

Sind die Luzuriagoideen wirkliche Liliaceen oder haben die Ericales und Ternstroemiales organphylogenetisch und stammesgeschichtlich Beziehungen zu primitiven Liliifloren?

Autor(en): **Schlittler, J.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **75 (1965)**

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-52755>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Sind die Luzuriagoideen wirkliche Liliaceen oder haben die Ericales und Ternstroemiales organphylogenetisch und stammesgeschichtlich Beziehungen zu primitiven Liliifloren?

(Mitteilungen aus dem Botanischen Museum der Universität Zürich, Nr. 229)

Von *J. Schlittler*

Botanischer Garten, Zürich

Manuskript eingegangen am 30. August 1965

In meiner Schrift «Vorläufige Mitteilungen über die organphylogenetischen Zusammenhänge der wichtigsten Grundgestalten bei den Monokotyledonen mit spezieller Berücksichtigung der Liliaceen...» (1955) ist einleitend bemerkt: «Weitere Merkmalstendenzen und die geographische Verbreitung der Luzuriagoideen von Australien über Neuseeland bis ins südlichste Südamerika lassen die Vermutung aufkommen, dass sie aus einer weit zurückreichenden gemeinsamen Wurzel mit den Epacridaceen entstanden sind, welche letztere geographisch und morphologisch gesehen als ein eventuelles Verbindungsglied zu den in Ostasien entwickelten Rhododendren und Theen in Frage kommen...» Während mehrerer Jahre durchgeführte detaillierte Untersuchungen, welche die Morphologie, Anatomie, Biologie, Ökologie und Arealgeographie der Ericales, Luzuriagoideen, Theaceen und verschiedener Guttiferen betreffen, haben diese Vermutung in der Hinsicht zur Gewissheit werden lassen, dass die Ericales und die genannten Sippen sich im Zusammenhang mit solchen Liliifloren entwickelt haben müssen, die teilweise dikotyledone Züge in ihrer Organisation zeigen (Luzuriagoideen, Herrerioideen, Asparagoideen, Smilacoideen, Melanthioideen). Wie diese in den einzelnen Gebieten sehr frühzeitig eine spezielle Entwicklung genommen und sich zu Unterfamilien isoliert haben, so haben auch die Ericales ihren eigenen Weg eingeschlagen. Die Ericales, so wie sie jetzt an den Anfang der Sympetalen gestellt sind, nehmen unter diesen etwa eine gleiche Sonderstellung ein wie die Polygonales oder Aristolochiales innerhalb der Choripetalen oder die Dioscoreaceen und Araceen unter den Monokotyledonen.

Ericales und Liliifloren sind zweifellos sehr alte Pflanzengruppen. Letztere bilden den Grundstock für den grössten Teil der als Monokotyledonen zusammengefassten Familien. Als sehr abweichende Unterfamilie fallen innerhalb der Liliaceen die Luzuriagoideen auf. Habituell, bei genauerer Untersuchung aber auch in zahlreichen andern Merkmalen, sind sie

stark dikotyl orientiert; äusserlich erinnern sie sogar an *vaccinium*artige oder *andromeda*ähnliche Formen (vgl. *Ceratostemma*). Gleich stark sind sie andererseits mit den Monokotyledonen gekoppelt. Jedenfalls ist für sie die Mischung monokotyler und dikotyler Merkmale kennzeichnend. Gerade diese Mischung hat den Anreiz zu einer genaueren Untersuchung gegeben, denn man kann sich fragen: Haben die Liliaceen in Luzuriaga, Lapageria und Philesia einen Ast mit ericoiden Merkmalen entwickelt, oder sind mit diesen drei Gattungen abweichende Ericales zu den Liliaceen gereiht worden?

Viele Entwicklungszüge, sowohl im vegetativen wie im reproduktiven Teil, lassen sich zwischen den Luzuriagoideen, Ericales und Theaceen sozusagen ohne Unterbruch verfolgen und führen innerhalb der Ericales weiter bis zu den abgeleitetsten, den Vaccinioideen. Manche Gattungen der Ericales sind den Luzuriagoideen so ähnlich, dass eigentlich nur die vier- oder fünfzählige, verwachsene Blütenhülle und der unterständige Fruchtknoten als unterscheidend zu den lilioid orientierten Luzuriagoideen ins Gewicht fallen. Aber gerade bezüglich Blütenhülle und Frucht herrscht unter den Ericales und Theaceen keine Einheitlichkeit, sondern es ist ein grosser Spielraum vorhanden.

Die ältere Systematik zeigt uns die Monokotyledonen und Dikotyledonen als zwei scharf getrennte Klassen. Zahlreiche neuere Studien haben jedoch gezeigt, wie dieses Bild verschleiert wird, und einen weitem Beitrag dazu liefern die Beziehungen der Luzuriagoideen zu den Ericales und Theaceen. In dieser kurzen, vorausgreifenden Mitteilung sei nur auf einige generelle Zusammenhänge hingewiesen, die sich aus der primären Hauptmethode der Untersuchung, der vergleichend-morphologischen, ergeben, unter spezieller Berücksichtigung der organphylogenetischen Zusammenhänge.

Entwicklungstendenzen

Laubblatt

Unter den Laubblättern sind innerhalb der Luzuriagoideen der parallelnervige (Luzuriaga), der bogennervige (mit 3 bis 7 Längsnerven, Lapageria) und der einnervige (mit feinen fiederig abgehenden Seitennerven, Philesia) Blatttypus verwirklicht. Diese Nervaturformen lassen sich alle auseinander ableiten, indem entweder die Zahl der Längsnerven abnimmt und gleichzeitig die Queranastomosen zahlreicher werden und sich verstärken oder indem die Längsnerven in der Mittellinie des Blattes zu einem einzigen kräftigen Mittelnerv zusammengerafft werden und je nachdem von diesem bald tiefer, bald höher die Sekundärnerven fiederartig abgehen.

