©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Studien über die natürliche Verwandtschaft der *Plumbaginales* und *Centrospermae*

Von

Hans-Christian FRIEDRICH

(Aus der Botanischen Staatssammlung München)

Mit 6 Abbildungen

Eingelangt am 21. Jänner 1956

In fast allen neueren Systemen werden die nahen Beziehungen der *Plumbaginales* zu den *Centrospermae* für gesichert gehalten. Es fehlen aber genauere Untersuchungen darüber, welche Formenkreise der *Centrospermae* als nächst verwandt mit den *Plumbaginales* angesehen werden können.

Die Aufklärung der verwandtschaftlichen Beziehungen der *Plumbaginales* macht es erforderlich, sich einen genauen Überblick über die den Vorfahren unserer Reihe zunächst stehenden Familien der *Centrospermae* zu verschaffen, sowie die Reihe (Ordnung) selbst scharf zu umgrenzen, da gerade ihr verschiedentlich Familien zugeordnet werden, die mit den *Centrospermae* nichts zu tun haben. Es ergibt sich daraus zwangsläufig, daß auch die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Centrospermae* untereinander nicht außer Acht gelassen werden dürfen; denn nur durch Vergleiche der verschiedenen, zweifellos innerhalb der *Centrospermae* vorhandenen Entwicklungszweige und ihrer Entwickungstendenzen wird es möglich sein, sich ein ungefähres Bild von der Entstehung der *Plumbaginales* zu verschaffen.

In allen Teilen zeigen die *Plumbaginaceae* den *Centrospermae* gegenüber progressive Merkmale. Es ist daher notwendig, aus seinen Einzelgliedern den progressiven oder reduktiven Charakter eines Entwicklungszweiges der *Centrospermae* zu erkennen, denn nur an einem solchen, dessen Hauptmerkmale dauernd progressiv sind, wird man den Ausgangspunkt für die Entwicklung des *Plumbaginales*-Zweiges zu suchen haben.

Die vorliegende Arbeit wurde von meinem im Vorjahre verstorbenen, hochverehrten Lehrer Professor Dr. Karl SUESSENGUTH angeregt. Für seine vielfache Anleitung und Beratung bin ich ihm zu größtem Dank verpflichtet. Auch den Herren Professor Dr. Friedrich

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

MARKGRAF und Privatdozent Dr. Hermann MERXMÜLLER sei für ihre freundlichen Ratschläge und Literaturhinweise herzlich gedankt.

*

Die erste Arbeit, in welcher u. a. auch die Verwandtschaftsfragen der *Plumbaginaceae* behandelt worden sind, stammt von dem französischen Botaniker MAURY 1886. Er versuchte die *Plumbaginaceae* von den *Polygonaceae,* die damals noch zu den *Centrospermae* gerechnet wurden, „abzuleiten". Da dieser Arbeit jedoch eine genauere Beweisführung fehlte, fand die Ansicht MAURYS wenig Anerkennung und kam nur im System von BAILLON 1892 zum Ausdruck; sie stieß besonders in der Berliner Schule ENGLERS auf schärfste Ablehnung (vergl. PAX 1886: 59). Die von MAURY angeführten, beiden Familien eigenen Merkmale waren fast ausschließlich habitueller Natur und bezogen sich nur auf die vegetativen Organe; sie waren nicht beweiskräftig genug, um eine Verwandtschaft der *Plumbaginaceae* mit den *Polygonaceae* zu rechtfertigen. Trotzdem versuchte HALLIER 1901: 78—82 erneut, die *Plumbaginaceae* mit den Polygonaceae „und den übrigen Familien der *Centrospermae*" in Verbindung zu bringen. Auch HALLIER stützte seine Ansicht zu sehr auf habituelle Merkmale, die in beiden Reihen gemeinsam auftreten. Der gerade für phylogenetische Untersuchungen so wichtige Bau der Blüte und die diagrammatischen Vergleiche finden bei HALLIER wenig Beachtung. Nicht die Blüte als Gesamtheit, sondern nur einzelne Blütenorgane werden verglichen. Kein einziges Merkmal im Blütenbau der *Polygonaceae* deutet aber darauf hin, daß von gemeinsamen Ahnen aus die Weiterentwicklung zu den *Plumbaginaceae* erfolgt sein könnte.

Was das Verhältnis der *Polygonaceae* zu den *Centrospermae* anbelangt, so werden sie heute als eigene Reihe aufgefaßt, wobei sie von verschiedenen Systematikern als weitgehend reduzierte Verwandte der *Centrospermae* bezeichnet werden. Demgegenüber soll aber hier auf die Auffassung hingewiesen werden, daß sie noch verhältnismäßig primitive Vertreter einer Entwicklungsreihe darstellen, die nach WETTSTEIN 1935 wahrscheinlich von niederen *Monochlamydeae* ausgeht. Eine Weiterentwicklung von den *Polygonales* zu den *Centrospermae* ist undenkbar. Da aber allem Anschein nach die *Centrospermae* ebenfalls einen ähnlichen Ursprung haben, müssen sie zwangsläufig im System ihren Platz hinter oder neben den *Polygonales* behalten; es handelt sich um zwei parallele Entwickungsreihen, die demselben Grunde entspringen, aber nicht in direkter Beziehung zueinander stehen.

1. Vergleichende morphologische Untersuchungen

Die Vielgestaltigkeit, welche uns gerade bei den *Centrospermae* im Bau der vegetativen Organe, besonders aber im Blütenbau entgegentritt, führt zunächst zu der Frage, welche Familien als mehr oder weniger ursprünglich angesehen werden müssen. WETTSTEIN (1935),

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

PAX (1927) und HARMS (1934) bezeichneten die *Chenopodiaceae* als den primitivsten Typ der *Centrospermae*; von ihnen soll die Entwicklung aller übrigen Familien dieser Reihe ausgegangen sein. Dies ist sicher unrichtig; denn wenn, wie dies heute von verschiedener Seite angenommen wird (vergl. SUESSENGUTH 1938: 18), die Ansicht vorherrscht, daß Familien, welche sich zum größten Teil aus baumförmigen Vertretern zusammensetzen, stammesgeschichtlich älter sind, so läßt sich die „Ableitung" der übrigen *Centrospermae* von den fast ausschließlich krautigen *Chenopodiaceae* nicht aufrechterhalten. Es läßt sich so nicht gut vorstellen, wie etwa die Weiterentwicklung von den selbst stark reduzierten *Chenopodiaceae*, mit ihren kleinen, vielfach zusammengedrängten und stark vereinfachten Blüten, ihrem abgeleiteten Bau des Fruchtknotens usw., zu den in der Hauptmasse baumförmigen oder zumindest strauchigen *Phytolaccaceae* und *Nyctaginaceae* vonstatten gegangen sein soll.

Gerade die *Phytolaccaceae* weisen ja neben dem Vorherrschen der Holzpflanzen noch einige andere ursprüngliche Merkmale auf. So finden sich im Gynözeum alle Übergänge vom apokarpen zum synkarpen Fruchtknotenbau und die Blütenstände fast aller *Phytolaccaceae* sind im Gegensatz zu denen der übrigen *Centrospermae* einfach gebaut, vom razemösen Typ. Diese Merkmale zwingen dazu die *Phytolaccineae* und innerhalb dieser besonders die *Phytolaccaceae* als ursprünglichsten Typ der *Centrospermae* anzusehen (vergl. BITZEK 1928: 261—268). Sie kommen der rein theoretischen Gruppe der *Pro-Centrospermae* sehr nahe, d. h., sie stellen den Rest eines phylogenetischen Entwicklungszentrums dar, dem durch progressive, zum Teil aber auch reduktive Weiterentwicklung der erwähnten ursprünglichen Merkmale die übrigen Familien der *Centrospermae* entstammen. Diese Deszendenten der primitiven *Centrospermae* sind aber, wie später noch eingehender erläutert werden soll, als verhältnismäßig jung anzusehen, d. h., sie stellen Gruppen dar, die sich z. T. noch in voller Entfaltung befinden. Gerade dieser letzte Punkt ist für die Ableitung der *Plumbaginaceae* von größter Bedeutung. Wenn nämlich Familien oder Familiengruppen ihre eigene Entwicklung noch nicht abgeschlossen haben, was sich besonders im Auftreten stark polymorpher Formenkreise, deren Sippen ineinander übergehen und daher schwierig zu trennen sind, äußert (vergl. z. B. die Gattungen *Chenopodium, Amaranthus, Montia, Claytonia, Anacampseros* und die Sammelgattung *Mesembrianthemum*), so ist es kaum möglich, daß sie den Ausgangspunkt für eine Weiterentwicklung darstellen, die zu den verhältnismäßig einheitlichen *Plumbaginaceae* führen soll. Es ist daher naheliegender, anzunehmen, daß die *Plumbaginaceae* derselben Grundgruppe entspringen wie die jüngeren Entwicklungszweige der *Centrospermae*, daß es sich um konvergente und wahr-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

scheinlich auch gleichaltrige Entwicklungszweige handelt.

Entsprechend dieser Auffassung müssen zunächst die *Plumbaginaceae* mit den Familien der *Phytolaccineae* verglichen werden, um dadurch festzustellen, inwieweit hier Merkmale vorhanden sind, welche die Herkunft der *Plumbaginaceae* von einer den *Phytolaccineae* ähnlichen Gruppe gerechtfertigt erscheinen lassen.

Obwohl die alleinige Heranziehung habitueller Merkmale zur Aufklärung verwandtschaftlicher Beziehungen sehr oft zu Fehlschlüssen verleitet und daher zu berechtigten Zweifeln gegenüber den daraus gezogenen Folgerungen veranlaßt hat, kann doch nicht ganz darauf verzichtet werden. Bezüglich der Klarstellung des Verhältnisses zwischen den *Phytolaccineae* und *Plumbaginaceae* mußte, um einen Ausgangspunkt für weitere Untersuchungen zu finden, zunächst ein solcher Formenkreis unter den *Phytolaccineae* herangezogen werden, der auch in seinen äußeren Erscheinungsformen, sei es im Gesamthabitus, im äußeren Bau der Blüten oder im Bau der Infloreszenzen, Anklänge an die *Plumbaginaceae* zeigt. Innerhalb der *Phytolaccaceae* lassen sich solche Merkmale habitueller Natur, die mit den *Plumbaginaceae* in Beziehung gebracht werden könnten, nicht erkennen, wohl aber bei den *Nyctaginaceae*, die mit Recht in den engsten Verwandtschaftskreis der *Phytolaccaceae* zu stellen sind. Aus diesem Grunde sei die Gegenüberstellung der *Nyctaginaceae* und *Plumbaginaceae* der mit den *Phytolaccaceae* vorweggenommen.

Innerhalb der *Nyctaginaceae* tritt bei verschiedenen Gattungen der Tribus *Mirabileae* ein den *Plumbaginaceae* äußerlich ähnlicher Blütenbau auf. Auf Grund dessen hatte schon ADANSON 1763: 263—265 eine Verwandtschaft der beiden Familien angenommen. Der farbig-korollinische Kelch vieler *Staticeae* läßt sich sehr gut mit der ganz ähnlich ausgebildeten, wenn auch oft größeren Blütenhülle mancher *Mirabileae* vergleichen. Bei den meisten Arten der Gattungen *Mirabilis, Oxybaphus Selinocarpus, Boerhavia* und *Pisonia* ist die Blütenhülle drüsig-klebrig behaart. Ähnliche Verhältnisse finden sich bei fast allen Arten der Plumbaginaceen-Gattung *Plumbago* und bei *Plumbagella micrantha*, wo sich die drüsige Behaarung auf die Mittelrippen der Kelchblätter beschränkt. Ein Hauptmerkmal der *Nyctaginaceae*, wodurch sie sich von den *Phytolaccaceae* im wesentlichen unterscheiden, ist die Ausbildung eines Anthokarps. Es entsteht dadurch, daß die oberen Teile der Blütenhülle nach der Anthese abgetrennt werden und später der basale, stehenbleibende Teil sich vergrößert und verholzt. Er bildet dadurch ein wirksames Schutz- und Verbreitungsorgan für die dünnwandige Frucht. Diesem Verhalten kann das von *Plumbagella* gegenübergestellt werden, bei der nach der Bestäubung der verwachsenblättrige Kelch ebenfalls sich vergrößert und verholzt und auch hier ein Schutzorgan

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

der sehr dünnwandigen Frucht bildet; durch seine Klebdrüsen dient er ebenfalls zu ihrer Verbreitung (Abb. 1, a—e). Wenn auch der Kelch bei allen anderen Gattungen der *Plumbaginaceae* keine weitere Veränderung erfährt, so bleibt er doch überall als ein die Frucht schützendes Organ erhalten. In ihrem Gesamthabitus erinnern die *Plumbageae* an verschiedene *Boerhavia*-Arten (vergl. z. B. *Boerhavia plumbaginea* mit *Plumbago europaea*).

Allein diese hier angeführten rein äußerlichen Merkmale können natürlich niemals eine Verwandtschaft der *Plumbaginaceae* mit den *Nyctaginaceae* beweisen; es kann sich ebensogut um Analogien handeln. Sie gewinnen erst dann an Bedeutung, wenn sich auch im inneren Bau der Blüte und der vegetativen Organe in beiden Familien übereinstimmende Merkmale zeigen.

Daß die *Nyctaginaceae* einen monochlamydeischen Blütenbau besitzen, ist wohl ohne Zweifel, wenn auch die Blüten einiger *Mirabileae*, wie z. B. von *Mirabilis jalapa*, den Anschein erwecken, wie wenn sie in Kelch und Krone gegliedert wären, wodurch ihre äußerliche Ähnlichkeit gegenüber der Plumbaginaceen-Blüte noch deutlicher hervortritt. Es wäre daher falsch, die Blüte der *Plumbaginaceae* in der Weise von den *Nyctaginaceae* „ableiten" zu wollen, daß der Kelch der *Plumbaginaceae* dem Hochblattinvolukrum der *Nyctaginaceae* entsprechen würde. In einem solchen Fall hätte dann *Mirabilis jalapa* eine hochgradig sympetale Blumenkrone. Das Auftreten von mehreren Blüten innerhalb des Hochblattinvolukrums bei anderen *Mirabilis*-Arten und in der nahe verwandten Gattung *Oxybaphus*, sowie die Ausbildung eines Anthokarps durch die Blütenhülle, welche bei *Mirabilis jalapa* in genau derselben Weise erfolgt wie bei den *Nyctaginaceae* ohne Involukrum, schließen jedoch eine solche Annahme aus.

Wie läßt sich aber die dialypetale Blüte der *Plumbaginaceae* mit der monochlamydeischen der *Nyctaginaceae* in Beziehung bringen? Schon Grisebach 1844: 295 und später Pfeffer 1872 hatten die Ansicht vertreten, daß die Kronblätter der *Plumbaginaceae* nichts anderes als

---

Abb. 1. — a: Basaler Teil der Blütenhülle von *Mirabilis viscosa*; bei T entsteht nach der Anthese eine Trennungszone, durch die der obere, drüsige Teil der Blütenhülle abgeworfen wird; — b: Das ausgereifte, verholzte Anthokarp; — c: Dasselbe im Längsschnitt. — — d: Ausgereifter, verholzter Kelch von *Plumbagella micrantha*; — e: Derselbe im Längsschnitt. — — f: *Aegialitis annulata*. Blüte mit Braktee und Brakteolen; — g: Einzelblüte; — h: Dieselbe nach Entfernung des Kelches; — i: Staminaltubus mit den Ansatzstellen der Petala. — —k: *Stegnosperma halimifolia*, Blüte in der Aufsicht; — l: Dieselbe von der Seite, den Staminaltubus und die daraus entspringenden, leicht abfälligen „Petala" zeigend (Tepalen entfernt). — — m: *Macarthuria australis*, Staminalkupula ausgebreitet; — n: Noch nicht geöffnete Blüte nach Entfernung der Blütenhülle.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

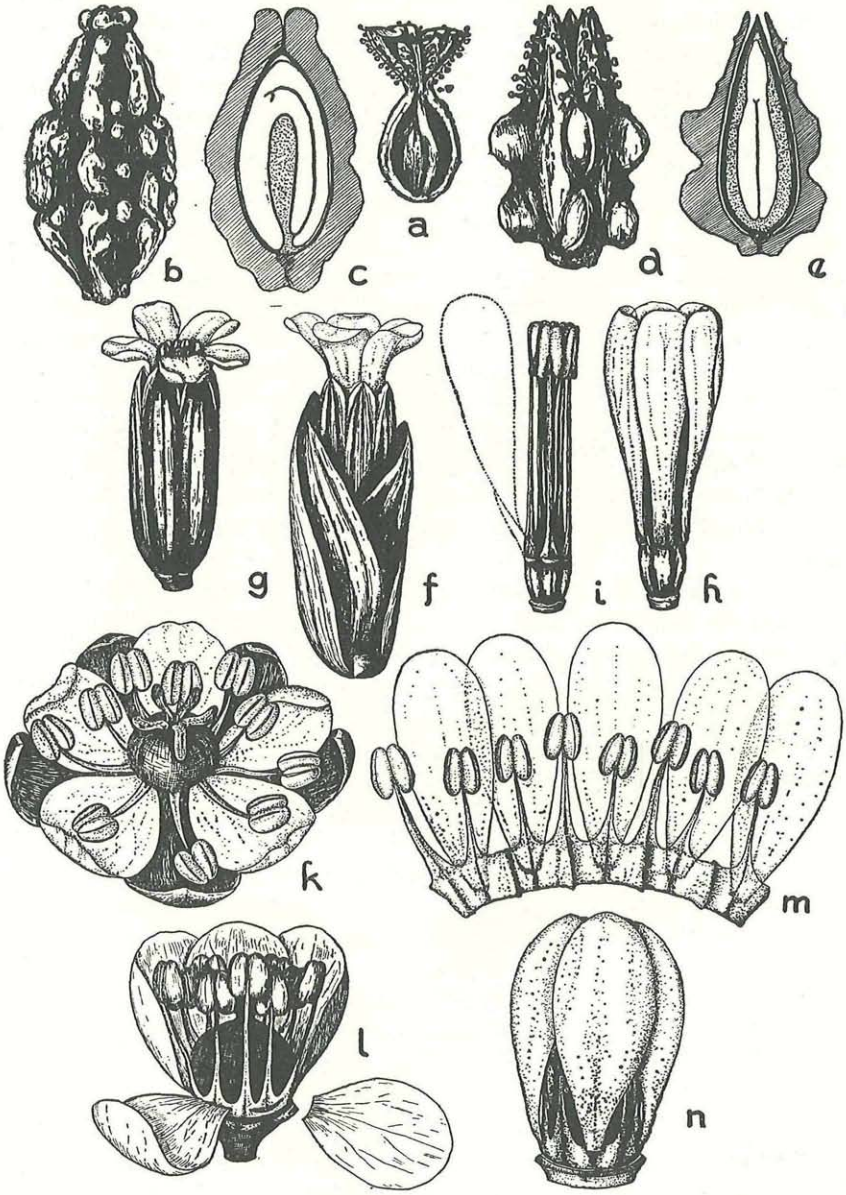

Abb. 1.
(Erklärung als Fußnote auf Seite 224)

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

petaloide Anhängsel der Staubblätter darstellen. Die Entwicklungsgeschichte der Plumbaginaceen-Blüte zeigt auch tatsächlich, daß die Kronblätter nebst ihren opponierten Staubblättern aus ein und demselben Primordium entstehen. (Vergl. dazu die in Abb. 2 dargestellte Blütenentwicklung der *Plumbaginaceae.*) Dieses Verhalten gleicht auffallend dem der *Centrospermae.* Für diese Reihe hatte schon PAYER 1857 nachgewiesen, daß es sich überall dort, wo dialypetale Blüten ausgebildet werden, bei den Kronblättern um petaloid ausgebildete „Dédoublements-Hälften" der äußeren Stamina handelt. Auch in den Arbeiten von LÜDERS und WALTER, auf die später noch eingehender Bezug genommen werden soll, kommt diese Ansicht deutlich zum Ausdruck. MATTFELD 1938: 86 kommt ebenfalls zu dem Ergebnis, daß das Petalum und sein superponiertes Stamen bei den *Centrospermae* als morphologische Einheit anzusehen sind; nur werden hier die Kronblätter nicht als Spaltungshälften, sondern als dorsal verwachsene Nebenblätter der Stamina des äußeren Kreises gedeutet. MATTFELD äußert sich dahingehend, daß in dieser Hinsicht alle *Centrospermae* als gleichwertig anzusehen seien, wenn auch die Ausbildung nebenblattartiger Staminalanhängsel nicht überall in dieser Reihe zum Ausdruck komme.

