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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 56 (1946)

Artikel: Myodocarpus und die Phylogenie der Umbelliferen-Frucht : Umbellifloren-Studien I

Autor: Baumann, Marcel G.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-39755

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 25.11.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Myodocarpus und die Phylogenie der Umbelliferen-Frucht.

Umbellifloren-Studien I.

Von *Marcel G. Baumann.*

Mit 7 Zeichnungen und 2 Tabellen im Text
sowie 22 Photographien auf 6 Tafeln.

Mitteilungen aus dem Botanischen Museum
der Universität Zürich
(CLXXV).

Ausgeführt und herausgegeben
mit Unterstützung der « Georges und Antoine Claraz-Schenkung ».

(Eingegangen am 18. Januar 1946.)

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 14
I. Teil : *Myodocarpus*, Bau und Entwicklung von Blüte und Frucht . . . 16
I. Der Blütenbauplan 17
II. Die Anlage der Blüten 19
III. Die Blütenhülle 21
IV. Die Stamina 23
V. Das Gynoeceum und die Frucht 23
II. Teil : Die Phylogenie des Fruchttyps der *Umbelliferen* 37
I. Der typische Fruchtbau der *Araliaceen* und *Umbelliferen* 38
II. Merkmalsphyletik 40
1. Orientierung und Bau der Samenanlagen 41
2. Die Reduktion der Samenzahl 42
3. Der Übergang von der Ober- zur Unterständigkeit 42
4. Die Gliederstelle 43
5. Die Reduktion von Zahl und Ausbildung der Anthophylle . . 44
6. Das Stylopodium 49
7. Griffel und Narben 50
8. Die Ausbildung des Mesocarpes 50
9. Die Reduktion des Endocarpes 53
10. Die Testa 56
11. Raphe und Endosperm 56
12. Die Querschnittsform der Früchte 58
13. Die Schizocarpbildung 61
14. Das System der Leitbündel 62
15. Die Entstehung des Carpophors 65
16. Rippen und Flügel 67
17. Die Harzkanäle 72
18. Die Ölstriemen 72
19. Die Wandlung des Fruchttyps 74
III. Die Ableitung der *Umbelliferen*-Frucht aus den *Araliaceen* . . . 75

Seite
III. Teil: *Myodocarpus*, ein intermediäres Genus 77
I. Die Unterschiede zwischen den *Araliaceen* und den *Umbelliferen* 77
II. Die phylogenetische Stufe von *Myodocarpus* 89
IV. Teil: Zur Phylogenie der *Umbellifloren* 94
I. Die Verwandtschaft der *Araliaceen* mit den *Umbelliferen* 94
II. Phylogenetische Zusammenhänge 99
III. Die differenzierte Entwicklung 103
Zusammenfassung 104
Résumé 107
Summary 108
Literaturverzeichnis 109
Abkürzungen 112

Einleitung.

Diese Arbeit verfolgt in großen Zügen drei Ziele: *Erstens die Mitteilung meiner bei der Bearbeitung der wenig bekannten Gattung Myodocarpus erhaltenen interessanten morphologischen, anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Resultate, zweitens, im Hinblick auf ihre bifamiliäre phylogenetische Stufe, die Verwertung dieser Resultate nebst weiteren Fruchtanalysen für die Organphylie des Umbelliferen-Fruchttyps, und drittens die Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Araliaceen und den Umbelliferen.*

Die Feststellung Däniker's (mündliche Mitteilung), wonach die Früchte der neu-caledonischen *Araliacee Myodocarpus* Brongn. et Gris dem Aspekte nach stark *Umbelliferen*-Früchten ähneln (Figuren 20, 22 und 23), und der anregende Gedanke, mittels einer genauen Analyse festzustellen, ob dieser Ähnlichkeit wirklich homologe oder aber nur analoge Bildungen zugrunde liegen, stellen den Ausgangspunkt dieser Untersuchungen dar. Um also eine Grundlage für Vergleiche mit *Umbelliferen*-Früchten zu schaffen, mußte es sich im *ersten Teil* der Arbeit darum handeln, die notwendigen morphologischen, anatomischen und auch entwicklungsgeschichtlichen Angaben über die Blüten und Früchte von *Myodocarpus* zu erhalten. An morphologisch-anatomischen Ergebnissen, die sich miteinander kombiniert vorfinden, teile ich in diesem Zusammenhang nur mit, was Bedeutung besitzt für die nachfolgenden phylogenetischen Betrachtungen. Von *Myodocarpus* wurden auch das vegetative System und die Blütenstände sehr genau analysiert und eine Reihe von Besonderheiten sowie viele quantitativ verschiedene Merkmalsausprägungen, die zur Unterscheidung der einzelnen Spezies wichtig sind, festgestellt, sie bleiben jedoch hier unerwähnt. Neben Anlage und Bau der Anthophylle wurde besonderes Gewicht gelegt auf die Entstehung und Gliederung des Gynoeceums sowie auf die eingehende Analyse der Früchte. Gerade letztere Aufgabe konnte nur durch die Mitberücksichtigung der Ontogenese eindeutig gelöst werden.

