuria* (ENGL. PRANTL, Nat. Pfl. III, 1b Fig. 16 F) und *Sesuvium* (ebendort Fig. 17 D), unter den *Phytolaccaceen* bei *Stegnosperma* (WALTER in ENGLER, Pflanzenr. IV,

83 Fig. 36 B), unter den Nyctaginaceen bei *Bougainvillea* (BAILL. a. a. O. Fig. 20), in der Portulacaceen-gattung *Pleuropetalum* (ENGL. PR. a. a. O. Fig. 20 E), bei Polygonaceen (*Emex* in ENGL. PR. III, 1a Fig. 7 N, *Atraphaxis* Fig. 12 C, *Antigonum* Fig. 14 C, *Podopterus* Fig. 15 B, *Muehlenbeckia* Fig. 16 B, *Ruprechtia* Fig. 18 G), vielen Chenopodiaceen<sup>1)</sup>, Amarantaceen, Caryophyllaceen (ENGL. PR. a. a. O. III 1a u. 1b), sowie bei den Frankenieen und Tamariceen; 2) die wie bei *Oxalis*, *Limnanthes*, *Linum* und anderen Grunalen schwierig verdickten Seitenränder der Kronblattnägel von *Lychnis grandiflora* und *L. Senno* in SIEB. et ZUCC., Fl. jap. Taf. 48—49; 3) die schon erwähnten Kronblattscheiden oder -stipeln von Frankenieen, *Reaumura*, Sileneen und Linaceen; 4) die getheilten Kapselklappen bei Sileneen, Vivianieen, Eulineen usw.; 5) die zweilappigen Kronblätter von *Stellaria* und *Limnanthes*; 6) die aus der Exopyle herausschauende Endopyle von *Fouquieria*, *Niederleinia*, *Portulaca*, *Statice*, *Guajacum*, *Ancistrocladus*, *Ploiarium*, Marcgravieen, *Tetramerista*, *Adinandra*, *Diospyrus*, *Drosera* usw. (vgl. Beih. Bot. Centralbl. XXXIV, II, 1, 1916, S. 36); 7) die Kelchhörnchen von Caryophyllaceen, Aizoaceen und Geranieen; 8) die Blaszellen von Amarantaceen, Caryophyllaceen, Portulacaceen, Aizoaceen, Crassulaceen und *Oxalis*-arten (SOLEREDER, Syst. Anat. Dicot. 1899 S. 939); 9) die einzellreihigen Drüsenhaare von Portulacaceen, Caryophyllaceen und Geraniaceen; 10) die Gerbstoffschläuche und markständigen Gefässbündel bei Caryophyllinen und Geraniaceen; 11) das Fehlen des Markstrahlparenchyms bei Frankenieen, Caryophyllaceen, Stackhousieen, *Monsonia* und *Viviania*; 12) das Vorkommen von Grunalen-drüsen aussen an den Kelchstäubfäden von *Stellaria uliginosa* MURR. (SCHLECHTEND.-HALLIER, Fl. v. Deutschl. Taf. 1216 Fig. 2 S. 309), *Facchinia lanceolata* RCHB. (ebendort Taf. 1181 Fig. 1, 4), *Lychnis diurna* SIBTH. (Taf. 1158 Fig. 2), *Silene Pumilio*

<sup>1)</sup> Den deutschen Pflanzennamen „Melde“ weiss KLUGE in der 5. Aufl. (1894) seines „Etymol. Wörterb. d. deutschen Sprache“ S. 254 noch nicht abzuleiten. Nach den von ihm angeführten Formen molten (baier.), mulde, molte, mola und mulda dürfte er gleichbedeutend sein mit Molte (Gemahlenes, Staub, Erde), wobei wohl an die meist foldgraue Farbe dieser Gewächse oder an ihren staubigen Überzug zu denken ist. Das Wort ist auch noch erhalten geblieben in den Zusammensetzungen Multe-beere (*Rubus Chamaemorus*) und Maulwurf (althochd. molt-werf). In Gronau heisst der Maulwurf Wrute, was hochdeutsch mit Wühle (vgl. z. B. Blindwühle) zu übersetzen wäre; siehe KLUGE a. a. O. S. 308 unter Rüssel.

WULF. (Taf. 1138 Fig. 1), *S. nutans* L. (Taf. 1133 Fig. 1), *Dianthus Armeria* L. Taf. 1104 Fig. 1) u. s. w. und die vollständige Reduktion dieser Staubblätter zu solchen Drüsen bei anderen Caryophyllaceen (SCHLECHTEND.-HALLIER a. a. O.), womit der Übergang des Blattnektariums in PORSCH's sogen. Achsennektarium sich innerhalb ein- und derselben Pflanzenfamilie vollzieht.