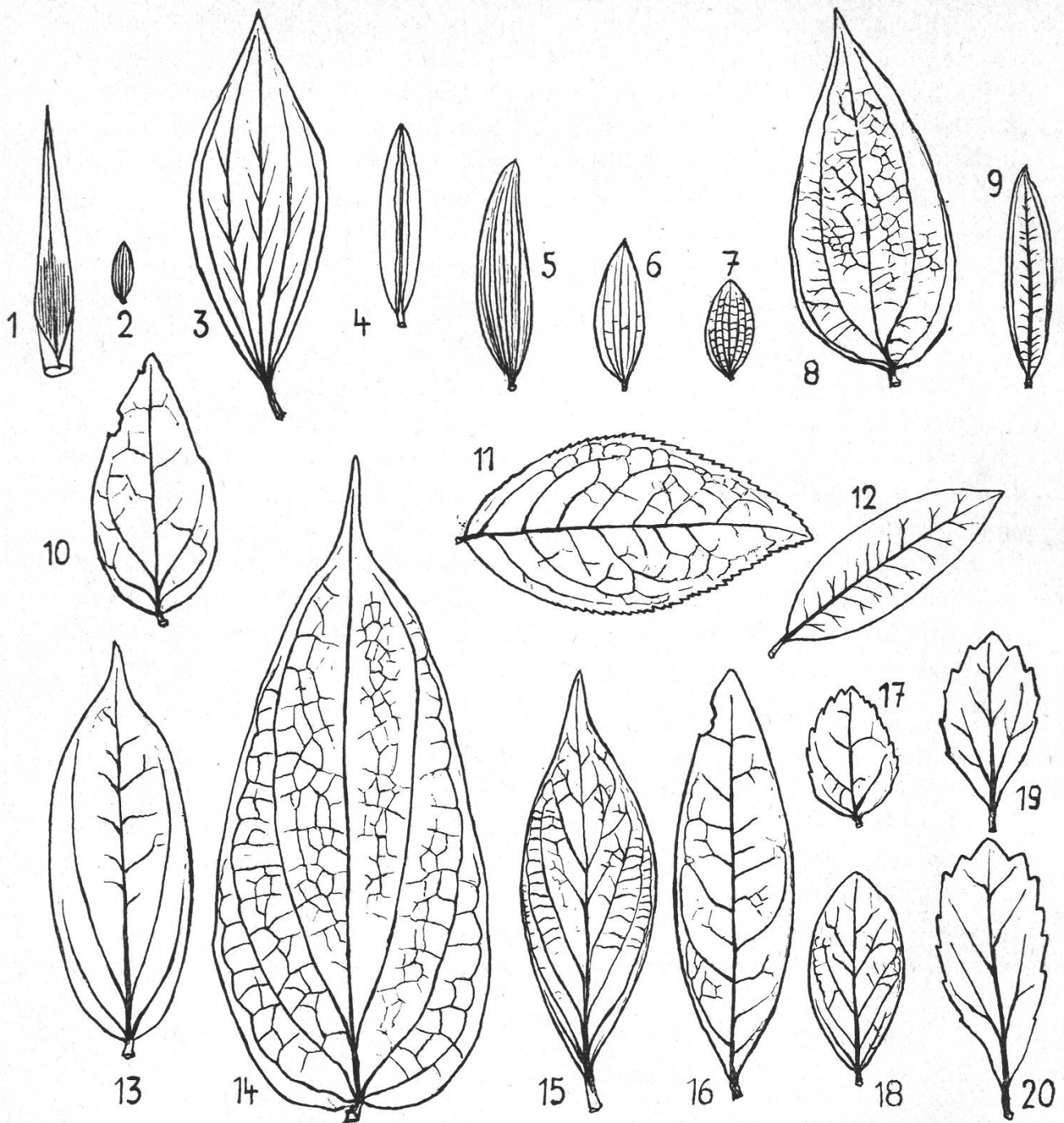


Abbildung 1

Blattformen und Nervaturtypen: 1 bis 3 *Epacridaceen*, 1 *Richea* (ähnlich *Dracophyllum*), 2 *Trochocarpa disticha* Spreng., 3 *Trochocarpa laurina* R.Br., 4 *Empetraceae*, *Empetrum*, 5 bis 9 *Luzuriagoideae*, 5 *Luzuriaga radicans* Ruiz et Pav., 6 *Luzuriaga marginata* (Gärtn.) Benth. et Hook. f., 7 *Luzuriaga erecta* Kunth, 8 *Lapageria rosea* Ruiz et Pav., 9 *Philesia buxifolia* Lam., 10 bis 20 *Ericaceae*, 10 *Macleania cordata* Lem. (ähnlich *Ceratostemma*), 11 *Leucothoë racemosa* (L.) A.Gray, 12 *Agauria* spec. (ähnlich *Lyonia*), 13 *Cavendishia* spec., 14 *Cavendishia callista* J.D.Smith, 15 *Agapethes floribunda* G. Don, 16 *Agapethes saligna* Benth. et Hook. f., 17 *Gaylussacia brachycera* Torr. et Gray, 18 *Gaylussacia frondosa* Torr. et Gray, 19 und 20 *Wittsteinia vaccinaea* F. v. Muell.

Dieser Übergang vom monokotyledonen (parallelnervigen) zum dikotyledonen (netzernervigen) Blatt mit ausgesprochenem Mittelnerv bis zum einnervigen ericoid-nadelförmigen Blatt lässt sich von den Luzuriagoideen aus bis zu den Ericales und auch bei den Ternstroemiales verfolgen. Die Epacridaceen (jedenfalls einzelne Gattungen, wie *Dracophyllum*, *Richea*) gehen insofern noch zu einem stärker als bei den Luzuriagoideen ausgeprägten monokotyledonen Blattypos über, indem bei ihnen das sogenannte «Blatt» nur der Basalpartie (Scheidenpartie) einer ganzen Blattanlage entspricht, genau wie dies für die typischen Liliaceen bezeichnend ist.