Gerade in denjenigen Formenkreisen, welche hier als Vertreter verhältnismäßig primitiver *Centrospermae* angesehen werden und zu denen auch die *Nyctaginaceae* gerechnet werden müssen, kommt es fast niemals zur Ausbildung von Petalen. „Dédoublement" der Stamina ist aber auch innerhalb der niederen *Centrospermae* keine seltene Erscheinung; die Spaltungsprodukte werden aber hier noch als fertile Stamina ausgebildet. Erst bei höheren Formen erfolgt im äußeren Staminalkreis ein langsamer Übergang zum Petaloidwerden der äußeren Spaltungshälften, der sich kontinuierlich bis zu jenen Formenkreisen der höheren *Centrospermae* fortsetzt, bei denen der Besitz von Petalen die allgemeine Regel ist.

Um die *Plumbaginaceae* mit den *Nyctaginaceae* in Bezug auf ihren Blütenbau vergleichen zu können, wurde zunächst das Diagramm von *Mirabilis jalapa* (Abb. 3, D, a, b) folgendermaßen ergänzt: Die fünf Stamina des äußeren Kreises wurden entsprechend ihrer oben geschilderten Spaltungstendenzen so dargestellt, wie wenn petaloide Staminalanhängsel vorhanden wären. Die Stamina des inneren Kreises sind bei *Mirabilis* ausgefallen, lassen sich aber in Gestalt von fünf, zwischen den fertilen Stamina stehenden Höckern noch gut erkennen. Daß es sich hier um die Reste eines inneren Kreises handelt, ist nicht leicht ersichtlich, da die Stamina mit den Höckern am Grund ringförmig verwachsen sind. Das Vorkommen von fertilen Staubblättern, welche mit denen des äußeren Kreises alternieren, bei *Bougainvillea* und *Pisonia* — nach EICHLERS Angaben gelegentlich auch bei *Mirabilis* — bestätigt jedoch

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

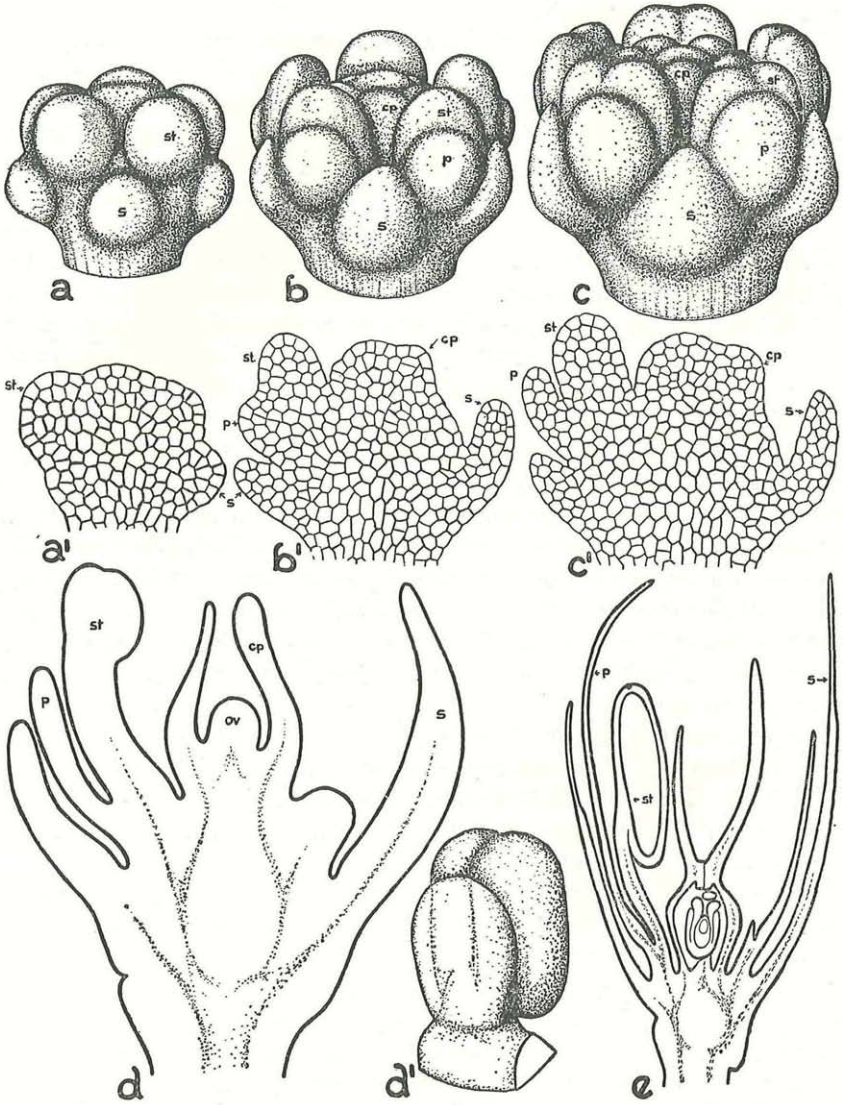

Abb. 2. Blütenentwicklung der Plumbaginaceen (*Armeria vulgaris*). — a: Jüngeres Stadium mit den Primordien der Kelchblätter und Stamina (a′ im Längsschnitt), b und c: Nach Abspaltung der Petala und der Anlage der Karpelle (b′ und c′ im Längsschnitt), d: Längsschnitt durch ein fortgeschrittenes Stadium, d′: Einzelnes Stamen mit dem dazugehörigen, abgespaltenen Petalum, e: Längsschnitt durch eine junge, nahezu vollkommen ausgebildete Blüte.

s = Sepalum, st = Stamen, cp = Karpelle, ov = Ovulum, p = Petalum.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

die Annahme eines zweiten Staminalkreises entsprechend dem allgemeinen Centrospermenschema.

In gleicher Weise werden im Diagramm der *Plumbaginaceae* (*Limonium* spec., Abb. 3, E, a und b) die Petala mit ihren superponierten Stamina als morphologische Einheiten dargestellt. Dies zwingt aber dazu, beide Organe als Spaltungsglieder der Stamina des äußeren Kreises anzusehen, wenn davon ausgegangen wird, daß sich die Plumbaginaceen-Blüte von einer monochlamydeischen, mit normaler Alternanz der Kreise herleitet. Demnach ist der innere Staminalkreis der *Plumbaginaceae* als vollkommen abortiert zu betrachten und muß in dem Diagramm ebenfalls ergänzt werden.

Ein Vergleich der auf diese Weise gewonnenen Diagramme der *Nyctaginaceae* und *Plumbaginaceae* zeigt, davon abgesehen, daß die Blüte der *Plumbaginaceae* um 180° gedreht erscheint, eine auffallende Übereinstimmung in den drei äußeren Kreisen.

Ganz anders liegen dagegen die Verhältnisse, welche den Fruchtknotenbau der beiden Familien betreffen. Die *Nyctaginaceae* besitzen ein unikarpellates Gynözeum mit einer basilären Samenanlage. Der synkarpe Fruchtknoten der *Plumbaginaceae* wird dagegen aus fünf Fruchtblättern gebildet, welche in ihrer gemeinsamen Höhlung die eine Samenanlage bergen. Letztere steht nicht ganz zentral, sondern gehört ganz offensichtlich zu einem der fünf Karpelle. Weiterhin ist sie durch ihren langen, gewundenen Funikulus charakterisiert, welcher die zunächst anatrope Samenanlage zu einer Aufwärtsdrehung zwingt, so daß schließlich die Mikropyle wieder nach oben zeigt und in die dann, vom Griffel her, ein Gewebezapfen (Obturator) förmlich hineinwächst. Gerade der Bau des Fruchtknotens ist aber für die Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen von größter Bedeutung. Pax, Fiedler und Heimerl erblicken in dem Fruchtknoten der *Nyctaginaceae* eine Reduktionsform des plurikarpellaten Gynözeums der niederen *Centrospermae*. Bezüglich ihres Fruchtknotenbaues weichen also die *Plumbaginaceae* von den *Nyctaginaceae* sehr weit ab. Es ist aus morphogenetischen Gründen sehr unwahrscheinlich, daß aus dem auf ein Karpell reduzierten Fruchtknoten im Laufe einer progressiven Weiterentwicklung erneut ein fünfkarpelliges Gynözeum entstehen kann. Radlkofer 1884 und Heimerl 1935 haben aber durch das von ihnen beobachtete atavistische Auftreten rudimentärer Fruchtblätter neben dem einen fertilen, bei *Phaeoptilon, Bougainvillea, Colignonia, Rockia* und *Pisonia,* die Existenz plurikarpellater, wohl apokarper Stammformen der *Nyctaginaceae* sehr wahrscheinlich gemacht. Von solchen Formen wäre durch Verwachsung von fünf Fruchtblättern und gleichzeitigen Ausfall von vier Samenanlagen und der Scheidewände, sowie durch Ausbildung einer Blumenkrone aus den Gliedern des äußeren Staminalkreises, eine Ableitung der *Plumbaginaceae* möglich. Diese plurikarpellaten Vorfahren der

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Nyctaginaceae, sie seien hier als „*Pro-Nyctaginaceae*" bezeichnet, beweisen vor allem aber die enge Verwandtschaft dieser Familie mit den *Phytolaccaceae* und es ist wahrscheinlicher, daß diese Formen den heute lebenden *Phytolaccaceae* näher standen als etwa den *Nyctaginaceae* selbst, oder daß sie sogar wirkliche *Phytolaccaceae* dargestellt haben mögen.

Es zeigt sich schon anhand dieses ersten Beispieles, daß die Entwicklung der *Plumbaginaceae* nicht von den abgeleiteten Familien der *Centrospermae*, zu denen in gewisser Hinsicht auch die *Nyctaginaceae* gerechnet werden müssen, ausgegangen sein kann, sondern daß die Vorfahren der *Plumbaginaceae* in der Nähe eines auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe stehenden Formenkreises zu suchen sind. Dafür kommen aber, wie bereits anfangs erwähnt worden ist, nur die *Phytolaccaceae* in Betracht. Da diese Familie in ihren Stammformen das Entwicklungszentrum verkörpert, von dem aus die Entwicklung der übrigen *Centrospermae* zum Teil unabhängig voneinander in parallelen Linien erfolgte, ist es ohne weiteres möglich, daß auch in den von hier ausgehenden Progressionsreihen Formenkreise vorhanden waren, welche in gleicher Weise wie die *Pro-Nyctaginaceae* als Ausgangspunkt für die Entwicklung der *Plumbaginaceae* angesehen werden können.

Die *Phytolaccaceae* weisen, wie weiter oben schon erwähnt worden ist, in ihrem Habitus keine Merkmale auf, die einen Vergleich mit den *Plumbaginaceae* zulassen würden. Es muß deshalb bei einer Gegenüberstellung der beiden Familien sofort auf den Blütenbau Bezug genommen werden. Gerade darin sind aber die *Phytolaccaceae* durch einen großen Formenreichtum ausgezeichnet, so daß es zunächst notwendig erscheint, die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb dieser Familie selbst kurz darzustellen. Bezüglich ihrer Umgrenzung halten wir uns an WALTER 1906 und HEIMERL 1934, schließen also aus die heute als eigene Familien aufgefaßten *Gyrostemonaceae* und *Achatocarpaceae* (nach HEIMERL), sowie die zu den *Molluginaceae* gehörige *Limeum*-Gruppe (nach WALTER). Die Mannigfaltigkeit des Blütenbaues der *Phytolaccaceae*, welche durch die schwankenden Zahlenverhältnisse im Andrözeum und Gynözeum, vor allem aber durch den verschiedenen Bau des letzteren hervorgerufen wird, kommt besonders in den bei WALTER 1906 dargestellten Blütendiagrammen zum Ausdruck.

Die Verhältnisse im Andrözeum spielen für die Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der *Phytolaccaceae* nur eine untergeordnete Rolle; sie werden später noch eingehender besprochen werden. Weit wichtiger ist dagegen der Bau des Gynözeums.

Als primitivste Formen der *Phytolaccaceae* und somit der *Centrospermae* überhaupt, müssen die Arten der zu den *Euphytolacceae* gehörigen Gattungen *Ercilla*, *Anisomeria* und *Phytolacca* (vergl. Abb. 3, A, a und b, B, a und b) angesehen werden. In den beiden ersteren kommt

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

der als Normaltypus für alle *Centrospermae* geforderte Blütenbau deutlich zum Ausdruck. Alle Arten der beiden Gattungen besitzen noch ein aus meist fünf apokarpen Fruchtblättern gebildetes Gynözeum. In der sich eng anschließenden Gattung *Phytolacca* findet der Übergang vom apokarpen zum synkarpen Fruchtknoten statt. Eine höhere Entwicklungsstufe haben die *Stegnospermeae,* mit ihrer einzigen Gattung *Stegnosperma* erreicht; sie stellen den Übergang vom monochlamydeischen zum dialypetalen Blütenbau dar (Abb. 3, C, a und b). Für die Ursprünglichkeit der *Euphytolacceae* sprechen weiterhin die hier noch verhältnismäßig häufig auftretenden Holzpflanzen, deren Zahl sich in den höher stehenden, folgenden Unterfamilien mehr und mehr verringert. Als Glied einer von den *Euphytolacceae* ausgehenden, durch Reduktion gekennzeichneten Entwicklungsreihe müssen die zu den *Chenopodiineae* vermittelnden Phytolaccaceen-Gattungen *Microtea* und *Lophiocarpus* betrachtet werden. Eine weitere Reduktionsreihe stellen die auf ein Karpell reduzierten *Rivineae* dar, welche dadurch, sowie durch die bei *Hilleria* auftretende teilweise Syntepalie als auf niedrigerer Stufe stehende Parallelentwicklung der *Nyctaginaceae* aufgefaßt werden.

Werden nun die *Plumbaginaceae* bezüglich ihrer Diagramme mit den *Phytolaccaceae* verglichen, so zeigt sich sofort, daß von diesen nur die *Euphytolacceae* und *Stegnospermeae* Diagramme besitzen, auf die das der *Plumbaginaceae* bezogen werden kann. Von besonderem Interesse sind dabei die Gattungen *Ercilla* und *Anisomeria,* da in ihnen am ehesten das Diagramm vorliegt, welches bei dem vorausgegangenen Vergleich der *Plumbaginaceae* mit den *Nyctaginaceae* als Blütengrundriß derjenigen Stammformen angesehen worden ist, von denen die Entwicklung einerseits zu den *Nyctaginaceae,* andererseits zu den *Plumbaginaceae* weitergeschritten sein kann. Die Kluft, welche zwischen den Blüten dieser monochlamydeischen und apokarpen Formen und denen der dialypetalen, synkarpen *Plumbaginaceae* besteht, kann aber dort nur durch Zuhilfenahme hypothetischer Zwischenglieder überbrückt werden. Innerhalb der *Phytolaccaceae* lassen sich dagegen, von den oben erwähnten primitiven Formen ausgehend, im Blütenbau der *Euphytolacceae* und *Stegnospermeae* verschiedene phylogenetische Entwicklungsstufen erkennen. Sie kommen vornehmlich in dem verschiedenartigen Bau des Andrözeums und Gynözeums zum Ausdruck und verkörpern gleichsam jene Zwischenglieder, welche notwendig sind, um eine „Ableitung" der Plumbaginaceen-Blüte von der der niederen *Centrospermae* zu ermöglichen.