Bei näherem Zusehen ergab sich bald, daß die Ähnlichkeiten der Früchte von *Myodocarpus* mit denjenigen von *Umbelliferen* nicht nur analoger Natur sind. Vielmehr beruhen sie auch der Anlage nach auf identischem Bau und dürfen deshalb als homolog bezeichnet werden. *Da diese Umbelliferen-ähnlichen Früchte von Myodocarpus in bezug auf viele bei Umbelliferen vorkommende Merkmale eine sehr primitive Ausbildungsstufe einnehmen, stellen sie ein wichtiges Bindeglied zwischen den beiden deutlich unterschiedlichen Fruchttypen der Araliaceen und Umbelliferen (Figuren 3 und 4) dar und erlauben aus dieser Stellung heraus, äußerst wichtige Hinweise auf die Phylogenie des für die letztere Familie so chrakteristischen Fruchtbaues zu entnehmen. Ja, Myodocarpus ermöglichte es überhaupt erst, das Problem der Organphyletik der Umbelliferen-Früchte aufzurollen und mit Aussicht auf Erfolg an seine Bearbeitung zu gehen.*

Die bei der Besprechung von *Myodocarpus* oft auf der Hand liegenden Vergleiche mit den *Umbelliferen* unterbleiben im ersten Teil, um diese erstmalige Beschreibung nicht zu belasten. Sie erfolgen, im Zusammenhang mit der Bearbeitung weiterer *Araliaceen-* und *Umbelliferen-*Früchte, im *zweiten Teil.* Hier werden für möglichst viele die *Umbelliferen* charakterisierende Merkmale Progressionsreihen aufgestellt und ihre einzelnen Ausbildungsstufen jeweils mit Beispielen belegt.

Nachdem das typische und abweichende Verhalten der *Araliaceen* und *Umbelliferen* in Blüten und Früchten erkannt und bezüglich vieler Merkmale zusammengestellt wurde, kommen im *dritten Teil* als Erweiterung und Ergänzung die wichtigsten gemeinsamen und differentiellen Merkmale der Infloreszenzen und des vegetativen Systems zur Analyse. Diese nach Möglichkeit wiederum in Progressionsreihen angeordneten verschiedenen Merkmalsausprägungen erlauben es dann ebenfalls, einerseits für die *Araliaceen,* anderseits für die *Umbelliferen* familientypische Ausbildungsstufen aufzustellen.

Damit ist nun die Möglichkeit gegeben, für den Bereich des ganzen Pflanzenkörpers eine Zuordnung jedes einzelnen Merkmals zu den *Araliaceen,* resp. *Umbelliferen* vorzunehmen. *Die im zweiten und dritten Teil aufgestellten merkmalsphyletischen Reihen ergeben auf statistischer Grundlage eine genaue Festlegung der einzigartigen intermediären phylogenetischen Stufe von Myodocarpus, ebenso die Abgrenzung und die Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Araliaceen und den Umbelliferen; sie decken das sukzessive Annähern ersterer mit einzelnen Genera an den Fruchttyp der Umbelliferen sowie deren primitive und abgeleitete Vertreter mit aller Deutlichkeit auf.*

Im *vierten Teil* werden schließlich die gefundenen phylogenetischen Entwicklungszüge im Rahmen der Verwandtschaft der *Araliaceen* mit den *Umbelliferen* betrachtet (Figur 7). Es wird dabei angestrebt, diese *Verwandtschaft nicht nur im stufenmäßigen, sondern auch im typolo-*

gisch-progressiven Sinne sowie im Hinblick auf die Aszendenz zu ergründen, mit Hilfe der auf breite Basis gestellten morphologisch-anatomischen, cytologischen und chorologischen Befunde. Zum Schlusse wird das Prinzip der *differenzierten Entwicklung* an Hand der Phylogenie der *Umbelliferen* erläutert.

Bezüglich des *Araliaceen*-Systems halte ich mich an Harms (29), erweitert durch drei von Viguier (58, 59) aufgestellte Tribus. Während die *Aralieae*, besonders aber die *Schefflereae*, eine große Zahl teilweise schwer trennbarer Genera aufweisen, umfassen die *Plerandreae, Meryteae, Mackinlayeae* und *Myodocarpeae* nur wenige Gattungen. Für die *Umbelliferen* benütze ich das Fruchtsystem von Drude (15), das die große Familie in erster Linie in die drei Unterfamilien der *Hydrocotyloideae, Saniculoideae* und *Apioideae* gliedert.