Blütenstände (s. Abb. 3)

Als Grundform müssen wir in diesem Verwandtschaftskreis ein von Laubblättern durchsetztes blühendes Sprosssystem annehmen, bei dem aus den Achseln der Blätter sowohl gewöhnlich gestielte Blüten als auch belaubte, mit Blüten versehene Seitenzweige produziert werden. In der Folge grenzt sich die florale Partie stärker von der vegetativen Region ab, indem anstelle der laubigen Tragblätter kleinere Hochblätter (bei den Ericales oft mit paralleler Nervatur) treten oder sich zwischen die Laubblatt- und Blütenregion ein Schuppenblattkomplex einschaltet, der nicht selten die Rolle eines Knospenschutzes übernimmt. Auf diese Weise bildet sich ein vorerst rispenartiger Blütenstand heraus. Besonders bei denjenigen Vertretern, die in Gegenden mit saisoniertem Klima leben, bilden die Hochblätter sich zu Schutzorganen (Knospenschuppen) um, die z. B. bei *Rhododendron* eine ganze Infloreszenz oder bei *Camellia* eine einzelne Blüte (verarmte Infloreszenz) umhüllen.

Meistens fallen diese Knospenschuppen bei der Entfaltung ab. Je mehr die Infloreszenz jedoch reduziert ist, um so eher sind diese Blätter persistent und beginnen die Rolle eines Kelches um die Einzelblüte zu spielen (*Camellia*).

Es lässt sich innerhalb der genannten Verwandtschaftskreise leicht verfolgen, wie die Infloreszenzen immer mehr verarmen und zuerst in Blütenstände übergehen, die in den Tragblattachseln noch verlängerte Seitenzweige mit traubig ansitzenden Blüten entwickeln. Diese Seitenzweige reduzieren sich dann bis auf je eine Einzelblüte, der bestenfalls noch einige Schuppenblättchen vorausgehen. Aber auch an dem zur einfachen, endständigen Traube gewordenen Blütenstand beginnt sich die Hauptachse zu verkürzen, bis entweder unter der wenigblütig gewordenen Infloreszenz oder gar unter der davon noch übriggebliebenen Einzelblüte nur noch ein Stiel mit mehr oder weniger zahlreichen Schuppenblättern vorhanden ist. Diese Hochblattschuppen stehen bald wechsel-, bald

quir-, bald zu zweien gegenständig. Hauptsächlich in letzterm Fall spricht man von Vorblättern. Diese stehen je nachdem bald in der Mitte des Stieles oder seiner Basis oder Spitze genähert. Sind es Wirtel von Hochblättern, die noch chlorophyllhaltig sind und an die Blüte herandrücken, so entsteht z. B. ein Aussenkelch (*Calluna*). Verkümmern dagegen z. B. bei gegenständiger Stellung die am Stiel stehenden Hochblätter, so setzt in verschiedenem Grade die Entwicklung zur Artikulation der Blüte ein (s. Schlittler, 1953).

Wenn wir die Entwicklung der Infloreszenzen im Laufe der Zeit verfolgen, so erkennen wir, dass darin schon früh die Neigung zum Sterilbleiben der tiefer stehenden Schuppenblätter auftritt, d. h. ihre Achseln bleiben ohne Blütenanlagen. Dieser Zug greift in der Infloreszenz nach oben, bis schliesslich nur noch die Terminalblüte zur Ausbildung gelangt (*Luzuriaga*, *Lapageria*, *Philesia*, *Epacridaceen*, *Pirolaceen*, *Camellia*, bei *Rhododendron* allerlei interessante Übergänge).

Noch auf einen etwas anders verlaufenden Entwicklungszug sei kurz hingewiesen. Wie bei den Blütenständen dieser Verwandtschaftsgruppen einerseits die Achsen zweiten und höhern Grades sich verkürzen können, so kann andererseits auch eine Verkürzung der Hauptachse eintreten, woraus dann mehr oder weniger doldige, doldentraubige Blütenstände resultieren, an denen die oft verhältnismässig lang bleibenden Blütenstiele fast aus einem Punkt zu entspringen scheinen (z. B. *Pirolaceen*, *Rhododendron*, *Camelliaceen*).

Gliederzahl der Blütenhülle

Die Zahl der die Hülle zusammensetzenden Glieder ist innerhalb der hier betrachteten Pflanzensippen sehr schwankend. Zweigliedrig sind die Blüten bei *Sympieza*, *Herreria* aufgebaut, dreigliedrig bei den *Luzuriagoideen*, *Empetraceen* und unter den *Ericales* bei *Tripetaleia*, *Elliottia*, viergliedrig bei *Calluna*, fünfgliedrig bei *Ledum*, *Cladothamnus*, sechs- bis siebengliedrig bei *Bejaria*. Diese Gattungen deuten den Bereich an, innerhalb dessen die Blattzahl der einzelnen Blütenhüllwirtel schwanken kann. In den einzelnen Unterfamilien ist alsdann eine Stabilisierung zustande gekommen, welche bei den *Luzuriagoideen* auf der Dreizahl stehen geblieben ist (was wohl für ihre Einordnung unter die *Liliaceen* ausschlaggebend gewesen ist), bei den *Pirolaceen*, *Epacridaceen* und *Ericaceen* ist die Vier- und Fünzfahl in den Wirteln konstant geworden. Die *Camelliaceen* zeigen das primitivste Verhalten, angelehnt an manche *Guttiferen*, da die Hülle zwischen der Viel- und der Fünf- und Vierzahl schwankt. Die *Empetraceen* hat man trotz der Dreigliedrigkeit der Hülle zu den *Dikotyledonen* gezogen.