Nach PORSCH a. a. O. S. 584—5 kommen solche Drüsen am Grunde der Staubfäden auch noch vor bei Portulacaceen, Polygonaceen und Plumbaginaceen, und er sieht darin mit Recht einen weiteren Beweis für die von MAURY und mir vertretene Ansicht, dass letztere nicht zu den Primulinen, sondern zu den Caryophyllinen gehören<sup>1)</sup>.

Auf S. 585 stellt PORSCH die Papaveraceen wegen ihrer Blüthennektarien in Gegensatz zu den übrigen Rhoeadalen und mir selbst sind schon wiederholt Zweifel darüber aufgestiegen, ob sie überhaupt mit den übrigen drei Familien, den Capparidaceen, Cruciferen und Resedaceen, die ich im Systême phylét. (1912) S. 211 als Ordnung der Crucialen (LINDL. 1833) absonderte, verwandt sind. Von letzteren weichen sie u. A. ab durch nur 2—3-gliedrigen Kelch, die noch reichlich mit Nährgewebe ausgestatteten Samen, das Vorkommen von Milchsaft und Berberin und das Fehlen von Myrosin. A. a. O. S. 205 stellte ich sie daher zu den Ranalen. Die Crucialen aber scheinen nach ihrem äusseren und inneren Bau (vgl. z. B. die Deck- und Drüsenhaare der Capparidaceen, Leguminosen, Connaraceen und Geraniaceen, auch Surianeen) und ihren stofflichen Eigenschaften (Myrosinzellen wie bei *Tropaeolum*, *Limnanthes* und manchen Leguminosen, auch *Bretschneidera*) verwandt zu sein mit den Geraniaceen (zumal Oxalideen; vgl. die Folia unifoliolata von *Sarcotheca*, *Lepidobotrys*, Connaraceen und der Stixeeengattung *Physena*), Zygophyllaceen, Leguminosen und Connaraceen.

Kehren wir nun wieder zurück zu den von PORSCH als Ausnahmen erwähnten Kronblattnektarien gewisser Gentianaceen, so können wir ihnen auch noch die innen Honig absondernden und mit den Nektarien der Staubblattsäule korrespondierenden Kronblattscheiden der Grewieen, also einer Sippe der vermutlich auch von Linaceen abstammenden Columniferen (einschl.

1) Vgl. H. HALLIER, Ueber die Verwandtschaftsverh. der Tubifloren und Ebenalen usw. (Hamburg 1901) S. 78—82 und 100; derselbe, Systême phylét. (Haarlem 1912) S. 171.

Dipterocarpaceen und Euphorbiaceen, aber ohne die zu den Linaceen zu stellenden Chlaenaceen und Rhap-topetalaceen und die in die Thymelaeaceen-sippe der Aquilarien gehörenden Gonystylaceen), an die Seite stellen. Derartige Kronblattscheiden und -stipeln finden sich noch bei zahlreichen anderen Abkömmlingen der Linaceen, so bei Erythrospermeen, Pangieen, Hypericeen, der Hippocrateaceen-gattung *Lophopetalum*, doch auch schon in der Familie der Linaceen selbst (*Durandea*, *Hebepetalum*, *Erythroxylen*, *Argophyllum*, *Corokia*), und der in letzterer vorkommende Gattungsname *Nectaropetalum* sagt zur Genüge, dass sie zuweilen wie bei Ranunculaceen und Berberidaceen als Nektarien dienen; siehe auch H. HALLIER in Recueil a. a. O. S. 109.

• Als weitere Ausnahmen seiner „Regel“ erwähnt PORSCH auf S. 585 die Kronensporne der Valerianaceen, die aber mit den Caprifoliaceen (einschl. *Adoxa*) und den Dipsacaceen die Ordnung der Capriales (LINDL. 1833) bilden, während die Rubiaceen, zu denen er sie noch irrthümlich in Beziehung bringt, als nächste Verwandte der Loganiaceen (ohne die zu den Scrophulariaceen gehörenden Buddleioideen) und der Apocynaceen (einschl. Asclepiadaceen) zu den Tubifloren in die Gruppe der Contorten zu stellen sind. Ähnliche Kronensporne kommen bekanntlich unter den Abkömmlingen der Linaceen noch vor bei Violaceen, sowie den Antirrhineen, Lentibularieen und anderen Personaten. Man sieht, auch PORSCH's Ausnahmen sind so zahlreich, dass sie, selbst wenn seine Ansicht vom Achsennektarium richtig wäre, kaum mehr als solche gelten könnten.