Im Laboratorium für systematische Botanik und Pflanzengeographie des Botanischen Museums der Universität Zürich untersuchte ich mittels Haematoxylin Delafield-Safranin gefärbter Serien von Mikrotomschnitten Blütenanlagen und besonders Früchte zahlreicher *Araliaceen* und *Umbelliferen*. Ferner verfertigte ich daselbst mit der « Miflex » die Mikrophotographien und nahm in zahlreiche Spezialliteratur Einsicht. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, dem Direktor des botanischen Gartens und Leiter des Institutes, Herrn Prof. Dr. A. U. Däniker, herzlichst zu danken. Er schuf die Grundlage zu dieser Arbeit, indem er mir, nebst dem Herbarium generale der Universität, seine reichhaltige Kollektion 1924 bis 1926 selbst in Neu-Caledonien gesammelter *Araliaceen* (darunter mehrere Arten von *Myodocarpus* mit allen Stadien der Blüten- und Fruchtentwicklung) für die Untersuchung zur Verfügung stellte, und mir in Gesprächen während meiner Studien manchen fördernden Hinweis gab. Die Arbeit wurde ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützung der « Georges und Antoine Claraz-Schenkung ».

I. Teil:

Myodocarpus, Bau und Entwicklung von Blüte und Frucht.

Myodocarpus (abgekürzt Mc.), eine nur in Neu-Caledonien vorkommende *Araliaceen*-Gattung, wurde im Jahre 1861 von Brongniart und Gris an Hand von vier neuentdeckten Spezies aufgestellt. *Es sind (Figur 8) kahle, spärlich verzweigte Schopfbäumchen mit wechselständigen, großen, einfachen oder unpaarig gefiederten Blättern und terminalen, rispig verzweigten Infloreszenzen. Als Partialblütenstände treten Dolden in traubiger Anordnung, von einem wenigblättrigen Involucrum eingehüllt, auf. Die Blüten sind unscheinbar, grünlich, die Früchte trocken-nußartig, geflügelt, etwa 1 cm lang und spalten sich bei der Reife.*

Der Seltenheit und schwierigen Beschaffung muß es wohl zugeschrieben werden, daß die Gattung in den 86 Jahren ihres Bestehens erst zweimal zu einer genaueren Bearbeitung kam: Dubard und Viguier (58) unterzogen im Jahre 1906 das Genus einer Revision und beschrieben mehrere, von Franc, Balansa und Le Rat inzwischen gesammelte Pflanzen als neue Spezies, denen dann noch eine weitere, von Schlechter mitgebrachte und von Harms aufgestellte,

folgte. 1913 publizierte sodann Viguier (59) eine vollständige klassifikatorische Gliederung der Gattung.

In beiden Fällen blieb es aber bei einer reinen Taxonomie nach praktischen Gesichtspunkten, bei der Beschreibung der Arten und ihrer Abgrenzung gegeneinander mittels einiger diagnostischer Merkmale (Höhe, Verzweigung der Achse, Breite des Blattfußes, Länge des Stieles, Konsistenz, Textur und Randzerteilung der Lamina, Verzweigung und Internodienlänge der Infloreszenz, Form der Involucralblätter, Blütenzahl der Dolden, Kelchform, Fruchtgröße und Flügelform). *Die für die phylogenetische Systematik so bedeutsame Gesamtorganisation der Früchte von Myodocarpus wurde weder erkannt und in den ihr zugehörigen Rahmen gestellt, noch die Beziehung zu den Umbelliferen-Früchten untersucht.* Seit 1894 blieb es bei einem diesbezüglichen kurzen Hinweis von H. Harms (29).

Die klassifikatorische Gliederung der Gattung *Myodocarpus* von Viguier (59) übernehmend, kann somit diese Arbeit gerade an einer Stelle einsetzen, die meistens zu kurz kommt, nämlich bei der *eigentlichen Phylogenetik, die durch Analyse und Vergleich homologer Bildungen die verwandtschaftlichen Beziehungen mittels typologischer Entwicklungsreihen aufdeckt.*

Nebst den obgenannten Arbeiten und einigen wenigen Angaben über das vegetative System bei Güssow (24), besteht über diese interessante Gattung überhaupt keine eigene Literatur. *Die morphologisch-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Analyse der Blüten und Früchte von Myodocarpus wird hier zum erstenmal dargestellt.*

Von den 12 heute bekannten Arten der Gattung *Myodocarpus* gelangen Herbarpflanzen — bestehend aus oberer Achsenpartie mit Blattschopf und Infloreszenz, Blütenknospen, Blüten oder Früchten — von sieben Arten und einer Varietät zur Bearbeitung, und zwar von Däniker (8) gesammelt *Myodocarpus crassifolius* Dub. et Vig., *Mc. Vieillardii* Brongn. et Gris, *Mc. Vieillardii* var. *longipes* Vig., *Mc. elegans* Dub. et Vig., *Mc. involucratus* Dub. et Vig., *Mc. fraxinifolius* Brongn. et Gris, *Mc. pinnatus* Brongn. et Gris und dazu noch *Mc. lanceolatus* Dub. et Vig. aus dem Herbarium generale der Universität Zürich, ausgegeben von J. Franc in Noumea (Neu-Caledonien). Von den restlichen fünf Arten liegen die Typexemplare vierer sowie noch mehrere von Viguier (59) beschriebene Varietäten in den Herbarien von Paris (*Mc. floribundus, Mc. simplicifolius, Mc. Brongniarti, Mc. coronatus*) und der Typus von *Myodocarpus pachyphyllus* in denjenigen von Berlin und sind zurzeit unerhältlich.