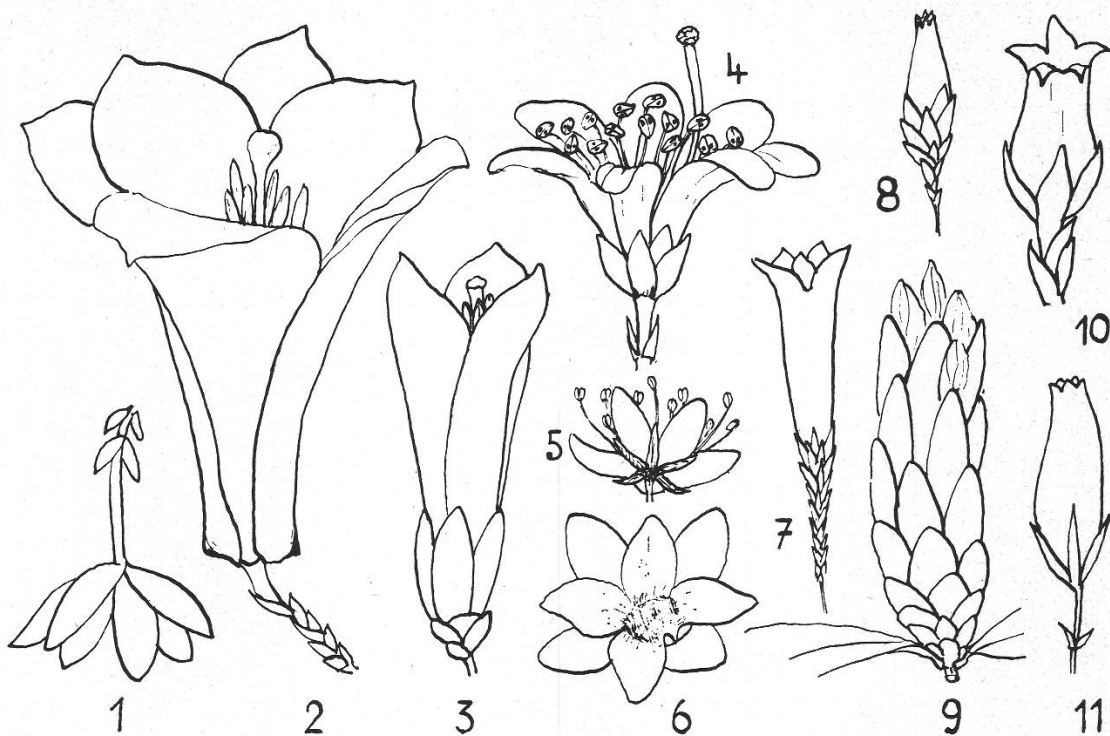


Abbildung 2

Blütentypen: Sie zeigen den engen Zusammenhang zwischen den Blütenhüllen, ferner den gleitenden Übergang zwischen der mehrgliedrigen und dreigliedrigen Blüte und die Beziehungen zwischen der Schuppenblatthülle der Infloreszenz und der Einzelblüte: 1 *Luzuriaga erecta* Kunth, 2 *Lapageria rosea* Ruiz et Pav., 3 *Philesia buxifolia* Lam., 4 *Bejaria grandiflora* H. B. et Kth. (nach Engler), 5 *Leiophyllum buxifolium* Ell., *Calluna vulgaris* Salisb. (nach Engler), 7 und 8 *Epacris*arten, 9 Infloreszenzknospe von *Rhododendron* (nach Engler), 10 und 11 *Erica*blüten.

Perigon, Kelch und Krone

Besonders aufschlussreich für die verwandtschaftlichen Beziehungen ist die Differenzierung der Blütenhülle selbst. Sie lässt deutlich erkennen, wie eng das aus zwei dreigliedrigen, gleichförmigen Kreisen bestehende Perigon der Liliifloren mit der in Kelch und Krone gegliederten Hülle der Dikotyledonen verknüpft ist.

Beginnen wir mit dem typischen Perigon, wie es bei *Luzuriaga* und *Lapageria* verwirklicht ist, und vergleichen damit die Blütenhülle von *Philesia*, bei welcher der äussere dreiblättrige Hüllkreis, obwohl noch mehr oder weniger corollinisch gefärbt, doch viel kürzer ist als der innere. Es zeichnet sich hier deutlich die Tendenz zur Verkelchung ab. Sehen wir ungeachtet dessen, ob die Zahl der Blütenhüllglieder drei, vier oder fünf ist, die *Ericales* und *Ternstroemiales* daraufhin an, so begegnen wir vielen Gattungen mit mehr oder weniger corollinischen Kelchen, die zu solchen mit typisch grünen Kelchen in enger Verwandtschaft stehen. Zusammenfassend betrachtet, gehen die verschiedenen Blütenhülletypen lückenlos ineinander über.

Kelch (s. Abb. 3)

Sehr deutlich erkennt man in diesen Verwandtschaftskreisen, wie die Kelchblätter aus Hochblättern entstanden sind und, wo sie in Vielzahl (*Camellia*) auftreten, als sterile (nicht blütentragende) Brakteen (Knospenschuppen) aufzufassen sind.

Sie treten uns in den Knospen mit verschiedener Deckung (Ästivation) entgegen, sind aber durch Übergänge deutlich miteinander verbunden. Ebenso allmählich erfolgt der Übergang von der Chorisepalie zur Synsepalie, ferner vom hypogynen zum perigynen und epigynen Kelch. Dabei nimmt der Kelch immer engere Beziehungen zu dem in seine Höhlung versinkenden Fruchtknoten auf und führt zu dessen Berindung.

Für die Beurteilung der sippensystematischen Zusammenhänge gehen wir am besten von einem phlesiaähnlichen Blütentypus mit sepaloidem Kelch, also von di- und monokotylen Merkmalen aus, von dem sich nach der einen Seite die perigoniale Blüte der Monokotyledonen, nach der andern Seite die in Kelch und Krone differenzierte dikotyledonenhafte Blüte entwickelt hat. Jedenfalls sind diejenigen Blüten, welche einen grünen, assimilationsfähigen Kelch besitzen, also einen Kelch, welcher dem Laubblatt nahe steht, als primitiver zu werten als diejenigen mit corollinischem, rot, gelb oder weiss gefärbtem Kelch. Das Perigon ist demnach abgeleiteter als die mit grünem Kelch versehene Blütenhülle.