Bezüglich des Fruchtknotenbaues der *Plumbaginaceae* hatte sich schon van Tieghem 1900: 132 scharf gegen das angebliche Vorkommen einer zentralen Plazenta ausgesprochen. Nach ihm sind vier Fruchtblätter steril und nur das fünfte trägt die einzige Samenanlage. Die von Leinfellner 1953 am Gynözeum der *Plumbaginaceae* durch-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

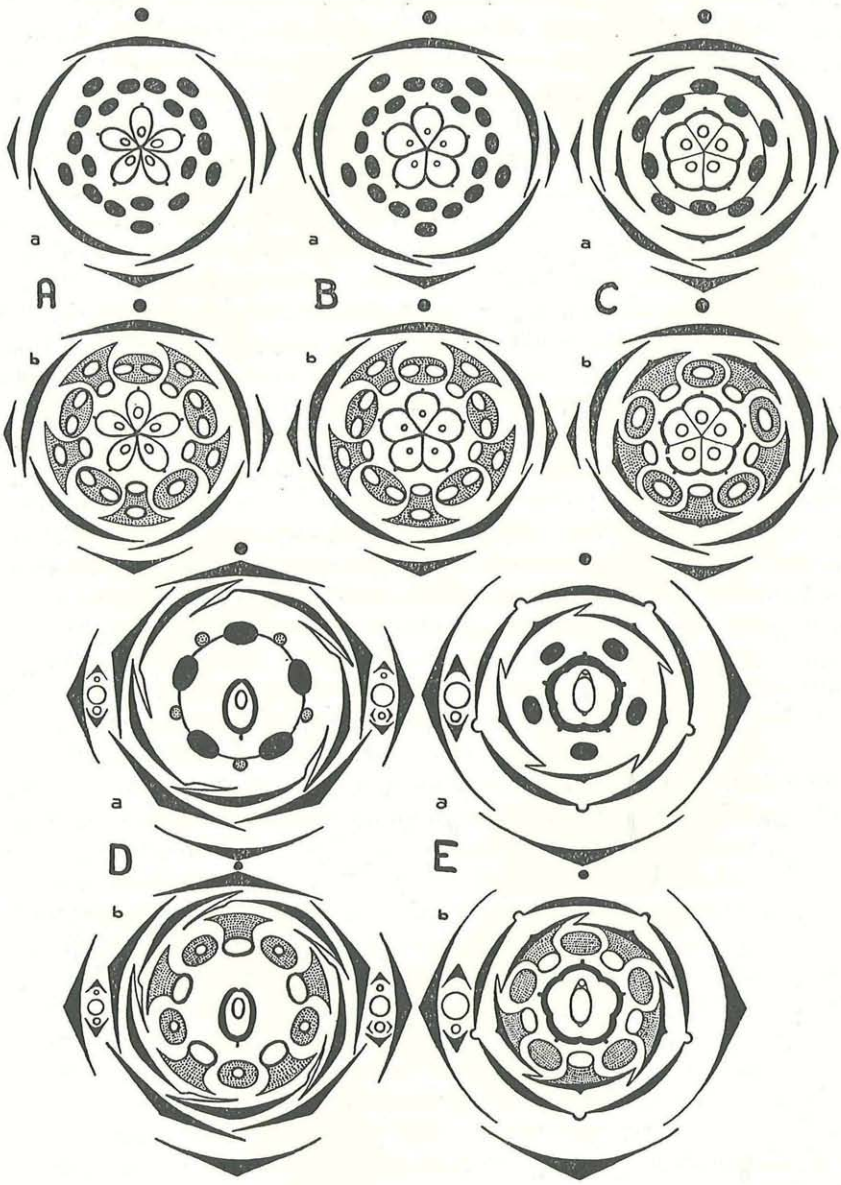

Abb. 3. Diagramme von *Anisomeria coriacea* (A), *Phytolacca dodecandra* (B), *Stegnosperma halimifolia* (C), *Mirabilis jalapa* (D), *Limonium* spec. (E). — a = Normaldiagramm; in b sind die aus jeweils einem Phyllom des äußeren, bzw. inneren Staminalkreises hervorgegangenen Organe als morphologische Einheiten dargestellt.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

geführten Untersuchungen haben diese Ansicht erneut bestätigt. In jugendlichen Stadien sind die stark reduzierten ehemaligen Scheidewände der fünf Karpelle noch rudimentär zu erkennen und kommen erst im fertig ausgebildeten Fruchtknoten zum Verschwinden. Auch zeigt sich im jungen Ovar, daß die Samenanlage nicht ganz zentral angelegt wird, sondern daß sie deutlich zu einem der fünf Karpelle gehört. Einer Ableitung des uniovulaten Fruchtknotens der *Plumbaginaceae* von dem pluriovulaten der niederen *Centrospermae* steht demnach nichts im Wege, zumal man sich ja auch den einfächerigen und oft einsamigen Fruchtknoten vieler höherer *Centrospermae*, z. B. der *Amaranthaceae, Chenopodiaceae* und *Basellaceae*, auf die gleiche Art und Weise entstanden denken muß. Das schon öfter beobachtete Auftreten mehrerer Samenanlagen im Fruchtknoten der *Plumbaginaceae* (BARNEOUD 1844 und MAURY 1886 bei *Armeria*, DAHLGREN 1916 bei *Limonium* und *Plumbago*) kann daher als Atavismus zum pluriovulaten, einfächerigen Fruchtknoten der Vorfahren der *Plumbaginaceae* gedeutet werden.

Die Entstehung des bei allen *Plumbaginaceae* einheitlich vorhandenen Fruchtknotentypes aus einem Gynözeum, welches aus mehreren freien uniovulaten Karpellen gebildet wird, läßt sich mit Hilfe der bei den *Euphytolacceae* und *Stegnospermeae* vorkommenden Fruchtknoten-Typen erklären. An die vollkommen apokarpen Gattungen *Ercilla* und *Anisomeria*, welche zwar nicht als erhalten gebliebene Ausgangsformen für die Entwicklung des Plumbaginaceen-Zweiges betrachtet werden können und somit nur ein Modell jener hypothetischen Formen darstellen, schließt sich sehr eng die Gattung *Phytolacca* an. Sie stellt mit ihren drei Untergattungen einen deutlichen Übergang vom apokarpen zum synkarpen Fruchtknotenbau dar. In der Untergattung *Pircunia* sind die Karpelle während der Anthese noch vollkommen frei, bei *Pircuniopsis* an der Basis verwachsen und nur an der Spitze mehr oder weniger frei; bei *Euphytolacca* schließlich sind sie vollkommen verwachsen. SCHAEPPI 1936/37 ist zwar der Meinung, das Gynözeum aller *Phytolacca*-Arten sei noch als aporkarp zu bezeichnen und die spätere Verwachsung der Karpelle werde nur durch ihr sehr dichtes Aneinanderrücken hervorgerufen. Gerade dieser Beobachtung muß indes für die Erklärung der Entstehung eines synkarpen Fruchtknotens große Bedeutung beigemessen werden. Sie zeigt aber auch, wie sehr die *Phytolaccaceae* noch bis heute ihren Charakter eines phylogenetischen Entwicklungszentrums bewahrt haben. Die Zahl der Karpelle schwankt bei *Phytolacca* zwischen 5 und 16. WALTER 1906 konnte aber zeigen, daß der Normalfall in einem aus fünf Karpellen gebildeten Fruchtknoten zu erblicken ist und daß die Annahme eines zweiten Karpellkreises nicht zutrifft. Die Vergrößerung der Karpellzahl wird durch die Anschlußverhältnisse bestimmt und entspricht immer der Anzahl der

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

durch häufiges „Dédoublement" nach innen gerückten Stamina. Bewahrte bei den *Euphytolacceae* jedes Karpell, auch im synkarpen Fruchtknoten, seine Selbständigkeit, so stellen die *Stegnospermeae* bereits einen Übergang zu demjenigen Fruchtknotentyp dar, in dem die Ovarhöhlung von den Karpellen gemeinsam gebildet wird. Der synkarpe Fruchtknoten von *Stegnosperma halimifolia* setzt sich meist aus fünf Fruchtblättern zusammen. Die sehr dünnen Scheidewände bleiben bis zur Anthese erhalten, obliterieren dann aber sehr schnell. Die Zahl der Ovula entspricht der der Karpelle; jedoch kommt davon fast immer nur eine Samenanlage zur Ausbildung, während die restlichen verkümmern. Im ausgereiften Fruchtknoten scheint der einzige Same in der von den Karpellen gemeinsam gebildeten Fruchtknotenhöhlung zu stehen. Wird dieser so erreichte Fruchtknotenbau im Laufe der Evolution fixiert und werden gleichzeitig die rudimentären Samenanlagen und Scheidewände bis zum völligen Ausfall reduziert, so ist damit der für die *Plumbaginaceae* charakteristische Fruchtknotenbau grundsätzlich erreicht.

Aus dem weiter oben bereits geschilderten eigenartigen Bau der Samenanlage der *Plumbaginaceae* geht hervor, daß sie als hochgradig spezialisiert angesehen werden muß. Anzeichen einer in dieser Richtung verlaufenden Weiterentwicklung finden sich bei den Samenanlagen der *Phytolaccaceae* nicht. Das Ovulum der *Plumbaginaceae* ist seiner Anlage nach anatorp und erst später verlängert sich der Funikulus so stark, daß die Samenanlage aufgerichtet wird und die Mikropyle gegen den Griffel zeigt. Bei fast allen *Phytolaccaceae* ist dagegen die Samenanlage mehr oder weniger kampylotrop; nur die Gattung *Stegnosperma* besitzt fast anatrope Samenanlagen, die sich zudem noch durch ihre nach innen-unten gerichtete Mikropyle von den übrigen *Phytolaccaceae* unterscheiden und somit auch bezüglich dieses Merkmales eine gewisse Übereinstimmung, zumindest mit der jungen Samenanlage der *Plumbaginaceae* aufweisen.

Doch nicht nur im Bau des Fruchtknotens weisen die *Phytolaccaceae* Tendenzen zur Ausbildung progressiver Merkmale auf, sondern auch in der Ausbildung des Andrözeums. Sie besitzen vor allem für die Ableitung der dialypetalen Plumbaginaceen-Blüte von der monochlamydeischen der niederen *Centrospermae* große Bedeutung. Nach EICHLER 1875: 328 läßt sich das Andrözeum der *Plumbaginaceae* auf ein zweikreisiges zurückführen. Die Annahme eines abortierten äußeren Staminalkreises läßt sich jedoch nicht aufrecht erhalten, wenn davon ausgegangen wird, daß die Petalen der *Plumbaginaceae*, wie PFEFFER gezeigt hat, nichts anderes als petaloid umgestaltete äußere Spaltungshälften der erhalten gebliebenen Stamina darstellen. Wenn somit die Blüte der *Plumbaginaceae* in ihrem Grundbauplan als monochlamydeisch anzusehen ist und die Glieder der vier Kreise normal alternieren, was

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ohne Zweifel ist, so kann es sich nur um den inneren Staminalkreis handeln, welcher bei den *Plumbaginaceae* vollkommen abortiert ist.

Auch das Andrözeum der *Phytolaccaceae* wird aus zwei, mit der Blütenhülle normal alternierenden 5-gliedrigen Staminalkreisen gebildet; nur werden hier die Zahlen- und Stellungsverhältnisse sehr oft durch das überaus starke „Dédoublement" der Glieder eines oder beider Staminalkreise verwischt, wobei die äußeren Stamina fast immer seriale, die inneren meist transversale Spaltungstendenz besitzen. Es ist jedoch weniger die Fähigkeit der Staubblätter, fertile Spaltungsprodukte auszubilden, welche die *Phytolaccaceae* für unsere Betrachtungen bedeutsam erscheinen läßt, sondern die Tatsache, daß die äußeren Spaltungshälften der alternitepalen Staubblätter petaloid umgestaltet werden können. Dieses Merkmal tritt gelegentlich schon innerhalb der *Euphytolaccaceae,* bei *Anisomeria coriacea var. petalifera* auf. Während es sich hier um eine mehrminder zufällige Erscheinung handelt, so besitzt auch in dieser Hinsicht die Gattung *Stegnosperma* (*S. halimifolia, S. watsonii*) das größte Interesse, da hier der Besitz von „Petalen" ein konstantes Merkmal darstellt (vergl. Abb. 1, k und l). Das Andrözeum wird bei den beiden Arten dieser Gattung aus 10, am Grund ringförmig verbundenen Staubblättern gebildet. Es handelt sich dabei nicht um die transversal gespaltenen und an der Basis verwachsenen Glieder eines Staminalkreises, sondern es sind beide Kreise, die, wie es oft bei den *Centrospermae* der Fall ist, durch basale Verwachsung nur einen vorhandenen Staminalkreis vortäuschen. Daß es sich um ein aus zwei Kreisen gebildetes Andrözeum handeln muß, ergibt sich aber besonders daraus, daß die mit den Tepalen alternierenden, also äußeren Staubblätter durch seriales „Dédoublement" nach außen die sehr leicht abfälligen und verhältnismäßig großen Kronblätter erzeugen, sowie durch die etwas größere Ausbildung der ungespaltenen Kelchstamina. Durch das Dédoublement der äußeren Staubblätter kommen ihre fertilen Spaltungshälften weiter nach innen zu stehen als die morphologisch inneren Stamina. Daraus ergibt sich auch die Stellung der später angelegten Fruchtblätter, welche nicht mit den morphologisch inneren, sondern mit den nach innen gerückten äußeren Staubblättern alternieren.

Ganz ähnliche Verhältnisse in der Ausbildung einer Blumenkrone, wie wir sie soeben bei *Stegnosperma* kennengelernt haben, zeigen sich auch in der monotypischen Plumbaginaceen-Gattung *Aegialitis* (Abb. 1, f—i). Die fünf Staubblätter sind an ihrer Basis zu einer kurzen Röhre verwachsen, an deren oberen Ende jedem Stamen ein sehr leicht abfälliges Petalum entspringt. Diese Erscheinung spricht sehr gegen die bisher in fast allen Beschreibungen geäußerte basale Verwachsung der Kronblätter und die freie Insertion der Stamina im Krontubus; denn es erscheint unverständlich, daß sich bei einer verwachsenblättrigen Korolle unterhalb der freien Kronlappen plötzlich eine Tren-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

nungszone entwickeln soll, welche die leichte Abfälligkeit der letzteren bewirkt; eine Erscheinung, die bisher bei sympetalen Korollen noch niemals festgestellt worden ist. Viel wahrscheinlicher ist es dagegen, die Stamina für die Ausbildung des Tubus verantwortlich zu machen. Die Stamina sind es, welche zuerst angelegt werden und die, wenn wir PFEFFERS Beobachtungen an verschiedenen *Plumbaginaceae* auch für *Aegialitis* als zutreffend erachten, später nach außen die Kronblätter abspalten, wobei, im Gegensatz zu allen übrigen *Plumbaginaceae*, nur bei *Aegialitis*, ähnlich wie im Falle von *Stegnosperma*, an der Spaltungsstelle eine Trennungszone entsteht. Demnach müßte man für *Aegialitis annulata* eine freie Korolle annehmen, und in ihr den primitivsten Typ der *Plumbaginaceae* erblicken.

Im Aufbau der Infloreszenzen lassen sich bei den *Plumbaginaceae* im wesentlichen zwei Gruppen unterscheiden: Während bei den *Plumbageae* terminale, razemöse, meist ährige Blütenstände vorherrschen, sind die rispigen, kopfigen oder ährigen Blütenstände der *Staticeae* aus wickeligen Partialinfloreszenzen zusammengesetzt. Zu der letzteren Gruppe wurde bisher auch die Gattung *Aegialitis* gestellt. Alle untersuchten Blütenstände von *Aegialitis annulata* haben jedoch gezeigt, daß hier die Blüten in armblütigen, bisweilen gabelig verzweigten axillären oder terminalen Trauben mit verkümmerter Endblüte angeordnet sind. Diese Infloreszenzen stellen gegenüber denen der übrigen *Plumbaginaceae* einen verhältnismäßig einfachen Typ dar; sie lassen sich noch am ehesten mit den ebenfalls traubigen Infloreszenzen vieler *Phytolaccaceae* vergleichen.

Diesem Merkmal kann jedoch für unsere Betrachtungen keine allzugroße Bedeutung beigemessen werden. Weit wichtiger ist dagegen die Tatsache, daß schon bei den *Phytolaccaceae* und zwar bei ihren höher entwickelten Formen Übergänge zu den zymösen Blütenständen der phylogenetisch jüngeren Familien der *Centrospermae* vorhanden sind. So zeigt es sich z. B., daß in der Gattung *Stegnosperma*, die ja auch sonst für unsere Betrachtungen ein großes Interesse besitzt, neben dem razemösen auch der zymöse Blütenstandstyp vorkommt: Die Infloreszenzen von *Stegnosperma halimifolia* stellen einfache terminale Trauben dar; *Stegnosperma watsonii* besitzt dagegen zymöse, axilläre Infloreszenzen, mit wickeliger Anordnung der Blüten.

Zur Ausbildung wickeliger Partialinfloreszenzen kommt es aber besonders in den zymösen, meist dichasialen Blütenständen der stammesgeschichtlich jüngeren Formenkreise fast aller Entwicklungszweige, welche von den *Phytolaccaceae* ausgehen. Es zeigt sich somit, daß die *Plumbaginaceae* auch hinsichtlich der Entwicklungstendenz ihrer Blütenstände im wesentlichen mit den übrigen Progressionsreihen der *Centrospermae* übereinstimmen.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Zusammenfassend ergibt sich aus den bisherigen Vergleichen, daß in dem den *Plumbaginaceae* zugrunde liegenden Blütenbau deutliche Beziehungen zu dem der *Phytolaccaceae* vorhanden sind. Aus dem Blütenbau einiger, verschiedene phylogenetische Stadien verkörpernder Gattungen der *Phytolaccineae* lassen sich Rückschlüsse auf den Blütenbau der hypothetischen Zwischenformen, der „missing links", des zu den *Plumbaginaceae* führenden Entwicklungszweiges ziehen. Die Annahme, daß die Stammformen der *Plumbaginaceae* in den Verwandtschaftskreis der primitiven *Euphytolacceae* zu stellen sind, wird dadurch sehr wahrscheinlich gemacht. Die letzteren stellen ein phylogenetisches Entwicklungszentrum dar, aus dem sich neben den *Plumbaginaceae* die Unterreihen oder einzelne Familien der *Centrospermae* entwickelt haben. Einem solchen Entwicklungszweig gehören die *Nyctaginaceae* an, die sich, wie bereits gesagt, durch die hypothetischen *Pro-Nyctaginaceae* mit den primitiven *Phytolaccaceae* verknüpfen lassen. Auch sie weisen in ihrem Blütenbau mit den *Plumbaginaceae* übereinstimmende Merkmale auf, können aber auf Grund ihres unikarpellaten Fruchtknotens nicht direkt mit den letzteren in Verbindung gebracht werden. Da jedoch eine Herkunft der *Plumbaginaceae* von den *Phytolaccaceae-Pro-Nyctaginaceae* wahrscheinlich ist, können die *Plumbaginaceae* und *Nyctaginaceae* als Endglieder zweier parallel zueinander verlaufender, konvergenter Entwicklungsreihen aufgefaßt werden, die, ohne untereinander in direkter Beziehung zu stehen, von einer gemeinsamen, innerhalb der primitiven *Phytolaccaceae* (*Euphytolacceae*) gelegenen Grundgruppe ausgehen.