Da es sich indessen hier nicht um eine monographische Bearbeitung der Gattung handelt, sondern um die wesensmäßige Analyse des allen Vertretern von *Myodocarpus* gemeinsamen Baues und der Entwicklung von Blüte und Frucht, bezüglich derer die einzelnen Spezies sich nur durch geringfügige quantitative Merkmalsausbildungen unterscheiden, verursacht die Einschränkung der Artenzahl dieser Arbeit keine Nachteile, zumal die Pflanzen aus dem Neu-Caledonienherbar Däniker's sehr vollständig und in vorzüglichem Zustande sind. Infolge der morphologischen Homogenität in Blüten und Früchten kann bald diese, bald jene Art der Gattung *Myodocarpus* zur Beschreibung der systematisch wesentlichen Merkmale beigezogen werden.

I. Der Blütenbauplan.

Alle Arten der Gattung *Myodocarpus* besitzen denselben Bauplan ihrer Blüten (vergleiche für das Folgende Figur 13).

Weil die *Zahl der Anthophylle* nicht in allen Kreisen identisch ist, müssen die Blüten als heterozyklisch bezeichnet werden. Während die

drei äußern Zyklen, diejenigen der Sepalen, Petalen und Stamina — isomer gegliedert — je 5 Blätter aufweisen, wird das oligomere Gynoeceum nur von 2 Carpellen gebildet.

Die *Zahl der Wirtel* beträgt 4, die Blüte ist also tetrazyklisch und weicht durch das Fehlen des innern Staminalkreises (Haplostemonie) und durch die Dimerie des Gynoeceums vom pentazyklisch-pentameren Typ der Dicotylenblüte als stärker abgeleitete Stufe ab.

Die *Anordnung* der Anthophylle ist quirlig, indes stimmt dies genau genommen nur für die Stamina und Carpelle. Die wirtelige Anordnung leitet sich phylogenetisch und teilweise noch ontogenetisch von der spiraligen ab, und so zeigen denn auch die mit offener Vernation angelegten Sepata und Petala eine ihrer Stellung (und Entstehungsfolge) entsprechende quincunciale Ästivation (Figur 13, Kb und besonders die zu einer Calyptra verklebten Cb). Es lassen sich dabei deutlich äußere, kräftigere und von mehr Leitbündeln durchzogene Blütenhüllblätter von innern, schmächtiger ausgebildeten unterscheiden. Erstere werden (obwohl ontogenetisch fast gleichzeitig mit letzteren angelegt) während der Entwicklung gefördert, stehen wenig tiefer an der Achse und decken die innern, etwas schwächern Glieder desselben Zyklus (Figur 13, Kb). Da die Spiralen aber stark gestaucht erscheinen, bezeichnet man deswegen die Blüten doch nicht als hemizyklisch. Im Gegensatz zu den Kelch- und Kronblättern werden die Stamina monomorph ausgebildet (Figur 13, Stb).

Was die *Stellung* betrifft, so herrscht in den drei äußeren Kreisen eine sukzessive Alternanz der Quirle. Die Stamina stehen also episepal, dies läßt auf das Fehlen des inneren Kreises schließen. Von den 2 Carpellen (Figur 13, G) steht das eine zufolge der Pentamerie in den äußern Kreisen einem Kelchblatt, das andere einem Kronblatt gegenüber. Das erstere, adaxial gelegene, trägt deshalb — der Fruchtknoten ist unterständig — 3 Kelch-, 2 Kron- und 3 Staubblätter, das letztere (abaxiale, in der Dolde nach außen gerichtete) hingegen 2 Kelch-, 3 Kron- und 2 Staubblätter. Die Griffel nehmen eine carinale Stellung ein.

Bezüglich der *Symmetrie* läßt sich feststellen, daß — abgesehen von etwas geförderten äußeren Kelch- und Kronblättern — die Blätter der verschiedenen Wirtel unter sich gleich ausgebildet und die einzelnen Blätter selber, auf ihren Mittelnerv bezogen, symmetrisch gebaut sind. Die drei äußeren Kreise erscheinen nichtgedreht-actinomorph, es können entweder 5 Symmetrieebenen, die je ein Kelch- und ein Staubblatt, oder 5 andere, welche je ein Kronblatt halbieren, gelegt werden. Berücksichtigt man hingegen das bilateralsymmetrische Gynoeceum, so läßt sich nur noch eine einzige Symmetrieebene durch die ganze Blüte ziehen (Figur 13, Sy). Diese halbiert die beiden Fruchtknotenfächer und auf der einen Seite ein Kronblatt, auf der andern je ein Kelch- und ein

Staubblatt. Die Blüte muß also, trotz der radiär entwickelten äußeren Kreise, als verdeckt zygomorph bezeichnet werden.