Für die Betrachtung der weitem Umgestaltungen des Kelches wollen wir uns hier nur auf die Ericaceen beschränken. Wir können folgende Stufen feststellen:

- a) Kelch aus fast getrennten oder verwachsenen Blättchen bestehend, ohne Kontakt zum Fruchtknoten und zur Krone, nach der Blütezeit sozusagen unverändert. Bei diesen Gattungen ist die Krone immer abfällig nach dem Welken. Dazu gehören: *Arbuteae*, *Enkianthus*, *Cassiope*, *Leucothoë*, *Andromeda*, *Lyonia*, *Agauria*, *Oxydendron*, *Orphanidesia*, *Epigaea* u. a.
- b) Kelch ganz frei vom Fruchtknoten, zur Fruchtzeit wenig vergrößert, trockenblättrig, eine Beerenkapsel umgebend: *Pernettia*.
- c) Kelch ganz frei, aber fleischig auswachsend und die Kapsel umhüllend: *Gaultheria*.
- d) Kelch frei oder in seinem untern Teil dem Fruchtknoten angewachsen und die Kapsel fleischig umhüllend: *Diplycosia*.
- e) Kelch dem Fruchtknoten angewachsen, letzterer nur mit der Spitze aus der Hülle hervorstehend: *Chiogenes*.
- f) Kelch dem Fruchtknoten angewachsen, Frucht vom stehenbleibenden Kelch gekrönt: *Wittsteinia*.

g) An *Wittsteinia* schliessen sich die *Vaccinioideen* mit typisch unterständigem Fruchtknoten an. Kelchzipfel verkümmern.

Bezeichnend für die *Ericales* ist, dass die Unterständigkeit des Fruchtknotens auf ähnliche Weise, nämlich vorerst durch Einsinken in die Blütenhülle unter spärlicher Beteiligung von Achsengewebe, wie bei vielen den *Liliaceen* verwandten *Monokotyledonen* (*Amaryllidaceen* u. a.) erreicht wird. Auf fast gleiche Art erfolgt die Berindung des Fruchtknotens bei den *Theaceen*, soweit sie mehr oder weniger unterständige Fruchtknoten aufweisen, nur dass anscheinend das Achsengewebe sich etwas stärker beteiligt. Gerade in diesem Versenkungsmodus liegt viel Gemeinschaftliches.

Wenn wir kurzweg von einem Versinken des Fruchtknotens im Kelch und einer Berindung durch diesen sprechen, so ist selbstverständlich organphylogenetisch der Weg nicht ganz so einfach gewesen, sondern an der Berindung nehmen auch der Staminal- und Krontubus teil. Wir erkennen den so beschrittenen Weg überall deutlich, indem schon bei den *Theaceen* die Staubblätter in den Blüten einzelner Gattungen zur Röhre verschmolzen oder dem Grunde der Krone angewachsen sind. Aber die Gewebe dieser Organkomplexe (Staminaltubus und Krontubus) werden, organphylogenetisch gesehen, während der weitem Entwicklung in der Verwachsungszone abgeschwächt, verdünnt, gewissermassen ausgequetscht, ontogenetisch überhaupt kaum nachweisbar ausgebildet, nach dem Prinzip, wie wir es überall erkennen, wo ein äusseres Organ, hier der Kelch, den Schutz übernimmt, respektive schon früh den Raum begrenzt und eine Entwicklung der innern Gewebemassen einschränkt. Nur unter diesen organphylogenetischen Voraussetzungen sehen wir gewissermassen den Fruchtknoten im Kelch versinken, wobei am unterständigen Fruchtknoten in seinem untern Teil bisweilen noch Achsengewebe hinzutritt. Kurz zusammengefasst: Wir erkennen beim Kelch und seinen Beziehungen zum Fruchtknoten folgende Entwicklungsstufen:

Kelchblätter in Vielzahl

Kelchblätter in geringer Zahl

Kelchblätter in einen Kreis rückend

Kelchblätter seitlich miteinander verwachsend

Kelchblätter nehmen Kontakt mit dem Fruchtknoten auf unter
Minderung der innern Gewebe

Kelchblätter umhüllen den Fruchtknoten

Kelchblätter ganz epigyn, Tendenz zu ihrer Reduktion

Achsengewebe beteiligt sich an der Berindung

Krone (s. Abb. 3)

Wie eng die Kelch-Kron-Hülle der Dikotyledonen mit dem Perigon der Monokotyledonen verknüpft ist, haben wir vorhin gesehen. Wir brauchen uns nur noch die Entwicklungsstufen, welche die Korolle durchgemacht hat, näher anzusehen. Die primitiven Korollen (z. B. *Camellia*) zeigen eine mehr oder weniger unbestimmte Gliederzahl. Mit der Abnahme der Kronblattzahl (*Bejaria* 6–7, andere *Ericales* 5, 4, 3 oder 2 in einem Wirtel) nähert sich die Stellung immer mehr einem Kreise, wodurch die Vorbedingungen für das Verwachsen der Kronblätter zu einer schalen-, trichter- oder röhrenförmigen Blüte geschaffen werden.