Bei *Viola* dient der Sporn freilich nur als Honigbehälter, während der Honig von den Spornen der beiden vorderen Staubbeutel ab-geschieden wird (KNUTH, Handb. Blütenbiol. II, 1 S. 138). Ähnlich ist es bei den Antirrhineen, wo der Honig von einem hypogynen Diskus abgesondert wird und in den Kronensporn hineinfliesst (KNUTH a. a. O. II, 2 S. 147, 149, 150). Bei *Utricularia* und *Pinguicula* jedoch ist es der Sporn selbst, welcher den Honig nicht nur herbergt, sondern auch abscheidet (KNUTH a. a. O. S. 297, 298).

Ausser an den Blüthenhüllblättern und den Staubblättern, was beides, wie wir sahen, auch bei höheren Dikotylen sehr häufig ist, kann nun der Honig nach PORSCH bei den Polycarpicae auch von den Fruchtblättern ausgeschieden werden. Er erwähnt aber nur zwei Fälle, und da der eine, *Sarracenia purpurea*, gar nicht hierher gehört, so erweist sich auch hier wieder die scharfe Gegenüberstellung

der Polycarpicae und der übrigen Dikotylen als ein Erzeugnis der Einbildungskraft. Denn die von WETTSTEIN vorgenommene Einreihung der Sarraceniaceen unter die Polycarpicae ist unrichtig. Sie sind nur eine Sippe der Parnassiaceen und gehören, wie schon oben auf S. 3 u. 8 gesagt wurde, mit den übrigen Nepenthalen neben die Marcgraviaceen und Guttiferen zu den von Linaceen abstammenden Guttalen.

*Sarracenia* ist aber unter den höheren Dikotylen durchaus nicht der einzige Fall von Honigabsonderung durch die Fruchtblätter. So konnte ich im Mai 1917 im Leidener botan. Garten an Blüten der Styracacee *Halesia tetraptera* L. beobachten, dass der Honig vom Grunde des Griffels erzeugt wird; vgl. auch J. PERKINS in ENGLER, Pflanzenr. IV, 24 (1907) S. 8. Bei *Epilobium angustifolium* L. wird der Honig nach KNUTH, Handb. Blütenb. II, 1 (1898) S. 396 von der grünen fleischigen Oberfläche des Fruchtknotens abgesondert, bei der Penaeacee *Sarcocolla squamosa* BTH. nach KNUTH a. a. O. III, 1 (1904) S. 520 und bei den Ericaceen *Sarcodes sanguinea* TORR. und *Rhododendron ledifolium* G. DON nach KNUTH a. a. O. III, 2 (1905) S. 1 u. 3 am Grunde des Fruchtknotens.

Gänzlich verfehlt ist der von PORSCH auf S. 582 vorgenommene zweite Vergleich der Polycarpicae mit den Monokotylen: „Die Nektarausscheidung erfolgt an den Blütenhüllblättern“. Denn bei den aufgezählten Ranunculaceen und Berberidaceen sind es Kronblätter, welche den Honig ausscheiden. Die Monokotylen aber haben überhaupt niemals Kronblätter, sondern nur, meist in Sechszahl, Kelchblätter (siehe oben S. 6 Anm. 1).

Wohl aber kann PORSCH's Verzeichnis von Monokotylen mit Kelchnektarien als Bestätigung meiner Ausführungen in diesen Mededeel. no. 40 (1921) S. 36 Anm. dienen, wo ich u. A. *Gagea* von den Allioiden zu den Tulipeen versetzte, letztere von den Scilleen trennte, gleich den Polygonateen von Uvularieen ableitete und zu den Melanthioiden stellte.

Schon allein die scharfe Gegenüberstellung von sogen. Achsennektarien und Blattnektarien im Allgemeinen, ohne die drei schon bei den Bennettiteen scharf geschiedenen Blattarten, die Kelch-, Staub(† Kron)- und Fruchtblätter, aus einander zu halten, musste gegen PORSCH's Beweisführungen starke Bedenken erregen. Er hat hier mehr mit abstrakten Begriffen wie mit differenzierten lebenden Gebilden gearbeitet und ist auf Grund sehr mangelhafter Kenntnis morphologischer Thatsachen und der Verwandtschaftsverhältnisse zu den haltlosesten Phantasiegebilden gelangt. An der Ableitung der übrigen Dikotylen und der Monokotylen von Polycarpicae

muss zwar festgehalten werden, aber PORSCH's Arbeit hat dafür nicht den geringsten neuen Beweis erbracht, da man doch auch in *Caltha* und der Haemodora-ceen-gattung *Tofieldia*, welche beide den Honig am Fruchtknoten abscheiden, unmöglich nahe Verwandte erkennen kann und da es noch gar nicht ausgemacht ist, ob bei den Monokotylen das Saeptal- oder nicht vielmehr das Kelchnektarium die ursprünglichere Form ist.

*Ausgegeben am 4. August 1921.*