Die *Geschlechtsverteilung* ist zwitterig, alle Blüten weisen Stamina und Stempel auf. In den Dolden können — die folgenden Beobachtungen wurden an den Herbarpflanzen Däniker's gemacht — alle Blüten fertil sein (*Mc. crassifolius* und *Mc. pinnatus*, vgl. Figur 8); meistens scheint jedoch innerhalb einer Dolde insofern eine Differenzierung einzutreten, als sich die Fruchtknoten einzelner Blüten in der Postanthese (obwohl morphologisch bis jetzt nicht reduziert) nicht weiterentwickeln, diese Blüten also nur als Pollenlieferanten wirken. Oft besitzen auf diese Weise ganze seitliche Dolden rein männliche Funktion. Auch scheint die Terminaldolde, wie auch von *Hedera Helix* bekannt, in cymöser Weise stets gefördert zu sein. So zeigen *Mc. Vieillardii* und *Mc. Vieillardii* var. *longipes* an den endständigen Dolden in Entwicklung begriffene Früchte, während die Seitendolden erst in Blüte stehen. Seltener finden sich auch in ein und derselben Dolde reife Früchte, junge, sich entwickelnde Früchte und Blüten vor, oder trotz anhaftender Kronblatt-Calyptra durch Selbstung oder parthenocarpisch sich ausbildende Früchte. Die Fächer wohlausgebildeter Früchte erscheinen beim Öffnen häufig taub. Die Blüten sezernieren auf dem Stylopodium freiliegenden Nektar, der auch kurzrüßligen Insekten zugänglich ist.

Das *Diagramm*, Zahl, Stellung, Deckung und Symmetrie zeigend, liegt in Figur 13 vor. Da Vorblätter fehlen, erfolgt der Einsatz der Blüten in der Dolde so, wie es der Aufbau regelmäßiger fünfgliedriger Wirtel in Verbindung mit zwei Carpellen (von denen das eine nach der Doldenmitte, das andere nach außen gerichtet ist) mit sich bringt. Das unterste Kelchblatt steht schief außen, das nächste adaxial median. Kelch-, Kron- und Staubblätter inserieren zufolge der Unterständigkeit des Fruchtknotens zwischen diesem und dem Stylopodium.

Die *Blütenformel* von *Myodocarpus* lautet also: $K_5\ C_5\ St_5\ Cp(\frac{}{2})$.

II. Die Anlage der Blüten.

An den rispigen Gesamtinfloreszenzen von *Myodocarpus* (Figur 8) finden sich an den Hauptachsen, an Seitenachsen erster oder auch zweiter Ordnung apikal die nach Arten sehr verschiedenen Involucralblätter, in deren Achseln (die Partialblütenstände stellen einfache Dolden dar) die Blütenstiele stehen. Dort mußten auch die frühesten Stadien der Blütenentwicklung aufgesucht werden.

Die *Doldenanlagen* entstehen nach der Bildung der Involucralblätter aus den Vegetationskegeln. Diese teilen sich, statt in jede Achsel der Hüllblätter nur je einen Seitenvegetationskegel abzugeben, akropetal in viele Partialvegetationskegel auf, von denen jeder eine Blüte

liefern wird. Die äußersten Blütenvegetationskegel stehen aber nur teilweise in den Achseln ihrer das Involucrum bildenden Tragblätter, denn es ist die Anzahl der Blüten in allen Fällen größer als die Zahl der Tragblätter, wie aus der oben geschilderten Aufspaltung des Hauptvegetationskegels hervorgeht. Tatsächlich handelt es sich um ein abgeleitetes Verfahren der Ausgliederung von Seitenachsenanlagen. Das köpfchenförmig verbreiterte Achsenende, das die vielen kleinen Vegetationskegel trägt, stellt die gestaucht bleibende Rhachis einer, wenn sie gestreckte Internodien besäße, racemösen Infloreszenz dar, an der nur noch die untersten Tragblätter, ein Involucrum bildend, zur Entwicklung kommen. In dieselbe Stauchungszone fallen auch die Internodien zwischen den Tragblättern, so daß diese fast quirlig, in Wirklichkeit aber deutlich alternierend imbricat mit $^2/_5$ Divergenz stehen. Es erfolgt ein deutlicher Umschlag in der Längensymmetrie der Infloreszenzachsen, denn die anschließenden proximaleren Internodien sind stets stark gestreckt, die Hochblätter daran deshalb einzeln und in entfernter Stellung.

Die ersten und jüngsten Blütenanlagen werden anfänglich nur durch halbkugelige, nackte *Sproßscheitel* dargestellt. Makroskopisch als kleine Höcker sichtbar, bedecken diese blütenbildenden Partialvegetationskegel, die (wie das als zukünftige Blütenstiele zu bezeichnende darunterliegende kurze Verbindungsstück) ganz aus embryonalen Zellen bestehen, das ganze kugelige bis abgeflachte Ende der Infloreszenzachsen, eingehüllt vom Involucrum. Diese ungegliederten Blütenanlagen enthalten noch keine Leitbündel (jedoch zeigt *Mc. crassifolius* bereits viele markständige Harzkanäle). Die Blütenstiele lassen vorerst zwischen sich noch Stücke der Infloreszenzachse frei, so daß die Partialblütenstände eher gestauchten Trauben als einfachen Dolden ähneln.