Die Beziehungen der Krone zum Fruchtknoten, so wie solche oben als Voraussetzung für dessen Unterständigwerden geschildert wurden, zeigen sich ausser im morphologischen vor allem auch im biologischen Verhalten der Blütenhülle, z. B. nach dem Abblühen. Wir erkennen folgende Stufen organphylogenetischer Entwicklung:

1. Blumenblätter frei, rasch abfallend: *Ledaeae*
2. Blumenblätter miteinander verwachsen
 - a) beim Welken die Krone als Ganzes sich am Grunde ringförmig ablösend: übrige *Ericales*, *Camellia*
 - b) Krone beim Welken bleibend, den Fruchtknoten umhüllend: *Ericoideae*

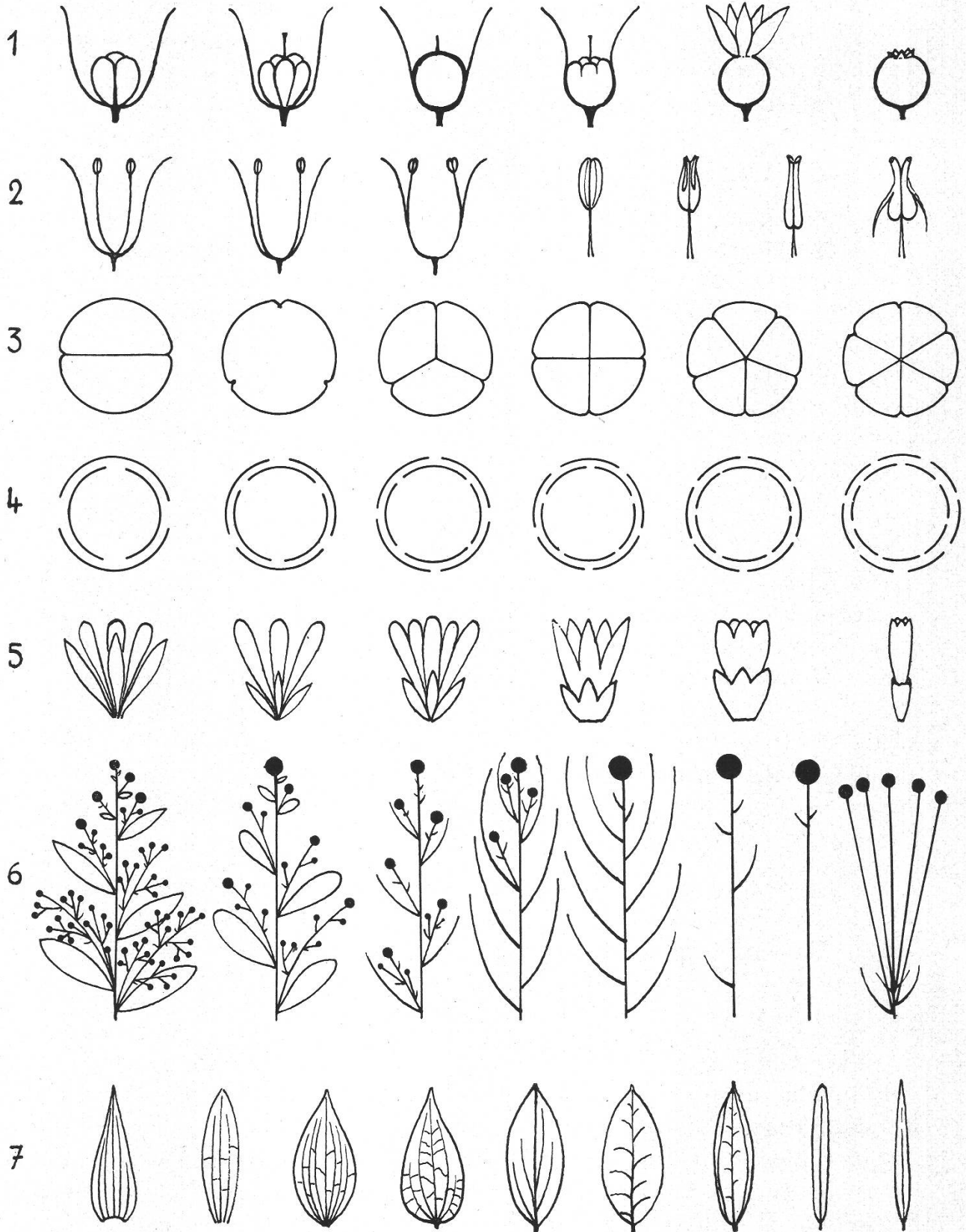
Staubblätter (s. Abb. 3)

Sowohl bei den zurzeit den Monokotyledonen zugezählten *Luzuriagoideen* wie bei den Vertretern der *Ericales* sind die Staubblätter gleichzählig den zwei Blütenhüllkreisen. Bei den *Theaceen*, die auf niedrigerer Organisationsstufe stehen, sehen wir dagegen, wie aus der Vielzahl des *Androeceums* heraus dieses bestimmte Zahl- und Organisationsverhältnis in der Blüte entsteht. Bei den *Camellien* und ihren verwandten Gattungen sind die Staubblätter mehrheitlich in unbestimmter Zahl vorhan-

Abbildung 3

Organphylogenetische Entwicklungslinien: Horizontal, 1 Versenkung des Fruchtknotens in den Kelchachsenkomplex, 2 Verwachsung zwischen *Androeceum* und Krone und Beziehungen zwischen einigen Staubblattformen, 3 Fruchtknotentypen, einfächerig, gefächert mit Beteiligung von je zwei bis sechs Fruchtblättern, 4 Blütenhüllen (zwei- bis siebenzählig), 5 Perianthentwicklung, Differenzierung in Kelch und Krone und schrittweise Verwachsung der Kelch- und Kronblätter je unter sich, 6 Differenzierung der Infloreszenz, Herausbildung des Deckschuppenkomplexes durch das Ausbleiben der Blüten in den Achseln der tiefern Blätter. Die Schuppen umgeben im primären Zustand eine ganze Infloreszenz, im abgeleiteten Zustand nur noch eine Einzelblüte. Endphase ist die Blüte mit nur zwei Vorblättchen oder mit Gliederstelle, 7 Zusammenhänge zwischen den Blattformen aufgrund der Nervatur

den, treten dann bei gewissen Gattungen (Stachyurus) in doppelter Zahl der Kronblätter auf und sind bei Pentaphylax und Pelliciera in gleicher Zahl wie die Kronblätter vorhanden. Die Staubblätter sind bald unter



sich frei, bald unter sich verwachsen, bald nicht oder nur an der Basis, bald aber auch höher hinauf der Krone angeheftet. Die Verwachsung der Staubblätter unter sich oder mit der Krone eilt der Zahlreduktion bald etwas voraus oder hinkt hintennach.