Dieses Beispiel deutet aber darauf hin, daß möglicherweise allen Entwicklungszweigen, die sich konvergent auf die primitiven *Phytolaccaceae*, in denen Modelle der gemeinsamen Stammformen zu erblicken sind, zurückführen lassen, Tendenzen zur Ausbildung gewisser Merkmale innewohnen, die in ihrer Gesamtheit für die *Plumbaginaceae* charakteristisch sind.

Um die hier vertretene Auffassung, daß nämlich die Vorfahren der *Plumbaginaceae* nicht unter den phylogenetisch höher stehenden, sondern unter den primitivsten Formenkreisen der *Centrospermae* zu suchen sind, zu bekräftigen, ist es unumgänglich, auch die übrigen Familien der *Centrospermae* mit den *Plumbaginaceae* zu vergleichen.

Innerhalb der *Phytolaccineae* haben neben den *Nyctaginaceae* besonders die *Aizoaceae*, die vom Verfasser 1955 — wie auch schon vorher von verschiedenen anderen Systematikern — in die Familien *Molluginaceae*, *Ficoidaceae* und *Tetragoniaceae* aufgelöst wurden, als abgeleitete und stammesgeschichtlich junge Familien zu gelten. MÜLLER 1909 hat gezeigt, daß besonders einige Gattungen der *Molluginaceae* (die *Limeum*-Gruppe WALTERS) sehr eng mit den *Phytolaccaceae* verbunden sind und daß die gegenseitige Abgrenzung der beiden Familien im

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

wesentlichen nur auf Grund der bei den *Molluginaceae* auftretenden zymösen, dichasialen Blütenstände durchgeführt werden kann. (Über die Umgrenzung der *Molluginaceae* siehe FRIEDRICH 1955). Im Gegensatz zu denjenigen Gattungen der *Molluginaceae* (z. B. *Giesekia, Adenogramma, Polpoda, Limeum*), welche wie die *Phytolaccaceae* nur eine basale Samenanlage je Karpell besitzen, zeichnen sich andere Gattungen (z. B. *Macarthuria, Corbichonia, Pharnaceum, Mollugo*) durch eine Vermehrung der Samenanlagen je Karpellfach aus. Dadurch zeigt sich aber der Charakter der *Molluginaceae* als Bindeglied zwischen den *Phytolaccaceae* einerseits und den phylogenetisch sehr hoch stehenden *Ficoidaceae* andererseits noch deutlicher. Diese Auffassung besteht jedoch nur dann zurecht, wenn die besonders bei den *Ficoidaceae* auftretende Vermehrung der Ovula und das dadurch bedingte Emporsteigen der letzteren im Innenwinkel der Karpelle als progressive Entwicklungsanzeichen gedeutet werden.

Die am stärksten abgeleiteten Formen, wie sie uns in den *Ficoidaceae*, z. B. in *Aizoon, Galenia, Trianthema* oder in dem überaus artenreichen und wohl noch in voller Entfaltung begriffene Formenkreis der *Mesembrianthemeae* entgegentreten, lassen blütenmorphologisch keine Vergleiche mit *den Plumbaginaceae* zu. Sie haben sich schon zu weit vom Normaltyp der *Centrospermae* entfernt. Das gleiche gilt auch für die *Tetragoniaceae*, deren engere Verwandtschaft mit den *Molluginaceae* und *Ficoidaceae* überhaupt fraglich ist und die wohl eher als stark abgeleitete Formen in die Nähe der *Nyctaginaceae* und *Gyrostemonaceae* zu stellen sind. Es genügt daher, wenn nur die *Molluginaceae* mit in die Betrachtung einbezogen werden.

Dem Blütenbau dieses Formenkreises liegt das gleiche vierkreisige Normaldiagramm zugrunde, welches sich auch für die *Phytolaccaceae* als typisch erwiesen hatte (vergl. MÜLLER 1909: 55). Beide Kreise des Andrözeums weisen die gleichen Spaltungstendenzen auf und es neigen auch hier die serial gespaltenen Stamina des äußeren Kreises dazu, ihre äußeren Spaltungsprodukte petaloid umzugestalten. Dieses Verhalten zeigt sich besonders bei den Gattungen *Limeum* und *Macarthuria*. Aus dem von WALTER dargestellten und von MÜLLER übernommenen Diagramm von *Limeum africanum* geht hervor, daß hier im äußeren Staminalkreis nur zum Teil petaloide Spaltungshälften vorhanden sind. Dieses Diagramm bedarf jedoch einer Berichtigung (vergl. Abb. 4, a); es sind stets fünf vollkommen ausgebildete „Kronblätter" vorhanden, welche etwas über der Basis der dort stark verbreiterten Filamente der alternitepalen Stamina entspringen. Der innere Staminalkreis ist bis auf zwei Stamina reduziert. Sie lassen sich durch ihre etwas längeren und breiteren Filamente, sowie durch ihre etwas weiter innere Stellung deutlich als Glieder des inneren Kreises erkennen. Die gleichen Verhältnisse finden sich neben einer Anzahl anderer Arten dieser Gattung

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

auch noch bei *Limeum myosotis* (Abb. 4 b), bei dem die „Petalen" noch bedeutend größer sind, so daß man hier schon fast von einer deutlich in Kelch und Krone gegliederten Blütenhülle sprechen kann. Desgleichen müssen auch die fünf Petalen von *Macarthuria australis* als Dédoublementshälften der äußeren Staubblätter angesehen werden (Abb. 4 c und 1 m, n). In der Plastik ihrer Blüten erinnert diese Art sehr stark an die *Phytolaccaceae,* besonders an *Stegnosperma*; es ist wohl kaum daran zu zweifeln, daß hier ein enges Verwandtschaftsverhältnis vorliegt.

Werden die „Petalen" im Vergleich zu den übrigen Blütenteilen verhältnismäßig groß ausgebildet, wie dies bei *Limeum myosotis* der Fall ist, so erscheinen sie in quinkunzialer Stellung. Auch dieses Merkmal stimmt mit *Stegnosperma* überein. Bemerkenswert ist aber, daß eine solche Deckung der Petala auch gelegentlich innerhalb der *Plumbaginaceae,* die nach EICHLER 1875: 329 meist rechts gedrehte Korollen besitzen sollen, bei verschiedenen Arten der Gattung *Limonium* (*L. thouini, L. sinuatum*) (vergl. Abb. 4, e) auftritt.

Etwas andere Verhältnisse im Andrözeum treten uns bei der Gattung *Corbichonia* entgegen, da hier beide Kreise überaus starkes Dédoublement erfahren haben. Der bisher noch nicht genügend bekannte Bau des Andrözeums dieser Gattung konnte an jungen Blüten von *Corbichonia rubriviolacea* aufgeklärt werden (Abb. 4, d). Die Spaltungsprodukte des äußeren Staminalkreises sind hier vollkommen in „Petalen" umgewandelt, so daß die Zahl der letzteren zwischen 15 und 20 schwankt. Ein besonders wichtiges Merkmal stellt die basale Verwachsung der zwar sehr zarten, aber doch großen, roten oder weißen „Petalen" dar. Diese Gattung stellt also innerhalb derjenigen *Centrospermae,* die vom monochlamydeischen zum dialypetalen Blütenbau übergegangen sind, einen sympetalen Typ dar. Die in großer Anzahl vorhandenen Stamina gehören alle dem inneren Kreis an und sind in der jungen Blüte deutlich in fünf Gruppen angeordnet. Auf Grund dieser Merkmale muß der Gattung *Corbichonia* eine isolierte Stellung eingeräumt werden; sie hat gegenüber den übrigen Gattungen der *Molluginaceae* schon eine höhere Organisation erreicht.

Bezüglich des Fruchtknotenbaues zeigt sich innerhalb der *Molluginaceae* kein einheitliches Bild. Die Anzahl der Karpelle schwankt zwischen 2 und 5, wobei im allgemeinen die Neigung zur Reduzierung der Karpellzahl vorherrscht. Auf die Übergänge vom uniovulaten zu pluriovulaten Karpellen ist weiter oben bereits hingewiesen worden. Die bei manchen Gattungen, besonders bei *Macarthuria,* vorkommende Anatropie der Samenanlage, sowie die mit einem langen, gewundenen Funikulus versehenen, mit der Mikropyle nach oben zeigenden Ovula bei *Adenogramma* erinnern an ähnliche Verhältnisse bei den *Plumbaginaceae.*

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

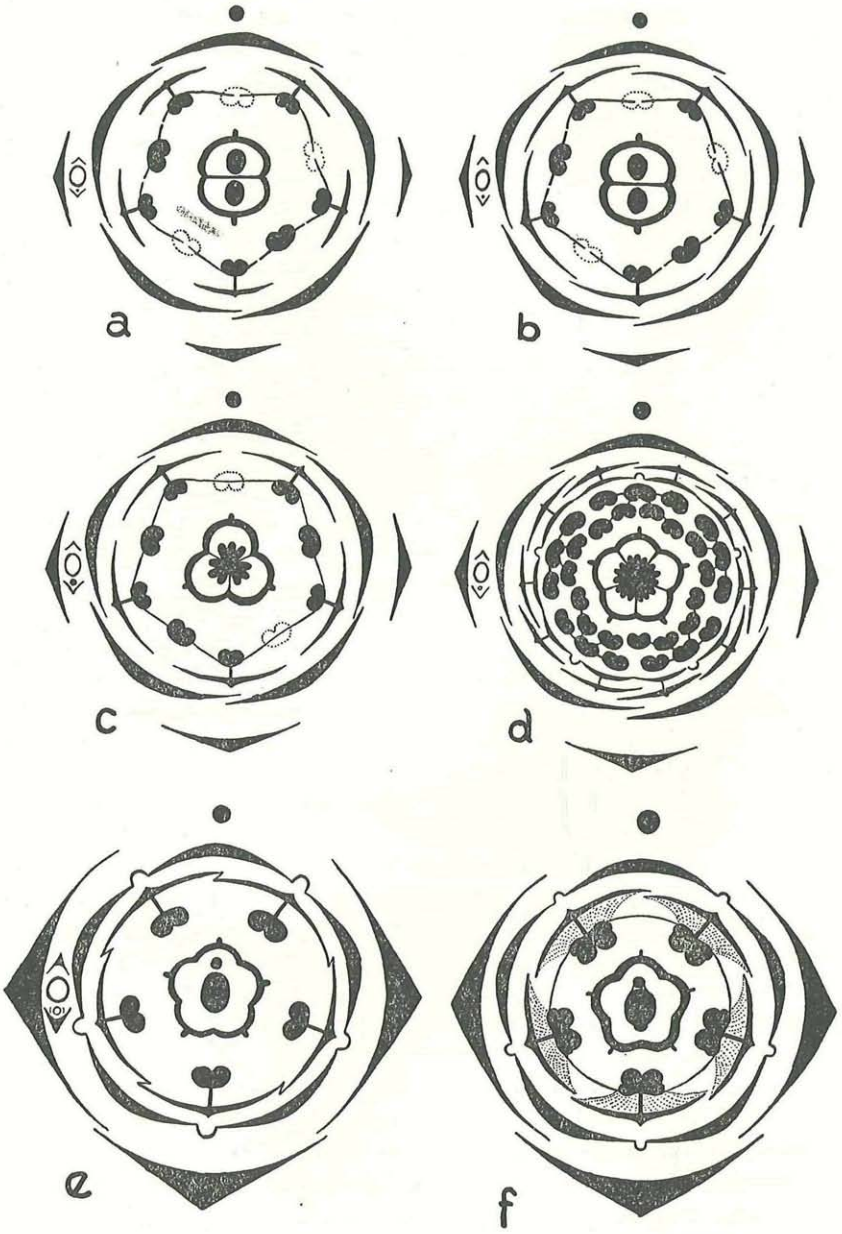

Abb. 4. Diagramme von *Limeum africanum* (a), *Limeum myosotis* (b), *Macarthuria australis* (c), *Corbichonia rubriviolacea* (d), *Limonium thouini* mit quinkunzialer Korolldeckung (e), *Aegialitis annulata* (f).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die Blütenstände der *Molluginaceae* sind stets begrenzt und di- oder pleiochasial gebaut. In ihren höheren Verzweigungen kommt es, wie schon EICHLER 1878: 120 und WYDLER 1878: 331 gezeigt haben, durch Förderung aus dem β-Vorblatt zur Ausbildung wickeliger Partialinfloreszenzen. Bei den *Molluginaceae* trifft dies besonders für *Macarthuria, Limeum,* Sect. *Semonvillea* und *Corbichonia* zu. Auf den Wert dieses mit den *Plumbaginaceae* im wesentlichen übereinstimmenden Merkmals ist bereits weiter oben hingewiesen worden.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den *Plumbaginacea,* welche zweifellos im Formenkreis der *Molluginaceae* zu erkennen sind, können folgendermaßen charakterisiert werden: Die *Molluginaceae* sind bezüglich ihres Blütenbaues sehr eng mit den *Stegnospermeae* der *Phytolaccaceae* verbunden und stellen förmlich eine Fortsetzung des bereits besprochenen phyletischen Zweiges *Euphytolacceae-Stegnospermeae* dar. Dieselben Kriterien, die bei den letzteren zur Aufklärung ihrer Verwandtschaft mit den *Plumbaginaceae* herangezogen wurden, können auch für die Klärung des Verhältnisses zwischen diesen und den *Molluginaceae* dienen. Wie aber dort an keine direkte Ableitung der *Plumbaginaceae* von den *Stegnospermeae* gedacht werden kann, können auch die *Molluginaceae* nicht als unmittelbare Vorfahren der *Plumbaginaceae* betrachtet werden. Eine Ableitung der *Plumbaginaceae* aus diesem Formenkreis stößt vor allem durch dessen abweichenden Fruchtknotenbau, der vielfach durch Verringerung der Karpellzahl, sowie oft damit einhergehende Vermehrung der Samenanlagen gekennzeichnet ist, auf einige Schwierigkeiten. Die angeführten Merkmale des Andrözeums, wie die Ausbildung von „Petalen" durch die gespaltenen Glieder des äußeren Staminalkreises, die teilweise oder vollkommene Reduktion der inneren Staubblätter und die andeutungsweise vorhandenen Übergänge zur Sympetalie, sowie die Ausbildung wickeliger Partialinfloreszenzen, zeigen aber, daß der zu den *Molluginaceae* und *Ficoidaceae* führende Entwicklungszweig viele Entwicklungszüge aufweist, die auch der aus derselben Grundgruppe entspringenden und konvergent zu ihm verlaufenden Progressionsreihe der *Plumbaginaceae* innewohnen.

Im folgenden sollen nun die *Plumbaginaceae* mit den Familien der Unterreihe *Chenopodiineae* verglichen werden. Es ist bereits zu Beginn darauf hingewiesen worden, daß in den *Chenopodiaceae* und *Amaranthaceae* nicht der ursprüngliche Typ der *Centrospermae* zu erblicken ist. In Übereinstimmung mit der Auffassung von BITZEK 1928 und besonders ULBRICH 1934: 431 müssen diese beiden Familien als sehr stark abgeleiteter und relativ junger Formenkreis der *Centrospermae* betrachtet werden.

In ihrem Gesamthabitus weisen vor allem die *Chenopodiaceae* keine Merkmale auf, die auch nur andeutungsweise mit den *Plumbaginaceae*

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

vergleichbar wären. Schon allein die Vorstellung, daß zwischen diesen und den in ihren Erscheinungsformen doch sehr eigentümlichen, vielfach stark reduzierten oder sukkulenten *Chenopodiaceae* engere verwandtschaftliche Beziehungen bestehen könnten, besitzt wenig Wahrscheinlichkeit.

Aber auch im Blütenbau der *Chenopodiaceae* finden sich so gut wie keine Merkmale, die auf eine Verwandtschaft mit den *Plumbaginaceae* hindeuten würden.

Die von COHN 1913 beschriebene außerordentlich starke Plastizität der Chenopodiaceen-Blüte zwingt uns dazu, diese Familie als phylogenetisch relativ jung zu betrachten. Diese Plastizität äußert sich nicht etwa in der Weise, wie wir sie bei den *Phytolaccaceae, Molluginaceae* und *Ficoidaceae* kennengelernt haben, also in der Vermehrung einzelner Blütenteile und der oft damit verbundenen Vervollkommnung der Blüte, sondern in einer weitgehenden Vereinfachung des Blütenbaues durch teilweise oder vollständige Reduktion einzelner Organe, sowie in Verkleinerung und dichter Zusammendrängung der Blüten.

Nach COHN ist der Grundtypus der Chenopodiaceen-Blüte in allen drei Kreisen nach der Fünfzahl gebaut. Das Normaldiagramm der *Chenopodiaceae* hätte demnach die Formel P 5, A O + 5, G 5; es unterscheidet sich von dem der übrigen *Centrospermae* mit Ausnahme der *Amaranthaceae,* welche die gleiche Blütenformel besitzen, nur durch Ausfall des äußeren Staminalkreises. Von diesem Grundtypus leiten sich durch Reduktion alle Blüten der *Chenopodiaceae* ab.