Beim weitern Wachstum beginnen sich die Zellen in den obern Flanken der Anlagen zu teilen. Diese wachsen deshalb mit ihren obersten Partien in die Breite, jedoch nicht so stark, wie es von *Umbelliferen* bekannt ist (Figur 12). Dann entstehen als erste Anthophylle am Blütenvegetationskegel die *Kelchblätter*. Die ersten Andeutungen der Sepalprimordien zeigen sich seitlich des Scheitels der nackten Blütenanlagen. Die Kelchblätter stehen bald mit breiten Ansatzflächen an den Blütenachsen (Figur 10). *Da sich diese Insertionsstellen am Längenwachstum der Blütenanlagen beteiligen, werden die später unterständigen Fruchtknoten an ihren Außenflächen von den herablaufenden Kelchblättern berindet.* Die Sepalen differenzieren sich bald in Epidermis (Figur 11, E) und Mesophyll, werden rasch groß und decken sich, der genetischen Spirale entsprechend, imbricat. Leitbündel erscheinen erst in ihren Anlagen als Hadromprimanen median im embryonalzelligen Kern der Kelchblätter. In denselben Lagen finden sich bei *Mc. crassifolius* bereits fünf weitlumige Harzkanäle (Figur 10, Ske). Diese verlängern sich, sehr regelmäßig auf einem Kreis angeordnet, in den Blütenstiel. Das klein-

und flachzellige Endothel, das diese schizogenen Hohlräume auskleidet, ist in diesem Stadium eben in Bildung begriffen.

Erst nachdem die Kelchblätter eine ziemliche Größe erreicht haben (Figur 10, Kb), werden in alternierender Stellung, an den oberen Rand der Blütenanlage zu stehen kommend, die Primordien der *Kronblätter* ausgegliedert. Bald darauf wölben sich auch in episepaler Lage die *Staminalprimordien* vor (Figur 10, Sta). Petal- und Staminalanlagen unterscheiden sich in ihren ersten Entwicklungsstadien — noch ganz aus embryonalen Zellen bestehend — nur durch ihre Stellung in bezug auf die Kelchblätter. Die Anlagen der Staubblätter zeigen aber schon früh die Gliederung in die apikal sich ausdifferenzierende Anthere (durch eine schwach längsfurchige Anschwellung angedeutet) und in das allerdings noch kurze und dicke Filament.

Nach der Ausgliederung der Staminalprimordien wird der Scheitel der Blütenanlage, der ursprünglich gewölbt, dann relativ breit und eben war, in der Mitte eingedellt, indem sich die in den Flanken und etwas tiefer liegenden Zellen weiter teilen. Kelch-, Kron- und Staubblattanlagen werden durch dieses randliche Wachstum des Sproßscheitels immer weiter in die Höhe gehoben (Figur 11). Zugleich wird mit der Ausdifferenzierung der innersten Blütenteile, der Fruchtblätter, begonnen. Die *Carpellanlagen* bedecken zuerst die Flanken der seichten Scheitelgrube (Figur 11, Cp), welche oben von den jungen Staubblättern begrenzt wird. Und zwar beschränken sich die jungen Carpelle nicht nur auf die zwei freien Höcker, sondern sie kleiden auch den untern Teil der Vertiefung aus, indem immer größere Teile des eingesenkten Scheitels in das Wachstum der Carpellanlagen einbezogen werden. Die Weiterentwicklung der Carpelle und die Entstehung des unterständigen Fruchtknotens sollen im V. Kapitel des I. Teiles verfolgt werden.

III. Die Blütenhülle.

Das Perianth von *Myodocarpus* ist heterochlamydaeisch ausgebildet. Im Gegensatz zu den meisten *Araliaceen* erscheinen die Kelchblätter gut entwickelt (Figur 22, Kb), sie ähneln den größeren, zarteren, jedoch auch gelbgrünen oder weißlichen Petalen. Dadurch wird morphologisch der Grad der Heterochlamydie sekundär wieder ziemlich gering. Physiologisch unterscheiden sich die beiden Kreise jedoch deutlich.

Die *Kelchblätter*, 2 dem äußeren (Figur 22, links), 3 dem inneren (Figur 22, rechts) Mericarp aufsitzend, umgeben den Scheitel des unterständigen Fruchtknotens krönchenartig, anliegend oder abstehend (Figur 22, Kb), zentral vom Stylopodium (Figur 17, Stp) mit den beiden Griffeln (Figur 17, G) überragt. Das Fruchtgehäuse wächst in der Postanthese auch apikal weiter, so daß die Kelchblätter schließlich stark seitlich in *perigyner* Stellung inserieren (Figur 19 Kb).