Wie oben schon erwähnt, ist das Verwachsen des Kron- und Staminaltubus, organphylogenetisch gesehen, der Berindung des Fruchtknotens durch den Kelch vorausgeeilt unter steter Minderung des Kron- und Staubblattgewebes in der betreffenden Verwachsungszone.

Ebenso lassen sich in diesen Verwandtschaftskreisen in der Entwicklung und Gestaltung der Antheren (auch in der Pollenentwicklung) gemeinsame Züge finden, so vom longiciden zum poriciden Aufspringen der Antheren, sowohl im monokotylen wie im dikotylen (Ericales, Theaceen) Bereich. Selbst die Haarbildungen an den Staubfäden und die für die «Bicornes» so bezeichnenden Staubblattanhängsel lassen sich, wenn auch nicht bei den Luzuriagoideen selbst, so doch in dem mit ihnen in Beziehung stehenden Verwandtschaftskreis der Asphodeloideen (Arthropodium, Dianella, Stypandra und andern Gattungen) in ähnlicher Weise wiederfinden.

Fruchtknoten, Frucht

Der Übergang vom ungefächerten mehrkarpelligen zum dreikarpelligen Fruchtknoten mit wandständiger Plazentation zum teilweise oder ganz gefächerten Fruchtknoten bis zu dem mit zentraler Achsensäule versehenen Fruchtknoten vollzieht sich in so elegant verknüpften Übergängen, dass nicht der eine oder andere Fruchttypus isoliert betrachtet werden kann, selbst wenn er in der einen oder andern Untergruppe der vorwiegende ist. Ähnlich steht es mit den Dehiszenzmechanismen, die vom einfachen Aufspringen zu immer komplizierteren, aber auseinander ableitbaren Dehiszenzformen führen.

Die Entwicklung von Fruchtknoten und Frucht soll nachstehend im Rahmen einiger Familien und in Verbindung mit andern nebenher laufenden Entwicklungszügen betrachtet werden.

Luzuriagoideae

Bei *Philesia* und *Lapageria* haben wir ein einfächeriges Ovar mit drei wandständigen Plazenten und je vielen Samenanlagen. Die Frucht reift zu einer Beere mit kugeligen bis eiförmigen Samen. Aus diesem primitiven Fruchttypus hat sich die mit komplizierten Dehiszenzen versehene Kapsel der Ericales über verschiedene Zwischenstufen entwickelt.

Pirolaceae

Sie haben einen einfächerigen bis vollkommen gefächerten Fruchtknoten mit sehr vielen Samenanlagen. Daraus entwickelt sich eine Frucht mit sehr vielen feinen Samen. Die Frucht nimmt in ihrer Organisation eine Mittelstellung ein, welche durch andere Blütenmerkmale unterstrichen wird, wie durch den Übergang zwischen Fünf-, Vier- und Dreizähligkeit (*Cheilotheca*), den Übergang zwischen freiblättriger und verwachsenblättriger Krone. Die Blütenstände zeigen die Stufen der traubigen und doldigen Anordnung bis zur Einzelblüte, welche als letzter Rest eines Blütenstandes zu deuten ist.

Clethraceen

Auch die Blüten dieser Familie zeigen in etwas anderer Weise den Übergang von der für die Monokotyledonen so charakteristischen Dreizähligkeit zu der für die Dikotyledonen so bezeichnenden Fünzfähligkeit, indem der Fruchtknoten im Gegensatz zu den fünfzähligen übrigen Organkreisen der Blüten nur dreizählig ist. Primitiv erscheint dieser Fruchtknoten noch durch den in drei Äste geteilten Griffel, erinnernd an Gattungen aus den Theaceen (*Archytaea*). Die daraus sich entwickelnde Kapsel hat dagegen schon das fortgeschrittene ericoide Stadium erreicht, indem sie gefächert ist, eine Mittelsäule aufweist (Zentralplazenta), klappig aufspringt, wobei die Scheidewände von der Mittelsäule sich trennen und auf der Klappenmitte stehenbleiben. Die Kapsel ist weiter entwickelt als diejenige von *Camellia*.

Ericales

Unter den Ericaceen ist besonders die Tribus der Ledeen interessant, die, obwohl eine Einheit bildend, doch Gattungen aufweist, welche, wie etwa *Tripetaleia* und *Elliottia*, deutlich an den *Pirola*- und *Chimaphila*-typus erinnern, während *Cladothamnus* Merkmale zeigt, welche auf daphneartige Vertreter der Magnoliales hinweisen und andererseits aus *Bejaria* deutlich die Beziehungen zu *Rhododendron* sprechen. Diese Verwandtschaftsgruppe zeigt fünf- und dreizählige Blüten, hat zudem noch die an die *Luzuriagoideen* erinnernden freien Kronblätter, aber andererseits schon eine in Kelch und Krone gegliederte Blütenhülle. Die Staubblätter sind, entgegengesetzt zu den höher entwickelten *Ericales*, bei den Ledeen noch ohne Anhängsel. Die Staubbeutel springen bei wenigen durch Spalten, bei den meisten schon durch die für die Ericaceen bezeichnenden Poren auf. Die vielsamige Frucht stellt eine in den Scheidewänden aufspringende Kapsel dar.

Von den Ledeen aus setzt nun innerhalb der *Ericales* Schritt für Schritt die Umgestaltung zum eigentlichen ericoiden Fruchttypus ein.