Wenn wir aber in den *Chenopodiaceae* Vertreter einer durch Reduktion gekennzeichneten Entwicklungsreihe erblicken, so ist es verständlich, daß hier, wo die Entwicklung zu einer weitgehenden Vereinfachung des Blütenbaues führt, keine Anzeichen vorhanden sind, welche auf eine erneute Vervollkommnung der Blüte hindeuten würden; d. h. es findet niemals innerhalb der *Chenopodiaceae* eine Vergrößerung der unscheinbaren Blüten oder eine auch nur andeutungsweise korollinische Ausbildung der Blütenhülle statt. Seriales Dédoublement der Staubblätter und die damit oft verbundene petaloide Umgestaltung der Spaltungsprodukte treten niemals auf. Das Fehlen dieses Merkmales, dem gerade in bezug auf etwa vorhandene Beziehungen zu den *Plumbaginaceae* besonderer Wert beigemessen werden müßte, erklärt sich schon daraus, daß die epitepalen Stamina der *Chenopodiaceae* dem inneren Staminalkreis entsprechen. In diesem Kreis traten aber auch bei den bisher betrachteten Familien der *Centrospermae,* sofern überhaupt Dédoublement zu verzeichnen war, niemals petaloide Spaltungsprodukte auf. Der äußere Staminalkreis, dem dieses Merkmal zukommen würde, muß aber bei den *Chenopodiaceae* als vollkommen abortiert angesehen werden.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Das Bauprinzip des Fruchtknotens der *Chenopodiaceae* mit seiner einzigen basilären Samenanlage würde sich, wenn COHNS Annahme eines 5-karpelligen Grundtyps zurecht besteht (es finden sich gelegentlich in den Infloreszenzen vereinzelte Blüten mit einem aus fünf Karpellen gebildeten Fruchtknoten), mit dem der *Plumbaginaceae* vergleichen lassen. Wie bei den letzteren, so wird auch hier und bei den noch zu behandelnden *Amaranthaceae,* sowie bei den Familien der *Caryophyllineae,* die Fruchtknotenhöhlung von den Karpellen gemeinsam gebildet. Bei einer genaueren Betrachtung wird man aber auch hier zu dem Ergebnis kommen, daß innerhalb der *Chenopodiaceae* keine Anzeichen zu einer progressiven Weiterentwicklung des Fruchtknotens vorhanden sind und die reduktiven Erscheinungen im Gynözeum weitgehend vorherrschen. Auch die Übergänge vom oberständigen zum halb-unterständigen Fruchtknoten (wie z. B. bei *Beta*) sowie die bei manchen Gattungen auftretende Einsenkung des Fruchtknotens in den Blütenboden und seine teilweise Verwachsung mit der Blütenhülle oder die durch Abort des Gynözeums zustande kommende sekundäre Geschlechtstrennung, deuten auf ganz andere Entwicklungstendenzen hin. Das gleiche gilt auch für die Samenanlage, die mit den *Plumbaginaceae* nur die basale Stellung gemeinsam hat, die sich aber durch ihre extreme Kampylotropie weitgehend von der Samenanlage der *Plumbaginaceae* unterscheidet.

In den engsten Verwandtschaftskreis der *Chenopodiaceae* sind die *Amaranthaceae* zu stellen. Sie wurden von früheren Systematikern, wie z. B. BAILLON 1887, sogar damit vereinigt. Schon allein die engen Bindungen, die sie zu den *Chenopodiaceae* aufweisen, lassen es unglaubhaft erscheinen, daß aus ihrem Formenkreis heraus eine Weiterentwicklung zu den *Plumbaginaceae* erfolgt sein könne. Wenn auch gewisse habituelle Übereinstimmungen mit den *Plumbaginaceae* nicht so vollkommen von der Hand zu weisen sind wie bei den *Chenopodiaceae,* so sind sie aber doch nicht von solcher Bedeutung, daß sie dazu anregen würden, eine engere Verwandtschaft der beiden Familien anzunehmen. Diese Merkmale beziehen sich fast ausschließlich auf die Ausbildung der Blütenstände, die uns hier in Gestalt meist aus dichasialen Partialinfloreszenzen mit Wickeltendenz zusammengesetzter dichtblütiger Ähren und Köpfchen oder lockerer Rispen entgegentreten und die an ähnliche Verhältnisse bei den *Plumbaginaceae,* etwa den Gattungen *Armeria, Ceratostigma* oder *Limonium* erinnern.

Die dem Blütenbau zugrunde liegenden Diagramme zeigen jedoch im wesentlichen die gleichen Merkmale, die wir schon vorher bei den *Chenopodiaceae* kennengelernt haben. Im allgemeinen herrschen aber bei den *Amaranthaceae* keine so starken Reduktionserscheinungen, wenngleich es auch hier verschiedentlich zu sekundärer Geschlechtstrennung, Ausfall einzelner Organe oder Ausbildung steriler Blüten

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

kommt. Zeigten sich bei den *Chenopodiaceae* weder in der Blütenhülle noch im Andrözeum Merkmale, die mit den *Plumbaginaceae* verglichen werden konnten, so trifft dies für die *Amaranthaceae* nicht im vollen Maße zu. Während für das Andrözeum und Gynözeum im wesentlichen dasselbe gesagt werden kann wie bei den *Chenopodiaceae,* weist die Blütenhülle, die ja entsprechend unserer Auffassung mit dem Kelch der *Plumbaginaceae* zu homologisieren ist, doch einige Merkmale auf, die erwähnenswert erscheinen. Die Ähnlichkeit mit dem Kelch der *Plumbaginaceae* ist vor allem dann auffallend, wenn die Blütenhülle mehr oder weniger verwachsen ist, wie z. B. in den Gattungen *Froelichia, Dipteranthemum, Ptilotus* (z. T.), *Gomphrena* Sect. *Xerosiphon* und bei *Amaranthus polygonoides.* Die Gestalt der fast immer aufrecht stehenden Tepalen, ihre strohig-trockene Konsistenz und häufig korollinische Färbung erinnern ebenfalls an ähnliche Verhältnisse bei den *Plumbaginaceae.* Die reife Frucht wird sehr oft von der Blütenhülle fest umhüllt, vor allem dann, wenn die Tepalen, seien sie verwachsen oder nicht, am Grunde verholzen: ein Merkmal, bei dem wiederum an die schon erwähnte Plumbaginaceen-Gattung *Plumbagella* gedacht werden kann.

Obwohl die *Amaranthaceae* durch ihre extrem kampylotrope Samenanlage vollkommen von den *Plumbaginaceae* abweichen, lassen sie sich doch zumindest durch ihren oft langen, gewundenen Funikulus, welcher manchmal die Samenanlage umläuft, mit den letzteren vergleichen.

Erwähnt sei fernerhin noch die nahezu völlige Übereinstimmung in der Gestalt und Stellung der trockenhäutigen Brakteen und Brakteolen bei vielen *Plumbaginaceae* und *Amaranthaceae.*

Da jedoch weder im Andrözeum noch im Gynözeum — bis auf die Ähnlichkeit des Funikulus — der *Amaranthaceae* die Voraussetzungen für eine „Ableitung" der *Plumbaginaceae* aus diesem Formenkreis gegeben sind, können die erwähnten, übereinstimmenden Merkmale nur als Konvergenzen gedeutet werden.

Bezüglich ihrer Herkunft und Stellung im System der *Centrospermae* ergibt sich für die *Chenopodiaceae* und *Amaranthaceae* folgendes Bild: Beide Formenkreise leiten sich sicher von gemeinsamen Vorfahren ab, von denen aus sie sich parallel zueinander entwickelt haben. Das Hauptmerkmal, den Übergang vom tetrazyklischen zum trizyklischen Blütenbau, zeigen noch innerhalb der *Phytolaccaceae* die anomalen Gattungen *Microtea* und *Lophiocarpus,* die habituell und blütenmorphologisch sehr viel Gemeinsames mit den *Chenopodiineae,* besonders aber mit den *Chenopodiaceae* aufweisen und somit zwischen den *Phytolaccaceae* und *Chenopodiineae* vermitteln. Auch die *Achatocarpaceae* lassen sich durch ihren den *Chenopodiineae* ähnlichen, jedoch noch tetrazyk-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

lischen Blütenbau an der noch zu den *Phytolaccaceae* gehörigen Basis dieses Entwicklungszweiges anschließen.

Bevor im folgenden geprüft werden soll, ob im Formenkreis der *Caryophyllineae* habituelle und blütenmorphologische Merkmale vorhanden sind, die mit den *Plumbaginaceae* in Verbindung gebracht werden können, muß auch hier zunächst die Frage nach der Stellung der *Caryophyllineae* innerhalb der *Centrospermae* und den verwandtschaftlichen Beziehungen der in dieser Unterreihe zusammengefaßten Familien erörtert werden.

Während sich die *Chenopodiineae* wohl von einem gemeinsamen Vorfahren herleiten lassen, kann dies von den Familien der *Caryophyllineae* nicht ohne weiteres angenommen werden. Wenn heute die *Portulacaceae, Basellaceae, Dysphaniaceae* und *Caryophyllaceae* in dieser Unterreihe zusammengefaßt werden, so ist damit nicht gesagt, daß sie alle gleichen Ursprunges sind oder daß sie Glieder eines gemeinsamen Entwicklungszweiges darstellen, womit, wenn letzteres wirklich der Fall wäre, für diesen gesamten Formenkreis eine monophyletische Entstehung angenommen werden müßte. Die Ausbildung einiger gemeinsamer Merkmale, welche Pax 1927 zu diesem Zusammenschluß veranlaßten, kann auf verschiedenen Wegen, also pleiophyletisch, erfolgt sein. Dies äußert sich auch in den gegenteiligen Meinungen, die bezüglich der Herkunft dieser Familien von verschiedenen Systematikern geäußert worden sind.

So sind die *Caryophyllaceae* seit jeher mit den *Chenopodiineae* in Verbindung gebracht worden. Lüders, Troll und Ulbrich sehen in ihnen Vorfahren, aus denen durch weitgehende Reduktion die *Chenopodiineae* hervorgegangen sein sollen; Engler und Pax wollen dagegen die *Caryophyllaceae* von den ihrer Ansicht nach ursprünglichsten *Chenopodiineae* abgeleitet wissen. Die *Portulacaceae* und die mit ihnen sehr nahe verwandten *Basellaceae* wurden zunächst von Pax 1894 mit den *Aizoaceae* (*Ficoidaceae*) in Verbindung gebracht und auf Grund einiger weniger, mit den *Alsinoideae-Silenoideae* übereinstimmender Merkmale von ihm erst später mit in die *Caryophyllineae* einbezogen. Auch E. Franz 1908 spricht sich für einen Anschluß der *Portulacaceae* an die *Aizoaceae* (*Ficoidaceae*) aus. Die Gründe, die er für seine Ableitung angibt, sind so überzeugend, daß es unverständlich erscheint, wieso Pax die *Portulacineae* als eigene Unterreihe auflösen konnte. Eine Ableitung von *Portulacaceae* und *Basellaceae* von den *Alsinoideae-Silenoideae* oder ähnlichen Formen stößt insofern schon auf Schwierigkeiten, als die Stellung dieser beiden Unterfamilien der *Caryophyllaceae* selbst stark revisionsbedürftig ist, worauf später noch eingegangen werden soll. Auf Grund ihrer verschiedenen Herkunft erscheint es angebracht, die *Caryophyllineae* und *Portulacineae* als eigene Unterreihen bestehen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

zu lassen. Von ihnen sollen zunächst die *Caryophyllineae* näher ins Auge gefaßt und mit den *Plumbaginaceae* verglichen werden.

Die *Caryophyllaceae* müssen ebenfalls als eine relativ junge Familie der *Centrospermae* betrachtet werden, was ja auch in den Auffassungen der verschiedensten Systematiker zum Ausdruck kommt. Sie bereiten einem Vergleich mit den *Plumbaginaceae* insofern größere Schwierigkeiten, als sie keine in sich einheitliche Familie darstellen. Wenngleich in neuerer Zeit von LEONHARDT 1951 der Versuch unternommen worden ist, die Beziehungen der *Caryophyllaceae* unter sich enger zu gestalten (wobei er diese Familie in sieben Unterfamilien unterteilt), bestehen doch zwischen den drei Unterfamilien *Paronychioideae, Alsinoideae* und *Silenoideae* erhebliche Unterschiede. Sie würden, wie dies ja auch schon von verschiedener Seite durchgeführt worden ist, ohne weiteres dazu berechtigen, diese Verwandtschaftskreise als eigene Familien zu betrachten. Besonders tief ist die Kluft zwischen den *Paronychioideae* einerseits und den *Alsinoideae-Silenoideae* andererseits. Es bestehen berechtigte Gründe zu der Annahme, daß diese beiden Formenkreise keine direkten phylogenetischen Beziehungen zueinander aufweisen, daß somit die *Caryophyllaceae* wahrscheinlich pleiophyletischen Ursprunges sind.

Die Auffassung, daß die *Caryophyllaceae* eine Reduktionsreihe darstellen und somit ihre ursprünglichsten Formen in den *Alsinoideae* und *Silenoideae* zu suchen sind, wird heute allgemein abgelehnt. Vor allen Dingen wäre dann die Frage nach dem Anschluß der *Caryophyllaceae* an andere Formenkreise der *Centrospermae* sehr schwierig zu beantworten, es sei denn, man würde, wie es TROLL 1928 will, sämtliche Centrospermen-Familien durch Reduktion von den hochentwickelten *Caryophyllaceae* ableiten. Dies ist jedoch eine Auffassung, die wenig Wahrscheinlichkeit besitzt.

Wie weiter oben schon erwähnt worden ist, werden die *Caryophyllaceae* sehr oft mit den *Chenopodiineae* in Verbindung gebracht. Diese Auffassung muß jedoch dahingehend eingeschränkt werden, daß nur die *Paronychioideae* eine engere Verwandtschaft mit den *Chenopodiineae* aufweisen, wenngleich auch diese natürlich nicht als ihre direkten Vorfahren anzusehen sind. Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich bei den *Paronychioideae*, in denen sich ja das tetrazyklische Normaldiagramm der *Centrospermae* erhalten hat, um eine früh erfolgte Seitenverzweigung des zu den *Chenopodiineae* führenden Hauptastes. In diesen beiden parallel zueinander verlaufenden Entwicklungszweigen ist die Neigung zur Ausbildung gemeinsamer Merkmale vorhanden, was besonders im Auftreten vieler, sich habituell ähnlicher Formen innerhalb der *Chenopodiineae* und *Paronychioideae* zum Ausdruck kommt. Diese Formen wurden bisher meist als Verbindungsglieder zwischen den beiden Entwicklungsreihen angesehen. Ein besonders geeignetes Bei-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

spiel dafür sind die *Dysphanieae*, welche heute eine eigene Familie darstellen; sie müssen als eine stark reduzierte Seitenentwicklung der *Paronychioideae* betrachtet werden, die, außer ihrem tetrazyklischen Blütenbau, sehr viele Charakterzüge der *Chenopodiineae* aufweist.

Was nun das Verhältnis der *Paronychioideae* zu den *Plumbaginaceae* anbelangt, so kann hier im wesentlichen das Gleiche gesagt werden, wie vorher bei den *Chenopodiaceae*. Sie zeichnen sich ebenso wie diese durch kleine und unscheinbare Blüten aus, deren Bau von LÜDERS 1907 eingehend untersucht worden ist. Obwohl bei allen Gattungen noch das typisch tetrazyklische Normaldiagramm der *Centrospermae* zu erkennen ist, bestehen doch zwischen ihnen und innerhalb der Gattungen selbst, erhebliche diagrammatische Unterschiede. Sie beruhen vor allem auf den schwankenden Zahlenverhältnissen im Andrözeum und Gynözeum und charakterisieren die *Paronychioideae* als stark polymorphen Formenkreis, was wiederum dafür spricht, daß es sich hier um stammesgeschichtlich relativ junge Deszendenten der ursprünglichen *Centrospermae* handelt. Von den beiden Staminalkreisen ist es immer der äußere, in dem es entweder zu vollkommenen Abort oder zu staminodialer Umbildung der Stamina kommt. Der innere Kreis zeigt dagegen, wie bei den *Chenopodiineae*, mehr Konstanz, wenngleich auch hier die Zahl der Stamina bis auf eines reduziert werden kann. Niemals findet sich aber innerhalb der *Paronychioideae* dasjenige Verhältnis, das hinsichtlich des Andrözeums von den *Plumbaginaceae* bekannt ist, die innige Zusammengehörigkeit von Petalum und superponiertem Stamen. Wenngleich, wie z. B. bei *Corrigiola* und *Sphaerocoma*, die Glieder des äußeren Kreises gelegentlich staminodial umgebildet sind, was jedoch niemals durch „Dédoublement" der Stamina erfolgt, so erreichen sie doch nie eine solche Größe, daß sie als „Petalen" bezeichnet werden könnten. Überhaupt scheint die Tendenz zum Dédoublement der Stamina in dem Entwicklungszweig der *Chenopodiineae* und *Paronychioideae* nicht vorhanden zu sein.

Auch die Verhältnisse im Gynözeum der *Paronychioideae* stimmen fast vollständig mit denen der *Chenopodiineae* überein und es kann hier bezüglich eines Vergleiches mit dem Gynözeum der *Plumbaginaceae* das Gleiche nur wiederholt werden. Nach LÜDERS stellen diejenigen Genera, welche noch ein trikarpellates Ovar besitzen, die stammesgeschichtlich älteren Formen gegenüber den Gattungen mit bikarpellaten Fruchtknoten dar, was ebenfalls auf den reduktiven Charakter der *Paronychioideae* hindeutet.

Ihrer äußeren Erscheinung nach sind die *Paronychioideae* kleine Kräuter oder Halbsträucher mit manchmal stark reduzierten Blättern. Ihre kleinen, unscheinbaren Blüten sind wie bei den *Chenopodiineae* oft zu dichten, dichasialen Blütenständen vereinigt. Habituelle Übereinstimmungen mit den *Plumbaginaceae* treten nicht auf.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Zusammenfassend kann für die *Paronychioideae* gesagt werden, daß sie wie die *Chenopodiineae* ein Entwicklungszweig sind, der durch fortschreitende Reduktion gekennzeichnet ist. In ihrem Formenkreis sind keine Möglichkeiten vorhanden, die *Plumbaginaceae* irgendwie anzuschließen. Auch ein Weg, der von den *Paronychioideae* ausgehend in progressiver Weiterentwicklung zu den *Alsinoideae* und *Silenoideae* führen könnte, ist kaum gangbar. Es ist daher nur möglich, die *Paronychioideae* aus dem Verbande der *Caryophyllaceae* herauszulösen und ihnen, wie schon mehrfach vorgeschlagen worden ist, den Rang einer eigenen Familie *Paronychiaceae* zu geben. Da sie wohl ohne Zweifel demselben Entwicklungszweig wie die *Chenopodiineae* angehören und ihre engen Beziehungen zu diesen sehr offensichtlich sind, können die *Paronychiaceae* ohne weiteres in die Unterreihe der *Chenopodiineae* einbezogen werden.