Die freien Kelchzipfel, im Mittel etwa 1 mm lang, sind im Querschnitt stets bogig-dreieckig (Figur 13, Kb) und weisen bei den verschiedenen Spezies von *Myodocarpus* nur eine geringe Variabilität auf. Während sie bei den einen größer, abgerundet und oft durch ein- bis zweizellschichtige Ränder behäutet erscheinen, sind sie bei den anderen kleiner und spitz-dreieckig.

Die Sepalen gliedern sich nicht stark aus. Ihre Basis verwächst sehr breit mit dem Pericarp und läuft dann an seiner Außenseite berindend nach unten; das großzellige Kelchmesophyll ist oft ein Stück weit deutlich von den achsenzugehörigen Schichten unterscheidbar (Figur 11). Die Anlage der Sepalprimordien wurde bereits im II. Kapitel dargestellt. Bezeichnend ist die frühe histologische Differenzierung der Epidermis (Figur 11, E, regelmäßig gelagerte, kubische oder zylindrische kleine Zellen) und des interzellularenlosen Mesophyllparenchyms mit zerstreuten Kristallzellen und von Harzkanälen begleiteten Protoxylemsträngen, während die innern Kreise noch ganz aus embryonalen Zellen bestehen (Figur 11). Später bildet die Epidermis eine Cuticula und strecken sich die Parenchymzellen, unter Bildung dreieckiger Interzellularen, in der Längsrichtung der Kelchblätter. Die imbricate Ästivation verschwindet allmählich mit dem Dickerwerden der Blütenknospe, so daß die Deckung kurz vor der Anthese beinahe valvat wird (Fig. 13).

Die Kelchblätter werden in ihrer Medianebene relativ recht massig entwickelt. Diese verdickten Zonen lassen sich zufolge der Berindung, zumindest am oberen Teil des Fruchtknotens, als fünf herablaufende Kiele feststellen. Die sich im Mesocarp oberwärts immer mehr gegen die Peripherie verlagernden Leitbündel Nrn. 2, 4, 6, 8 und 10 (Figur 15, L_2, L_4, L_6, L_8 und L_{10}) laufen in den Kelchblättern als Mittelnerven bis in die Spitzen. Sie treten unterseits schwach kielig vor und weisen je eine, oder in den kräftigeren äußern Sepalen meist zwei seitliche Abzweigungen auf, so daß 3 resp. 5 Leitbündel das Mesophyll durchziehen. Auf ihrer morphologischen Unterseite werden sie von je einem Harzkanal begleitet, der im Laufe der Entwicklung sogar vor den Hadromprimanen in Erscheinung tritt *(Mc. crassifolius)*.

Die *Kronblätter* weisen einen breit-ovoiden Umriß auf. Sie verengern sich an ihrer Basis im Gegensatz zu den meisten *Araliaceen* und zeigen im Querschnittsbild eine geknickt-dreieckige, seitlich ausgezogene Form (Figur 13, Cb). Im Gegensatz zu den etwas fleischigen Kelchblättern bestehen die Kronblätter sogar in der Medianebene nur aus wenigen Zellschichten, ihr Rand, weil nur von 2—1 Epidermislagen gebildet, erscheint häutig-weiß. Fünf aus dem Pericarp kommende Leitbündel (Figur 15, L_1, L_3, L_5, L_7 und L_9) ziehen als Mediani in die Petala. An ihrer Basis geben sie meistens noch auf jede Seite einen, seltener zwei schwache Lateralia ab. Alle Leitbündel werden von englumigen Harzkanälen begleitet. Über dem Medianus zieht auf der morphologischen Oberseite jedes Kronblattes eine spitzkielige Crista interna dahin (Figur 13), seltener tritt auch eine, den medianen Harzkanal enthaltende Crista externa in Erscheinung (Figur 13, Cb). Die Epidermiszellen besitzen in der Flächenansicht eine stark verzahnte Umrißform.

In der jungen Blütenknospe decken sich die 5 eleuteropetalen Kronblätter nur schwach; nach erfolgtem Flächenwachstum wird die Ästivation stark imbricat (Figur 13). Die äußeren Petalen legen sich dabei mit ihrer morphologischen Oberseite dicht an die Unterseite der inneren und verzahnen sich mittels Epidermispapillen und Cuticularleisten, sodaß eine *Calyptra* von etwa 1 mm Höhe und 1½ mm Durchmesser entsteht (Figur 9, 1d, Figur 13, Cb). Bei der Anthese fällt dann diese, durch postgenitales Verkleben gebildete Kronblattkappe (wie es von gewissen *Vitaceen* her bekannt ist) caduc als Ganzes ab, indem ein besonderes Trennungsgewebe aus kleinen, kristallhaltigen Zellen in den Insertionsstellen der Kronblätter abstirbt, vertrocknet und zerreißt.

IV. Die Stamina.

Das haplostemone *Androeceum* setzt sich aus 5 Stamina zusammen (Figur 13), die in der Blütenknospe einwärts gekrümmte Filamente und zusammenneigende Antheren besitzen. Nach dem Abfallen der Kronblattmütze strecken sich die Filamente und biegen nach außen um, bis sie den mehr oder weniger abstehenden Sepalen anliegen.