Zusammenfassung

Die hier erwähnten Familien, Unterfamilien, Gattungen und Arten sind durch so viele gemeinsame Merkmale und so viele verbindende Entwicklungszüge ausgezeichnet, dass es leichter fällt, frühe stammesgeschichtliche und organphylogenetische Zusammenhänge anzuerkennen als abzulehnen. Wahrscheinlicher, als dass die Liliaceen in den Luzuriagoideen einen ericoiden Ast entwickelt haben, ist es, letztere als monokotylenhaft gebliebener Rest eines verbindenden Stammes aufzufassen, der nach der einen Seite lilioide Formen, nach der andern Seite dagegen Formen mit immer stärker dikotyledonen Zügen (Ternstroemiales, Ericales) entwickelte. Die Luzuriagoideen stammen aus einer Zeit, in der Dikotyledonen und Monokotyledonen noch eng miteinander verbunden waren. Die Liliaceen in der Fassung von Engler stellen keine Einheit dar.

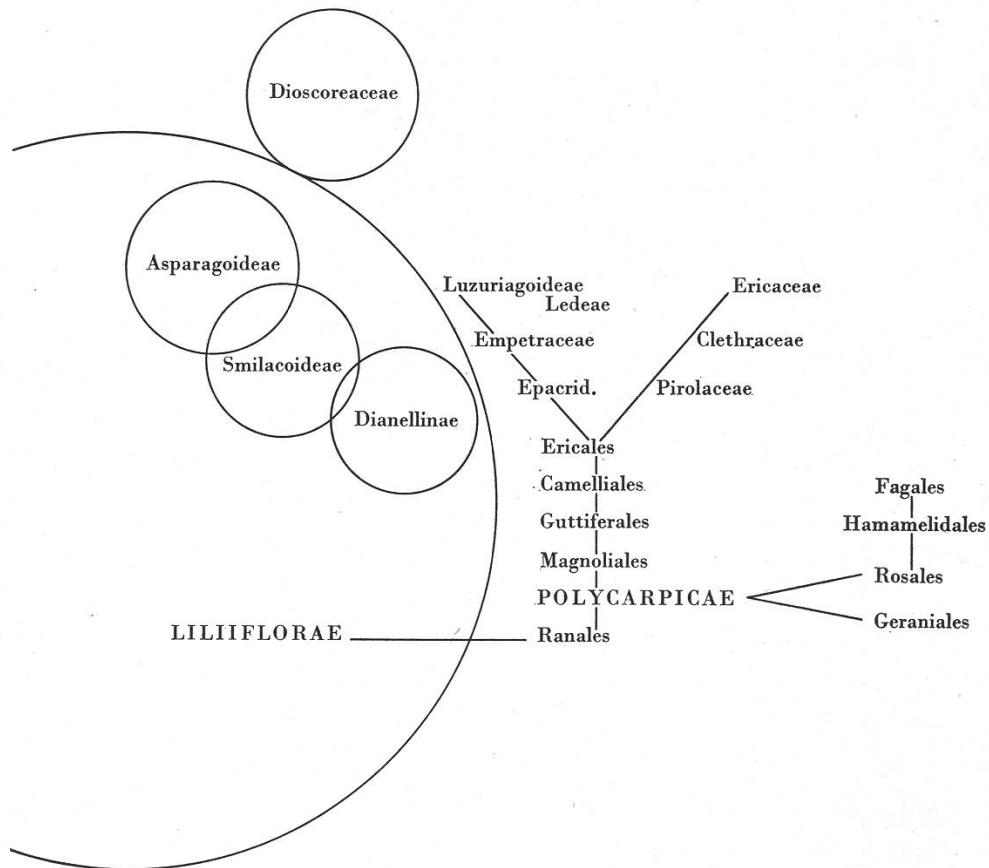


Abbildung 4

Stammesgeschichtliches Schema

Literatur

- Buxbaum, F. 1936–1937. Entwicklungslinien der Lilioideae in Bot. Archiv 38, I. Teil in Heft 2, 213–293, II. Teil in Heft 3, 305–398.
- 1951. Grundlagen und Methoden einer Erneuerung der Systematik der höhern Pflanzen.
- Engler, A. 1964. Syllabus der Pflanzenfamilien, Bd. II, 12. Aufl.
- Schlittler J. 1943. Monographie der Liliaceengattung *Dianella* Lam. 1940.
- Die Blütenabgliederung und die Perikladien bei den Vertretern des Anthericum-typus, in Ber. Zürich. Bot. Ges. 491–507.
- 1945. Untersuchungen über den Bau der Blütenstände im Bereich des Anthericum-typus, in Ber. Schweiz. Bot. Ges. 55, 200–239.
- 1949. Unsere gegenwärtige Kenntnis über die Liliaceengattung *Dianella* in Malesien, in Blumea, VI, Nr. 1 (1947/48), 200–228.
- Die systematische Stellung der Gattung *Petermannia* F. v. Muell., in Vierteljahrsschrift der Nat. Ges. Zürich, Beiheft 1, 1–28.
- 1951. Die Gattungen *Eustrephus* und *Geitonoplesium*. Morphologie und arealgeographische Studie, in Ber. Schweiz. Bot. Ges. 61, 175–239.
- 1953. Die Blütenartikulation und die Phyllokladien der Liliaceen, organphylogenetisch betrachtet, I. und II. Teil, in Feddes Repertorium 55, Heft 2/3, 154–258.
- 1954. Die Liliaceengattung *Dianella* Lam. in Neukaledonien und den benachbarten Inseln, in Ber. Schweiz. Bot. Ges. 64, 185–198.
- 1955. Vorläufige Mitteilung über die organphylogenetischen Zusammenhänge der wichtigsten Grundgestalten der Monokotyledonen..., in Vierteljahrsschrift der Nat. Ges. Zürich 182–193.
- 1960. Die Asparageenphyllokladien erweisen sich auch ontogenetisch als Blätter, in Bot. Jahrb. 428–446.