Eine „Ableitung" der *Alsinoideae* und *Silenoideae* von den *Paronychiaceae* ist wegen ihres abweichenden Fruchtknotenbaues so gut wie unmöglich, auch nicht durch Vermittlung der *Sperguleae, Polycarpeae* und *Xerotieae*, wie dies neuerdings LEONHARDT 1951 will, der diese Triben wohl mit Recht zu den *Alsinoideae* stellt.

Die einzige Anschlußmöglichkeit der *Caryophyllaceae* s. str. besteht bei den *Molluginaceae*, die deutliche Anklänge besonders an die *Alsinoideae* zeigen. So lassen sich die *Molluginaceae* sehr gut mit den *Sperguleae* vergleichen, wobei sich diese im wesentlichen durch ihre ungefächerten Fruchtknoten (bei *Telephium* ist die Fächerung noch undeutlich vorhanden) von den *Molluginaceae* unterscheiden. Es herrscht in beiden Formenkreisen die Neigung zur Spaltung der äußeren Stamina vor, die bei den *Molluginaceae* noch in verhältnismäßig wenigen, bei den *Alsinoideae* dagegen in fast allen Fällen zur petaloiden Umgestaltung der äußeren, serial abgespaltenen Staminalhälften führt. Durch die Neufassung der *Alsinoideae*, d. h. nach Einbeziehung der *Sperguleae, Polycarpeae* und *Xerotieae*, treten auch hier Formenkreise mit Nebenblättern auf. Auch dieses Merkmal findet sich bei einigen Gattungen der *Molluginaceae* (z. B. *Pharnaceum, Suessenguthiella, Hypertelis*) wieder.

Eine progressive Weiterentwicklung den *Alsinoideae* ähnlicher Formenkreise zu den *Silenoideae* ist ohne weiteres denkbar; es bestehen keine Bedenken, die beiden Formenkreise in einer Familie vereinigt zu lassen. Die *Caryophyllaceae* stellen somit die einzigen Vertreter der Unterreihe *Caryophyllineae* dar.

Vergleichende Betrachtungen des Blütenbaues der *Caryophyllaceae* und *Plumbaginaceae* ergeben, daß sich hier recht deutliche Übereinstimmungen namentlich in der Ausbildung von Kelch und Krone zeigen. Wie die *Plumbaginaceae* so sind auch die *Silenoideae* zur röhrenförmigen Verwachsung der Kelchblätter fortgeschritten. Daß die Petalen,

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

die in ihrer Gestalt und Färbung vielfach denen der *Plumbaginaceae* sehr ähnlich sind, aus den Gliedern des äußeren Staminalkreises hervorgegangen sind, ist durch MATTFELD 1938 zur Genüge bewiesen worden. Trotzdem ist aber durch den vollkommen abweichenden Bau des Fruchtknotens der *Caryophyllaceae* nicht an eine engere Verwandtschaft dieser Familie mit den *Plumbaginaceae* zu denken. Die *Caryophyllaceae* verkörpern einen sehr hoch entwickelten Formenkreis der *Centrospermae*. Sie haben, obwohl sie einem anderen Entwicklungszweig angehören, unter Ausbildung konvergenter Merkmale die gleiche Vervollkommnung im Blütenbau erreicht wie die *Plumbaginaceae*.

Es sind somit nur noch die Stellung der *Portulacineae* innerhalb der *Centrospermae* und ihre Beziehungen zu den *Plumbaginaceae* zu besprechen. Wie schon vermerkt worden ist, schließen wir uns bezüglich ihrer Herkunft der von FRANZ geäußerten Meinung an.

Als Ausgangspunkt für die Entwicklung der *Portulacineae* werden von FRANZ jene Gattungen angesehen, die schon zu den *Ficoidaceae* gerechnet werden. Er weist dabei besonders auf die Gattung *Sesuvium* hin, die in vieler Hinsicht sehr große Ähnlichkeit mit der Portulacaceen-Gattung *Portulaca* aufweist. Der wesentliche Unterschied besteht darin, daß der Fruchtknoten bei *Sesuvium* gefächert, bei *Portulaca* ungefächert ist. Bei *Portulaca* sind aber die Reste der ehemaligen Scheidewände noch als Schwielen an der inneren Fruchtknotenwand deutlich zu erkennen. Es gibt innerhalb der gesamten *Centrospermae* keinen einzigen Fall, der die Progression vom gefächerten zum ungefächerten Fruchtknoten so deutlich vor Augen führt.

Das Entwicklungszentrum, aus dem die *Portulacineae* hervorgegangen sind, muß demnach innerhalb eines Formenkreises gesucht werden, der seinerseits unter den *Centrospermae* schon als stark abgeleitet, also relativ jung zu bezeichnen ist. Ebenso wie die *Ficoidaceae* sind daher die *Portulacineae* als hochentwickelte *Centrospermae* anzusehen. Beide Formenkreise sind wohl von einer gemeinsamen Basis ausgehende Entwicklungsreihen, die, obgleich sie sich mehr und mehr voneinander entfernen, doch noch gewisse gemeinsame Züge besitzen. Als Beispiel seien hierfür die überaus artenreichen *Mesembrianthemeae* der *Ficoidaceae* und die ebenfalls viele Arten umfassende Portulacaceen-Gattung *Anacampseros* genannt, die auf Grund ihrer Polymorphie die am höchsten entwickelten und jüngsten Glieder beider Entwicklungszweige darstellen. Sie stimmen zwar im Blütenbau bis auf die starke Spaltungstendenz der Stamina nur wenig überein, weisen aber bezüglich der Ausbildung ihrer vegetativen Organe (Blattsukkulenten), ihrer Ökologie (Bewohner von Trockengebieten; protektive Mimikry) und ihrer geographischen Verbreitung (Südafrika) viele gemeinsame Merkmale auf.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die Stellung der *Portulacineae* und ihr Charakter als hochentwickelte Familien der *Centrospermae* sind für die Frage, ob zwischen ihnen und den *Plumbaginaceae* engere verwandtschaftliche Beziehungen bestehen, nicht ohne Bedeutung. Da die *Portulacineae* (eine gesonderte Besprechung der zu dieser Unterreihe gehörigen *Portulacaceae* und *Basellaceae* ist unnötig, da beide Familien sehr eng verwandt sind und ihre Trennung eine reine Konvenienzsache ist), ebenso wie die *Ficoidaceae* und die *Chenopodiineae,* als verhältnismäßig junge Deszendenten der ursprünglichen *Centrospermae* angesehen werden müssen, erscheint es von vornherein unwahrscheinlich, daß zwischen ihnen und den *Plumbaginaceae* engere Beziehungen bestehen können.

So ergeben sich auch aus dem Vergleich des Blütenbaues der *Portulacineae* mit dem der *Plumbaginaceae* keine übereinstimmenden Merkmale, welche zu einer gegenteiligen Meinung Anlaß geben würden. In keinem Fall finden sich ähnliche Verhältnisse wie sie von den *Plumbaginaceae* bekannt sind. Während bei den bisher besprochenen Familien bezüglich der Beschaffenheit und Gestalt der Tepalen noch eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Kelch der *Plumbaginaceae* verzeichnet werden konnte, ist dies bei den *Portulacineae* nicht mehr der Fall. Sie stellen hier immer zarte, mehr oder weniger lebhaft gefärbte und leicht hinfällige Organe dar. Nach der früheren, vor allem von EICHLER vertretenen, heute jedoch nicht mehr anerkannten Auffassung sollten die Blüten der *Portulacineae* dialypetal sein, wobei man das zwei- oder auch selten mehrblättrige Hochblattinvolukrum als Kelch, die Blütenhülle als wirkliche Krone ansah. Durch die basale Verwachsung der letzteren wird bei verschiedenen *Portulacaceae* und bei den *Basellaceae* der Eindruck einer „sympetalen Blüte" erweckt. Noch WETTSTEIN 1935: 862 erwähnte daher die „sympetale Blumenkrone" der *Basellaceae* mit ihren „epipetalen" Stamina als wichtiges Merkmal für die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den *Plumbaginaceae* und den *Centrospermae.*

Bei den ursprünglichsten Gattungen der *Portulacaceae* haben sich noch beide Staminalkreise erhalten; alle anderen Gattungen und besonders die *Basellaceae* zeigen aber Ausfall der äußeren Staubblätter. Dédoublement der erhalten gebliebenen Stamina ist zwar bei den *Portulacaceae* nicht selten anzutreffen, doch sind es fast immer die Glieder des inneren Staminalkreises, die meist transversal gespalten werden. Seriales Dédoublement und petaloide Umgestaltung der äußeren Spaltungsprodukte (was bekanntlich fast immer nur im äußeren Staminalkreis auftritt) ist innerhalb der *Portulacineae* niemals beobachtet worden. Die Verhältnisse im Andrözeum der *Portulacineae* lassen somit keine Vergleiche mit den *Plumbaginaceae* zu. Das gleiche gilt auch bezüglich des Fruchtknotenbaues, in dem sich in beiden Familien keine

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

übereinstimmenden Merkmale zeigen. — Auch habituell weichen die *Portulacineae* und *Plumbaginaceae* vollkommen voneinander ab.

Der vielfach diskutierten und auch durchgeführten Einbeziehung der *Cactaceae* in die *Centrospermae* können wir uns nicht anschließen. Die *Cactaceae* sind durch ihren streng spiraligen Aufbau der Blütenhülle so grundlegend von den immer zyklischen *Centrospermae* verschieden, daß sie weiterhin als eigene Reihe bestehen bleiben müssen, bei der gewisse Beziehungen zu den *Ranales* und *Parietales* nicht von der Hand zu weisen sind.

Zusammenfassend lassen sich die aus den vorausgegangenen Vergleichen des Blütenbaues und anderer exomorpher Merkmale der *Plumbaginaceae* und *Centrospermae* gewonnenen Erkenntnisse über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den beiden Formenkreisen, sowie die Verwandtschaftsverhältnisse unter den ein-

---

Abb. 5. Der Centrospermen-Ast der Dikotyledonen (näheres im Text). — Hypothetische Zwischenglieder: *Pro-Nyctaginaceae* (I), *Pro-Plumbaginaceae* (II, III). — Die Diagramme (1) bis (29) beziehen sich auf folgende Taxa:

Subordo *Phytolaccineae* (voll-schwarz gezeichnet):

Fam. *Phytolaccaceae*: — Trib. *Euphytolacceae*: *Anisomeria coriacea* (1), *A. c.* var. *petalifera* (2), *Ercilla volubilis* (3), *E. spicata* (4), *Phytolacca* (subg. *Pircunia*) *dodecandra* (5), *P.* (subg. *Pircuniopsis*) *dioica* (6), *P.* (subg. *Euphytolacca*) *americana* (7); — Trib. *Stegnospermeae*: *Stegnosperma halimifolia* (8); — Trib. *Rivineae*: *Hilleria secunda* (9), *Seguieria coriacea* (10); — Trib. *Microteae*: *Microtea maypuriensis* (11).

Fam. *Achatocarpaceae*: *Achatocarpus mexicanus* (12).

Fam. *Gryostemonaceae*: *Didymotheca thesioides* (13).

Fam. *Tetragoniaceae*: *Tribulocarpus dimorphanthus* (14).

Fam. *Nyctaginaceae*: *Mirabilis jalapa* (15).

Fam. *Molluginaceae*: *Macarthuria australis* (16), *Glinus lotoides* (17).

Fam. *Ficoidaceae*: *Sesuvium portulacastrum* (18), *Mesembrianthemum aureum* (19).

Subordo *Portulacineae* (waag- und senkrecht schraffiert gezeichnet):

Fam. *Basellaceae*: *Basella alba* (20).

Fam. *Portulacaceae*: *Portulaca oleracea* (21), *Anacampseros* spec. (22).

Subordo *Caryophyllineae* (punktiert gezeichnet):

Fam. *Caryophyllaceae*: *Spergula arvensis* (23), *Viscaria vulgaris* (24).

Subordo *Chenopodiineae* (waagrecht schraffiert gezeichnet):

Fam. *Dysphaniaceae*: *Dysphania* spec. (25).

Fam. *Chenopodiaceae*: *Chenopodium album* (26).

Fam. *Amaranthaceae*: *Gomphrena globosa* (27).

Fam. *Paronychiaceae*: *Sphaerocoma aucheri* (28).

Subordo *Plumbagiineae* (senkrecht schraffiert gezeichnet):

Fam. *Plumbaginaceae*: *Aegialitis annulata* (29).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

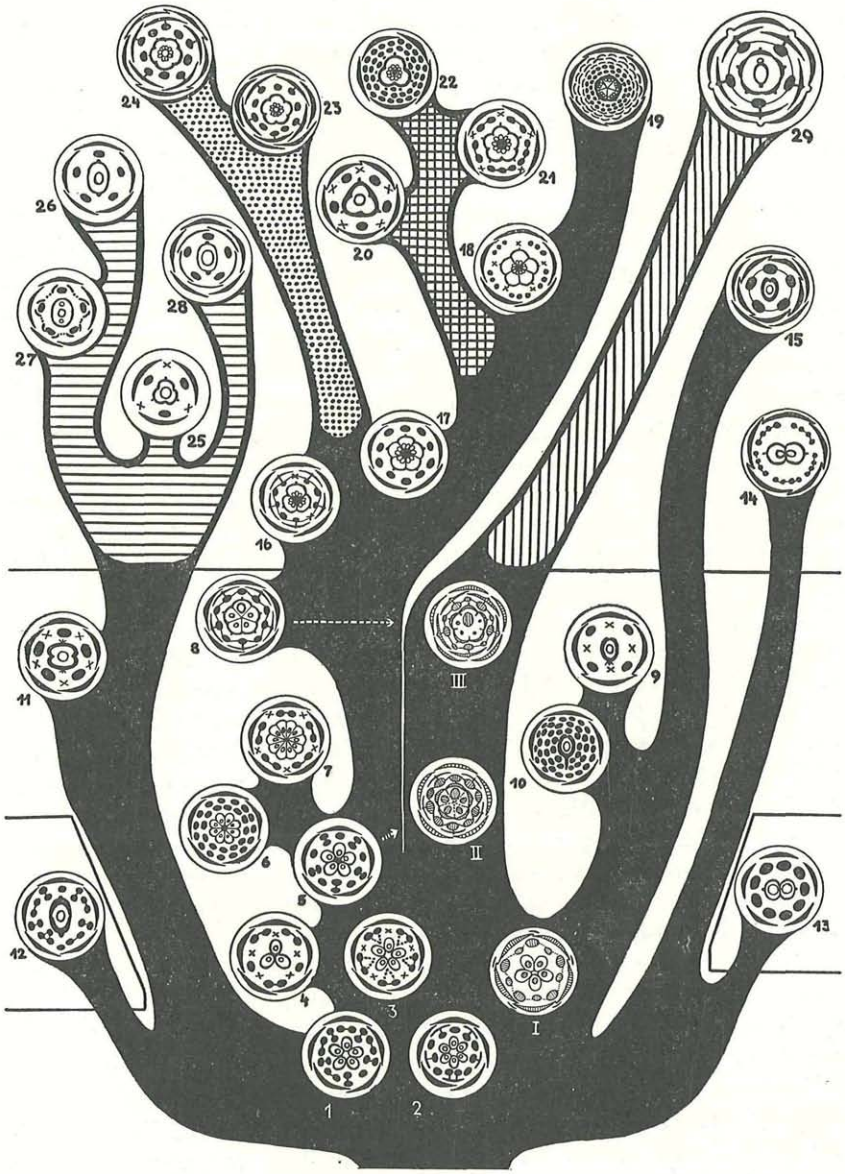

Abb. 5.
(Erklärung als Fußnote auf Seite 250)

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

zelnen Familien der *Centrospermae* — deren Klarstellung eine der wichtigsten Voraussetzungen für die obigen Vergleiche war — in einer schematischen Darstellung des Centrospermen-Astes am Stammbaum der Dicotyledonen folgendermaßen zum Ausdruck bringen (Abb. 5). Ausgehend von einer rein hypothetischen Grundgruppe *Pro-Centrospermae*, welche die Basis des Astes darstellt und der wahrscheinlich die rezenten Euphytolacceen-Gattungen *Anisomeria* und *Ercilla* (Abb. 5, Diagr. 1, 2, 3, 4) sehr nahe stehen, lassen sich bereits innerhalb der *Phytolaccaceae* verschiedene Entwicklungszweige erkennen. Dem ersten Hauptzweig gehören als weitere *Euphytolacceae* die drei Untergattungen von *Phytolacca* an (Diagr. 5, 6, 7); weiter oben stehen die *Stegnospermeae* (Diagr. 8); in ihrer Nähe setzt sich dieser Entwicklungszweig in den *Molluginaceae* (Diagr. 16, 17) fort, die einerseits den Übergang zu den das Endglied des Hauptzweiges bildenden, stark abgeleiteten *Ficoidaceae* (Diagr. 18, 19) darstellen, und andererseits zu dem in ihrer Nähe ausgehenden Entwicklungszweig der phylogenetisch hochstehenden *Caryophyllaceae* (Diagr. 23, 24) vermitteln. Von Formenkreisen vom Typus der einfacheren *Ficoidaceae* (*Sesuviinae*) (Diagr. 18) haben die *Portulacineae* (Diagr. 20, 21, 22) ihren Ausgang genommen.

Parallel zu diesem Entwicklungszweig der *Euphytolacceae-Molluginaceae-Ficoidaceae* oder in seinen unteren Teilen ihm sogar selbst angehörend, verläuft über hypothetische Zwischenformen, die den in manchen *Euphytolacceae* und in den *Stegnospermeae* zum Ausdruck kommenden phylogenetischen Stadien ungefähr entsprechen und die als *Pro-Plumbaginaceae* (Diagr. II, III) bezeichnet werden sollen, der zu den *Plumbaginaceae* (Diagr. 29) führende Entwicklungszweig.

In der Nähe der primitiveren *Euphytolacceae* und der Basis des Plumbaginaceen-Zweiges stehen die ebenfalls hypothetischen *Pro-Nyctaginaceae* (Diagr. I). Es soll damit zum Ausdruck kommen, daß sie ebenfalls als Vorfahren der *Plumbaginaceae* in Frage kommen könnten. Von den *Pro-Nyctaginaceae* führt ein schwächerer Zweig zu den *Nyctaginaceae* (Diagr. 15); an dem letzteren stellen sicherlich die zu den *Phytolaccaceae* gehörigen *Rivineae* (Diagr. 9, 10) eine seitliche Abzweigung dar. Die *Gyrostemonaceae* (Diagr. 13) müssen als eine sehr alte und isolierte, aus dem Grunde der *Centrospermae* entspringende Gruppe aufgefaßt werden. Aus der selben Grundgruppe, von der die Entwicklung der *Gyrostemonaceae* und *Nyctaginaceae* ihren Ausgang genommen hat, dürfte auch der Entwicklungszweig der verhältnismäßig fortgeschrittenen *Tetragoniaceae* (Diagr. 14) hervorgegangen sein.

Der dritte Entwicklungszweig, dem weiter unten die *Achatocarpaceae* (Diagr. 12) angehören und der sich dann zum Teil durch den Übergang zum trizyklischen Blütenbau auszeichnet, führt über die

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Microteae der *Phytolaccaceae* (Diagr. 11) zu den Familien der *Chenopodiineae*: *Amaranthaceae* (Diagr. 27), *Chenopodiaceae* (Diagr. 26), *Dysphaniaceae* (Diagr. 25) und *Paronychiaceae* (Diagr. 28). Diese Familien stellen die oberen, parallel verlaufenden und unter sich durch Übergänge verbundenen Endverzweigungen des Chenopodiineen-Zweiges dar.

Aus dieser Darstellung des Centrospermen-Astes wird ersichtlich, daß der Plumbaginaceen-Zweig zu den Entwicklungszweigen der *Euphytolacceae - Stegnospermeae - Molluginaceae - Ficoidaceae* und *Nyctaginaceae* in viel engerer Beziehung steht als zu dem der *Chenopodiineae*.

2. Gegenüberstellung der endomorphen Merkmale

Wenngleich bei der Aufklärung verwandtschaftlicher Beziehungen den exomorphen Charakteren, vor allem dem Blütenbau, immer eine größere Bedeutung beigemessen werden muß, so genügen sie allein nicht, um diese Probleme ganz zu lösen. Es muß daher immer versucht werden, die aus den vergleichenden Betrachtungen des Blütenbaues gewonnenen Erkenntnisse durch Einbeziehung endomorpher Merkmale, sei es die Anatomie, die Ausbildung des Pollens, die Embryologie usw., zu untermauern. Es mag jedoch darauf hingewiesen werden, daß man, wenn verwandtschaftliche Beziehungen nur allein auf Grund dieser letzteren Merkmale geklärt werden sollen, oft zu Ergebnissen kommt, die sich nur wenig mit den aus den vergleichenden Betrachtungen des Blütenbaues gewonnenen decken.

Schon SOLEREDER 1899 und neuerdings METCALFE & CHALK 1950 haben auf den Wert der anatomischen Merkmale für die Aufklärung phylogenetischer Probleme hingewiesen. Es muß dabei aber grundsätzlich zwischen „phyletischen" und „physiologisch-biologischen" Charakteren unterschieden werden, denn nur die ersteren kennzeichnen größere Gruppen und können somit Aufschluß über etwaige verwandtschaftliche Beziehungen geben. Von diesen phyletischen Merkmalen haben sich vor allem die Struktur der Achse nebst den Eigentümlichkeiten der an ihrem Aufbau beteiligten Elemente, die Ausscheidung des Kalziumoxalats, die Behaarung, und der Bau der Spaltöffnungen von besonderem Wert erwiesen. Demgegenüber sind die physiologisch-biologischen Merkmale kaum von phyletischem Wert, da sie überall, an den verschiedensten Stellen vereinzelt im System anzutreffen sind.

Für die Klarstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen der *Plumbaginaceae* hatten bereits MAURY 1886 und später HALLIER 1901 die anatomischen Merkmale herangezogen. Sie kamen dabei zu dem Er-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

gebnis, daß die *Plumbaginaceae* diesbezüglich auffallende Übereinstimmungen mit den ihrer Ansicht nach zu den *Centrospermae* gehörigen *Polygonaceae* aufweisen. Daß dies tatsächlich der Fall ist, kann und soll nicht bestritten werden; doch wird die Annahme engerer verwandtschaftlicher Beziehungen durch den vollkommen abweichenden Bau der Polygonaceen-Blüte zunichte gemacht. Da jedoch die *Polygonaceae* als eigene Reihe in die Nähe der *Centrospermae* zu stellen sind und sich möglicherweise von derselben Grundgruppe ableiten lassen, also wahrscheinlich eine Parallelentwicklung der *Centrospermae* darstellen, so ist es nicht verwunderlich, daß auch die Familien der letzteren fast die gleichen anatomischen Verhältnisse wie die *Polygonales* aufweisen. So hat auch WETTSTEIN 1935: 862 auf die übereinstimmenden anatomischen Merkmale der *Plumbaginaceae* und *Centrospermae* hingewiesen.

Die *Centrospermae* stellen in anatomischer Hinsicht eine verhältnismäßig einheitliche Gruppe dar; es kann deshalb — und um unnötige Wiederholungen zu vermeiden — auf sie in ihrer Gesamtheit Bezug genommen und auf entsprechende Vergleiche der *Plumbaginaceae* mit den einzelnen Familien verzichtet werden.

Eines der Hauptmerkmale im Aufbau der Achse sind die bei fast allen Centrospermen-Familien verhältnismäßig häufig auftretenden „Anomalien". Sie werden im wesentlichen durch sukzessive, sekundäre Zuwachsringe hervorgerufen. Diese gehen aus sekundären, im Perizykel gebildeten Meristemen hervor und umschließen bei holzigen Arten fest den primären Gefäßbündelring. Das Phloem der vorausgegangenen Gefäßbündelringe und zum Teil auch sklerenchymatische Elemente werden dadurch fest in den Holzkörper eingeschlossen. Auf ähnliche Weise kommen die Achsen-Anomalien der Plumbaginaceen-Gattungen *Aegialitis* und *Acantholimon* zustande. Der Perizykel ist bei den *Plumbaginaceae* wie bei den *Centrospermae* sklerenchymatisch und weist entweder einen zusammenhängenden Sklerenchymring oder isolierte Sklerenchymfasergruppen auf. Letztere können auch, wie vielfach in der Gattung *Limonium*, im Mark und in der primären Rinde auftreten; das gleiche ist auch vereinzelt innerhalb der *Phytolaccaceae* festgestellt worden. Charakteristisch ist für die *Plumbaginaceae* das Auftreten mark- und rindenständiger Leitbündel; vor allem die ersteren — wie bei den *Plumbaginaceae* konzentrische mit zentralem Phloem und kollaterale, verkehrt orientierte — sind auch häufig bei den verschiedensten *Centrospermae* anzutreffen. Das gelegentliche Fehlen der Markstrahlen ist ebenfalls für beide Formenkreise angegeben. Die Entstehung des Korkes erfolgt hier wie dort fast nur subepidermal. Die Gefäßperforationen sind in beiden Fällen einfach und das Holzprosenchym ist einfach getüpfelt. Die Stengel krautiger Arten (bes. bei vielen *Plumbageae*) sind durch eingelagerte Kollenchymstränge in ähnlicher Weise gerippt, wie bei den *Centrospermae* die Stengel vieler *Amaranthaceae* und

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Paronychiaceae. Oxalsaurer Kalk ist zwar bei den *Plumbaginaceae* nicht sehr häufig und wird nur in Form von Drusen und Einzelkristallen ausgeschieden. Sie stimmen darin allerdings nicht mit den niederen *Centrospermae* überein (*Phytolaccaceae*), bei denen fast nur Raphiden oder Styloiden angetroffen werden; sie können aber an die Seite fast aller höheren *Centrospermae* gestellt werden, die ebenfalls das Kalziumoxalat in Drusenform aufweisen. Wie die Behaarung bietet auch die Blattstruktur beider Formenkreise wenig Vergleichsmöglichkeiten. Erwähnt sei, daß die Spaltöffnungen bei den *Plumbaginaceae* und *Centrospermae* häufig auf beiden Blattseiten angetroffen werden und sehr oft nach dem Rubiaceen-Typus — mit zwei parallel zum Spalt gestellten Nebenzellen — gebaut sind. Neben dem bifazialen tritt wohl in fast allen Familien der *Centrospermae* wie auch bei den *Plumbaginaceae* zentrischer Blattbau auf.

Alle *Plumbaginaceae* sind durch besondere kalk- und schleimsezernierende Drüsen, die sog. Licopolischen Organe charakterisiert. Dieses Merkmal muß aber als ein rein physiologisch-biologischer Charakter betrachtet werden, den die *Plumbaginaceae* auf Grund ihrer oft extremen Standortsbedingungen erworben haben. Ähnliche Drüsen finden sich innerhalb der *Centrospermae* nirgends. Bei den gesamten Dikotyledonen treten nur in zwei eng verwandten Familien, nämlich *Tamaricaceae* und *Frankeniaceae*, welche die gleichen Standorte wie die *Plumbaginaceae* bewohnen, ähnliche, allerdings NaCl-sezernierende Drüsen auf. Aus diesem Grunde mag wohl HALLIER 1901: 81 die *Frankeniaceae* und *Tamaricaceae* in die *Centrospermae* eingereiht und dadurch mit den *Plumbaginaceae* in Verbindung gebracht haben. Diese beiden Familien gehören aber auf Grund ihres Blütenbaues offensichtlich zu den *Parietales* und stimmen auch in allen anderen Organen mit den *Centrospermae* nicht überein. Eine „Ableitung" der *Plumbaginaceae* von den *Frankeniaceae* und *Tamaricaceae* einzig und allein auf Grund ihrer Drüsen läßt sich nicht durchführen.

Wenn auch die *Plumbaginaceae* bezüglich ihrer anatomischen Charaktere keine besonderen Beziehungen zu irgendeiner Familie der *Centrospermae* aufweisen — vor allem zu denjenigen Formenkreisen, die wir auf Grund des Blütenbaues an den Anfang der *Centrospermae* stellen und als Grundgruppe für die Entwicklung des *Plumbaginaceen*-Zweiges betrachten — so ist doch innerhalb der verschiedenen Entwicklungszweige der *Centrospermae* überall die Tendenz vorhanden, ähnliche anatomische Merkmale auszubilden, wie wir sie bei den *Plumbaginaceae* antreffen. Auch diese Tatsache spricht sehr dafür, daß es sich bei den *Plumbaginaceae* und verschiedenen Familien der *Centrospermae* um Endglieder einander nahestehender Entwicklungsreihen handelt.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

In neuerer Zeit hat ERDTMAN 1952 die Ergebnisse der palynologischen Forschung zur Aufklärung verwandtschaftlicher Beziehungen herangezogen. Bezüglich des Pollens der *Plumbaginaceae* schreibt er: „The pollen grains in *Plumbaginaceae* are not similar to those in *Primulaceae*, nor is there an apparent similarity to the pollen grains in *Centrospermae* ...“ Die Frage, welchen anderen Formenkreisen die *Plumbaginaceae* in der Ausbildung ihres Pollens nahestehen, ist jedoch dort nicht erörtert worden.

Wenn auch der Pollen der *Plumbaginaceae* in seiner Feinstruktur — worauf bei ERDTMAN besonderer Wert gelegt wird — keine Übereinstimmung mit den *Centrospermae* zeigt, so sind doch in seiner äußeren Gestaltung einige, mit den *Centrospermae* übereinstimmende Merkmale vorhanden, die erwähnenswert erscheinen.

Fast alle *Plumbaginaceae* besitzen typischen 3-Furchenpollen (nur bei einigen *Staticeae* ist gelegentlich 5-Furchenpollen vorhanden, Abb. 6, a—i). Diese Pollenform stellt einen verhältnismäßig primitiven Typ dar, aus dem sich die komplizierter gebauten Pollentypen anderer und meist höher stehender *Angiospermae* entwickelt haben.

Auch innerhalb der *Centrospermae* ist dies festzustellen. Die kompliziert gebauten Typen werden fast immer in denjenigen Formenkreisen angetroffen, die auch in anderer Hinsicht als abgeleitet angesehen werden. Alle Gattungen der *Euphytolacceae* besitzen ausgesprochenen 3-Furchenpollen; der gleiche Typ tritt bei den *Stegnospermae* und bei allen *Molluginaceae* auf. Er ist somit, mit Ausnahme der stark abgeleiteten *Ficoidaceae* (tricolporoidater Pollen) fast für diesen ganzen Entwicklungszweig charakteristisch (Abb. 6, k—n). Während bei den *Nyctaginaceae* (besonders bei den *Mirabileae, Boldoeae* und *Leucastereae*), mit Ausnahme der demselben Entwicklungszweig angehörigen *Rivineae* der *Phytolaccaceae*, der 3- oder 4-Furchenpollen vorherrscht, besitzen alle übrigen, phylogenetisch höher stehenden Formenkreise dementsprechend vorherrschend abgeleitete Pollenformen. Innerhalb der *Chenopodiineae* findet sich bei den *Amaranthaceae, Chenopodiaceae* und *Dysphaniaceae* ausschließlich forater und polyforater (Löcher-)Pollen; sie schließen sich auch diesbezüglich an die *Microteae* der *Phytolaccaceae* an. Nur die *Paronychiaceae* besitzen neben tricolpatem (3-Furchen-)Pollen rugate und rupate (von rugatus und colpatus) Pollenformen. Auch bei den *Portulacineae* tritt — allerdings sehr selten — der 3-Furchenpollen auf, doch herrschen rugate und forate Pollenkörner weitgehend vor.

Auffallend ist bei den *Plumbaginaceae* die Größe der Pollenkörner und ihre geringe Anzahl je Antherenfach. Besonders bei niederen *Centrospermae* wird dagegen sehr viel und ausgesprochen kleiner Pollen gebildet, was wohl mit der hier häufigen Anemogamie zusammenhängt. Nur bei den *Nyctaginaceae*, die wie die *Plumbaginaceae* entomogam

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

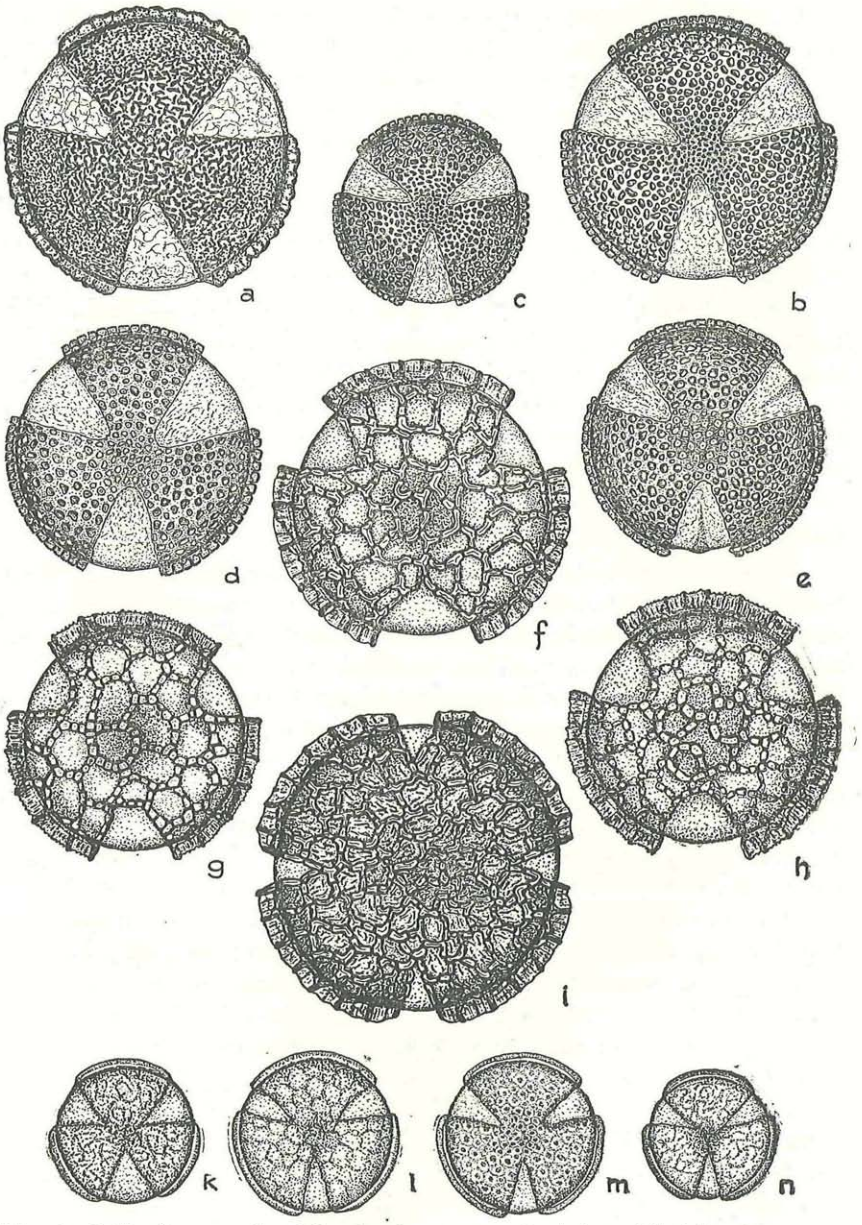

Abb. 6. Pollenformen der Plumbaginaceen und einiger Phytolaccineen. — *Aegialitis annulata* (a), *Ceratostigma abyssinica* (b), *Plumbagella micrantha* (c), *Plumbago pearsonii* (d), *Vogelia africana* (e), *Acantholimon echinus* (f), *Limonium vulgare* (g), *Armeria vulgaris* (h), *Limoniastrum monopetalum* (i). — b—e „*Plumbago*-Typ", f—i „*Armeria*-Typ". — *Anisomeria coriacea* (k), *Phytolocca dodecandra* (l), *Stegnosperma halimifolia* (m), *Macarthuria australis* (n).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

sind, werden deren Pollengrößen erreicht und sogar noch überschritten. Wie bei den *Plumbaginaceae* ist auch bei den *Nyctaginaceae* im Antherenfach nur sehr wenig Pollen vorhanden. Auf die Entwicklung des Pollens wird bei der Besprechung der embryologischen Merkmale noch besonders hingewiesen werden.

Zusammenfassend ergibt sich daraus, daß sich die *Plumbaginaceae* auch bezüglich der Ausbildung ihres Pollens einigermaßen an die Entwicklungszweige der *Euphytolacceae-Stegnospermeae-Molluginaceae* und *Euphytolacceae-Nyctaginaceae* anlehnen.

Über die zytologischen und embryologischen Verhältnisse der *Plumbaginaceae* sind wir durch DAHLGREN 1916 und SCHNARF 1931, 1933 gut unterrichtet. Beide Forscher (vgl. auch MAURITZON 1939) haben auch die Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen der *Plumbaginaceae* mit den *Centrospermae* unter besonderer Berücksichtigung der embryologischen Merkmale behandelt.

Beide Formenkreise weisen zahlreiche, mehr oder weniger übereinstimmende Merkmale auf.

Wie die Samenanlagen der *Centrospermae* sind auch die der *Plumbaginaceae* crassinucellat und mit zwei Integumenten versehen, von denen das innere bedeutend mächtiger als das äußere ausgebildet wird. Die Mikropyle wird nur vom inneren Integument gebildet; das Exostom ist immer sehr weit. Die einzige subepidermale Archesporzelle wird bei fast allen *Centrospermae* wie bei den *Plumbaginaceae* nicht unmittelbar zur Embryosackmutterzelle, sondern scheidet nach oben Deckzellen ab. Das Endosperm entsteht bei den *Plumbaginaceae* und bei allen *Centrospermae* durch freie Zellbildung und wird durch den heranwachsenden Embryo bis auf geringe Reste — bei *Aegialitis* vollkommen — aufgebraucht. Perisperm ist in beiden Formenkreisen — bei den *Plumbaginaceae* allerdings spärlich — vorhanden. Auffallend ist die mächtige Entwicklung des Suspensors der *Plumbaginaceae*; er läßt sich nach DAHLGREN einigermaßen mit dem ähnlich gebauten Suspensor der *Nyctaginaceae* vergleichen. Der einzige Unterschied im „embryologischen Diagramm" der *Plumbaginaceae* und *Centrospermae* ist in der Entwicklung des Embryosackes festzustellen, die bei den *Plumbaginaceae* stark verkürzt ist. Sie sind die einzige Familie, ohne den Normal-Typus (*Polygonum*-Typ nach MAHESHWARI) der Embryosackentwicklung. Während bei den *Staticeae* die Embryosäcke nach dem *Lilium*-Typus (*Fritillaria*-Typ nach MAHESHWARI) gebildet werden, sind die *Plumbageae* durch das Auftreten des stark abgeleiteten und wohl aus dem letzteren hervorgegangenen *Plumbagella*- und *Plumbago*-Typus (vgl. MAHESHWARI 1950) ausgezeichnet. Die Gattung *Aegialitis*, die hinsichtlich ihrer primitiveren Organisation von besonderem Interesse ist, ist bezüglich ihrer Embryologie noch nicht untersucht. Dies stößt insofern auf größere

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Schwierigkeiten, als frisches und vor allem blühendes Material von *Aegialitis annulata* infolge ihres seltenen Vorkommens kaum zu bekommen ist. KARSTEN 1891 hat diese Pflanze schon damals im Malayischen Archipel nicht mehr angetroffen. Die *Centrospermae* weisen gegenüber den *Plumbaginaceae* nur nach dem Normal-Typus gebaute Embryosäcke auf, ausgenommen einen einzigen Fall, wo bei *Mesembrianthemum pseudotruncatellum* der *Lilium*-Typus nachgewiesen werden konnte. Dieser Unterschied im Bau der Embryosäcke fällt nach SCHNARF aber deshalb nicht so sehr ins Gewicht, weil in sehr verschiedenen Angiospermen-Ordnungen da und dort die Entwicklung des weiblichen Gametophyten verkürzt wird.

Auch in der Entwicklung des männlichen Gametophyten sind einige übereinstimmende Merkmale zu verzeichnen. Bei den *Plumbaginaceae* wird im Antherenfach nur eine Reihe von Pollenmutterzellen gebildet, was auch bei den *Centrospermae* (*Nyctaginaceae*) fast immer der Fall ist. Neben der bereits beschriebenen Gestalt der Pollenkörner muß weiterhin ihre Dreikernigkeit angeführt werden, in der die *Plumbaginaceae* besonders mit den niederen *Centrospermae* übereinstimmen.

Wie daraus ersichtlichlich ist, sind auch hier eine Anzahl Merkmale vorhanden, die, um die Worte SCHNARFS zu gebrauchen, „recht gut für eine Verwandtschaft der *Plumbaginales* und *Centrospermae* sprechen".

Es sind jedoch keine Anzeichen vorhanden, welche darauf hindeuten, daß die *Plumbaginaceae* bezüglich ihrer embryologischen Merkmale zu irgendeiner Familie der *Centrospermae* engere Beziehungen aufweisen.

In neuerer Zeit hat TISCHLER 1950 die *Plumbaginaceae* auf Grund ihrer Chromosomenzahlen als Unterreihe *Plumbagineae* zu den *Centrospermae* gestellt. Die bisher untersuchten Arten haben für die *Plumbaginaceae* die Chromosomenzahlen 6, 8, 9 ergeben; diese Zahlen treten auch sehr oft in den Familien der *Centrospermae*, besonders bei den *Portulacaceae*, *Chenopodiaceae* und *Paronychiaceae* auf. Eine definitive Entscheidung über den Wert der Chromosomenzahlen für die Aufklärung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den *Plumbaginaceae* und *Centrospermae* kann jedoch erst dann gefällt werden, wenn auch diejenigen Familien, welche wir als primitive Vertreter der *Centrospermae* ansehen — namentlich die *Phytolaccaceae* und *Molluginaceae* — eingehender daraufhin untersucht worden sind. Eine Überbewertung dieses Merkmales und seine alleinige Heranziehung zur Erklärung verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen weiter entfernten Formenkreisen kann leicht zu ähnlichen Fehlschlüssen führen wie sie z. B. vielfach auf Grund allzu einseitiger Bewertung der Ergebnisse serodiagnostischer Untersuchungen vorgekommen sind.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

3. Ökologische und arealkundliche Verhältnisse

Haben schon die bisher angestellten Vergleiche die enge Verwandtschaft der *Plumbaginaceae* mit den *Centrospermae* offenkundig gemacht, so können endlich noch aus ihrer geographischen Verbreitung und ihren ökologischen Charakteren Rückschlüsse gezogen werden, die zur Klarstellung der Verwandtschaftsverhältnisse beitragen.

Die *Plumbaginaceae* sind besonders als Besiedler xerischer und halischer Standorte bekannt. Sie kommen deshalb vor allem in Steppengebieten (einschließlich Salz- und Hochgebirgs-Steppen) und an den Meeresküsten vor. Ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt in der nördlichen gemäßigten und subtropischen Zone der Alten Welt; er umfaßt vor allem das Mittelmeergebiet und erstreckt sich über die Trockengebiete Vorder- und Zentral-Asiens mit Einschluß der Hochgebirge bis nach Ostasien. Nur die monotypische Gattung *Aegialitis*, der primitivste und daher wohl älteste Typ der *Plumbaginaceae*, kommt als Relikt in den Mangroven der südostasiatischen und australischen Tropen vor.

Von den *Centrospermae* sind es besonders die phylogenetisch jüngeren Familien, nämlich *Chenopodiaceae, Molluginaceae, Ficoidaceae, Paronychiaceae* und *Amaranthaceae*, die ebenso wie die *Plumbaginaceae* hauptsächlich Besiedler xerischer und halischer Standorte sind. Davon stimmen besonders die *Chenopodiaceae* und *Paronychiaceae* in ihren Hauptverbreitungsgebieten mit den *Plumbaginaceae* überein. Zumindest ihrer Hauptverbreitung nach tropisch sind dagegen von den *Centrospermae* die *Phytolaccaceae* und *Nyctaginaceae*.

Aus der Verbreitung der stammesgeschichtlich älteren Typen läßt sich der Schluß ziehen, daß die Entwicklungszentren der *Plumbaginaceae* und *Centrospermae* in den tropischen Gebieten gelegen haben.

Von den tropischen Arealen der primitiven *Centrospermae* ausgehend, haben einige Familien dieser Reihe, z. B. die *Chenopodiaceae* (vgl. auch BUNGE 1880: 1—36 und ULBRICH 1934: 431), *Paronychiaceae* und viele *Portulacaceae* namentlich jene Gebiete besiedelt, die erst in jüngeren geologischen Perioden von ihrer Meeresbedeckung befreit wurden und Festland geworden sind. Entsprechend ihrer weiter oben geschilderten Hauptverbreitung muß dies auch von den *Plumbaginaceae* angenommen werden. Diese Befunde sprechen sehr dafür, daß die höher entwickelten Familien der *Centrospermae* wie auch die Hauptmasse der *Plumbaginaceae* phylogenetisch relativ junge Formenkreise sind.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde eine Klarstellung des natürlichen Verwandtschaftsverhältnisses zwischen den *Plumbaginaceae* und den

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Familien der *Centrospermae* angestrebt. Aus vergleichenden Untersuchungen ergab sich, daß die *Plumbaginaceae* nicht, wie bisher vielfach angenommen wurde, ihren Ausgang von höher entwickelten Formenkreisen der *Centrospermae* genommen haben, sondern, daß der Ursprung des zu den *Plumbaginaceae* führenden Entwicklungszweiges in der Nähe primitiverer Formenkreise, deren Rest die heutigen *Phytolaccaceae* sind, gesucht werden muß.

Überaus zahlreiche Übereinstimmungen zwischen *Plumbaginaceae* und *Centrospermae* in blütenmorphologischen, anatomischen und zytologisch-embryologischen Merkmalen und zum Teil auch in ökologischen und arealkundlichen Verhältnissen berechtigen dazu, die *Plumbaginaceae* als stark abgeleiteten, sympetalen Typ der *Centrospermae* aufzufassen. Sie müssen als phylogenetisch gleichwertig an die Seite der als höher entwickelt erkannten Familien der *Centrospermae* gestellt werden, die als ebensolche Endglieder verschiedener, von primitiven Stammformen ausgehender Entwicklungsreihen zu gelten haben.

Auf Grund dieser engen Verwandtschaftsverhältnisse ist es ohne weiteres möglich, die *Plumbaginaceae* als Vertreter einer eigenen Unterreihe *Plumbaginineae* in die Reihe *Centrospermae* aufzunehmen, falls man die künstliche Gruppe der Sympetalen auflöst.

Im Rahmen der Untersuchungen ergab sich weiterhin, daß die *Caryophyllaceae* in ihrem bisherigen Umfange als diphyletisch entstanden betrachtet werden müssen. Denn die *Paronychioideae* zeigen deutliche Beziehungen zu den *Chenopodiineae* und wurden daher als eigene Familie in diese Reihe mit einbezogen. Die *Alsinoideae* und *Silenoideae* bleiben weiterhin in den *Caryophyllaceae* vereinigt; sie weisen engere verwandtschaftliche Verhältnisse zu den *Molluginaceae* auf und bilden eine eigene Unterreihe *Caryophyllineae.*

Für die *Centrospermae* wird folgende Neueinteilung der Unterreihen und Familien vorgeschlagen: *Phytolaccineae (Phytolaccaceae, Achatocarpaceae, Gyrostemonaceae, Tetragoniaceae, Nyctaginaceae, Molluginaceae, Ficoidaceae)*; *Portulacineae (Basellaceae, Portulacaceae)*; *Chenopodiineae (Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Dysphaniaceae, Paronychiaceae)*; *Caryophyllineae (Caryophyllaceae)*; *Plumbaginineae (Plumbaginaceae)*.

Schrifttum

ADANSON M. 1763. Familles des Plantes, 2. Paris.

BAILLON H. 1887. Monographie des Caryophyllacées, Chénopodiacées, Elatinacées, et Frankéniacées. Histoire des Plantes, 9. Paris.

— 1892. Monographie des Primulacées, Utriculariacées, Plombaginacées, Polygonacées etc. Histoire des Plantes, 11. Paris.

BARNEOUD F. M. 1844. Recherches sur le dévellopement, la structure générale et la classification des Plantaginacées et des Plombaginacées. Compt. rend. 262, Paris.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

BITZEK E. 1928. Der Centrospermenast der Dicotylen. Bot. Arch. 22 (3—4): 257.

BUNGE A. 1880. Pflanzengeographische Betrachtungen über die Familie der Chenopodiaceen. Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg. 7. Sér. 27: 1—36.

COHN F. M. 1913. Beiträge zur Kenntnis der Chenopodiaceen, Flora. 106: 51—89.

DAHLGREN O. 1916. Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales. Kungl. Svensk Vetensk. Akad. Handl. 56 (4): 67.

EICHLER A. W. 1875. Blüthendiagramme. 1. Leipzig.

— 1878. Blüthendiagramme. 2. Leipzig.

ERDTMAN G. 1952. Pollen Morphology and Plant Taxonomy, Angiosperms. Stockholm.

FIEDLER H. 1910. Beiträge zur Kenntnis der Nyctaginaceen. Bot. Jb. 44: 572—605.

FRANZ E. 1908. Beiträge zur Kenntnis der Portulacaceen und Basellaceen. Bot. Jb. 42 (Beibl. 97): 1.

FRIEDRICH H. CHR. 1955. Beiträge zur Kenntnis einiger Familien der Centrospermae. Mitt. bot. Staatssamml. München (12): 56—60.

GRISEBACH H. R. A. 1843—1845. Spicilegium florae rumelicae et bithynicae. Braunschweig.

HALLIER H. 1901. Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren und Ebenales, den polyphyletischen Ursprung der Sympetalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt. Abhandl. Geb. Naturwiss. 16: 1—112.

HARMS H. 1934. *Centrospermae*. In: Nat. Pfl. Fam. 2. Aufl. 16 c: 1—6.

HEIMERL A. 1934. *Nytaginaceae* und *Phytolaccaceae*. In: Nat. Pfl. Fam. 2. Aufl. 16 c.

KARSTEN G. 1891. Über die Mangrove-Vegetation im Malayischen Archipel, eine morphologisch-biologische Studie. Bibl. bot. 5 (22): 30—31.

LEINFELLNER W. 1953. Die basiläre Plazenta von *Plumbago capensis*. Österr. bot. Z. 100 (3): 426.

LEONHARDT R. 1951. Phylogenetisch-systematische Betrachtungen II, Gedanken zur systematischen Stellung, bzw. Gliederung, einiger Familien der Choripetalen. Österr. bot. Z. 98 (1—2): 1.

LÜDERS H. 1907. Vergleichende Untersuchungen über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm. Bot. Jb. 40 (Beibl. 91): 1.

MAHESHWARI P. 1950. An Introduction to the Embryology of Angiosperms. New York.

MATTFELD J. 1938. Das morphologische Wesen und die phylogenetische Bedeutung der Blumenblätter. Ber. dtsch. bot. Ges. 56: 86.

MAURITZON J. 1939. Die Bedeutung der embryologischen Forschung für das natürliche System der Pflanzen. Lunds Univers. Arsskr. N. F. Avd. 2. 35 (15): 1.

MAURY M. P. 1886. Etudes sur l'organisation et la distribution géographique des Plombaginacées. Ann. Sci. nat. Sér. 7. 4: 1—134.

METCALFE C. R. & CHALK, L. 1951. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

MÜLLER K. 1909. Beiträge zur Systematik der Aizoaceen. Bot. Jb. 42 (Beibl. 97): 54.

PAX F. 1886. Literaturbericht. In: Bot. Jb. 8 (2): 59.

— 1894. *Portulacaceae*. In: Nat. Pfl. Fam. 3/1 b.

— 1927. Zur Phylogenie der Caryophyllaceen. Bot. Jb. 61: 223—241.

— & HOFFMANN K. 1934. *Caryophyllaceae*. In: Nat. Pfl. Fam., 2. Aufl. 16 c.

PAYER J. B. 1857. Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris.

PFEFFER W. 1872. Blüthenentwicklung der Primulaceen und Ampelidaceen. Jb. wiss. Bot. 7: 194.

RADLKOFER L. 1884. Ein Beitrag zur africanischen Flora. Abh. naturw. Ver. Bremen. 8: 369.

SCHAEPPI H. 1936/37. Zur Morphologie des Gynaeceums der Phytolaccaceen. Flora 131: 41—59.

SCHNARF K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin.

— 1933. Die Bedeutung der embryologischen Forschung für das natürliche System der Pflanzen. Biol. Gen. 9 (2. Hälfte): 271.

SOLEREDER H. 1899. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart.

SUESSENGUTH K. 1938. Neue Ziele der Botanik. München—Berlin.

TIEGHEM P. VAN. 1900. Sur les prétendues affinités des Plombaginacées et des Primulacées. Bull. Mus. d'Hist. nat. 6 (3): 131.

TISCHLER G. 1950. Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Den Haag.

TROLL W. 1928. Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin.

ULBRICH E. 1934. *Chenopodiaceae*. In: Nat. Pfl. Fam., 2. Aufl. 16 c.

WALTER H. 1906. Die Diagramme der Phytolaccaceen. Bot. Jb. 37 (Beibl. 85): 1.

— 1906. *Phytolaccaceae*. In: Das Pflanzenreich 4 (83).

WETTSTEIN R. 1935. Handbuch der Systematischen Botanik. 4. Aufl. Leipzig—Wien.

WYDLER H. 1878. Zur Morphologie, hauptsächlich der dichotomen Blütenstände. Jb. wiss. Bot. 11: 313—379.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1956

Band/Volume: 6_3_4

Autor(en)/Author(s): Friedrich Hans Christian

Artikel/Article: Studien über die Verwandtschaft der Plumbaginales und Centrospermae. 220-263