Die etwa 2 mm langen *Filamente* besitzen im Querschnitt eine runde (Figur 13, Fil) oder ovale Form, in letzterem Falle stehen auf den Innenseiten Cristae vor. Die Staubfäden inserieren dorsifix-gelenkig etwa in der Mitte der Antheren und enthalten je ein zartes, von einem Harzkanal begleitetes Leitbündel. Dieses hat seinen Ursprung in einer Abzweigung von dem entsprechenden Kelchbündel im Mesocarp. Jede Zelle des Konnektivs enthält eine Kristalldruse.

Die *Antheren* gliedern sich deutlich von den Filamenten ab. Ihre Querschnittsform (Figur 13, Stb) weist, weil tetrasynangiat gebaut, Schmetterlingsgestalt auf. Die Loculamente entwickeln sich inaequifacial, die unteren, größeren Pollensäcke werden durch das Wachstum des Konnektivs gegen die morphologische Oberseite hin verschoben, so daß die Antheren deutlich introrsers erscheinen. An der ausgereiften Thekenwand lassen sich nur noch die kräftige, auffällige fibröse Schicht, das Endothecium, 4—6mal länger als breite Zellen, und die bei der Öffnung der Theken oblitierende papillöse Epidermis (Exothecium) feststellen. Bei der *Dehiszenz* zerreißt das beide Loculamente trennende Septum, und zugleich öffnet sich jede Theke mittels eines seitlichen, beiden Loculamenten gemeinsamen Längsspaltes. Die sphärisch-dreikantigen *Pollen* weisen mit Ausnahme der 3 prominenten Keimporen keine Skulptur auf.

V. Das Gynoeceum und die Frucht.

Mit der Analyse von Bau und Entwicklungsgeschichte des Gynoeceums und der Frucht kommt das letzte und wichtigste Kapitel dieses ersten Teiles zur Behandlung. Es werden hier die bedeutsamsten Tat-

sachen aufgedeckt, die für die späteren Vergleiche mit den *Umbelliferen* die Grundlagen liefern.

1. Entstehung und Gliederung des Gynoeceums.

Die morphologische Interpretation der prinzipiellen Gestaltungsverhältnisse des Stempels von *Myodocarpus* geschieht in ähnlicher Weise, wie sie Leinfellner (40) für eine *Umbellifere, Eryngium planum,* beschrieben hat.

Für die Lösung der Frage, wieweit die Carpelle in die Höhlung des Receptaculums hinabreichen und wie es mit der Beteiligung der Achse am Aufbau des Fruchtknotens steht, muß in erster Linie einmal berücksichtigt werden, daß es bei jungen, ungegliederten Blütenanlagen noch unmöglich ist, eine Unterscheidung in Achsen- und Blattgewebe vorzunehmen. Dies kann man erst, wenn die Ausgliederung der Blütenteile einsetzt. Nun lassen sich zumindest jene tieferen Zellschichten, die an der Ausbildung der Anthophyllanlagen nicht teilnehmen, als achsenzugehörig bezeichnen. In diesen Schichten vollziehen sich aber gerade jene lebhaften, gerichteten Zellteilungen, die zur Bildung von Zellreihen führen, welche in den Flanken schräg nach oben-außen verlaufen. Durch die Tätigkeit dieses Meristems erlangt schließlich der Blütenboden seine konkave Gestalt. Es wird also ein Achsenbecher gebildet, auf dem die äußeren Anthophylle sitzen (Figur 11) und an dessen Längenwachstum die breiten Kelchblattinsertionen sich mitbeteiligen. *Das Receptaculum wird also außen von den herablaufenden Kelchblättern berindet.*

Entscheidend für die Deutung des unterständigen Fruchtknotens ist nun das Verhalten der Carpellanlagen. Diese sitzen genau so schräg auf den innern Flanken des Achsenkruges wie vorgängig außen die Sepalprimordien (Kapitel II). *Die ausgehöhlte Blütenachse wird also nicht nur außen, sondern auch innen von Blattgewebe berindet.* Der Boden der Scheitelgrube ist zunächst nicht in die Carpellanlage einbezogen und bleibt als Rest des Urmeristems erhalten. Bald zeigen sich aber auch an dieser Stelle lebhafte Teilungen, und es wächst aus der Mitte der Konkavität eine Scheidewand empor. Lage und Entstehungsmodus legen die Vermutung nahe, daß sie den Carpellen zugehörig sei. Nun ist auch der letzte Rest des Scheitelgewebes aufgebraucht, und die gesamte Innenfläche der hohlen Blütenachse wird von den Carpellen ausgekleidet. An der reifen Frucht kann man eventuell jene Schichten des Mesocarps, die carpelleigene Bündel führen, sowie das Endocarp als eigentliches Carpellgewebe bezeichnen, indes (ohne morphologisch feststellbare Grenze) die äußeren Mesocarpschichten mit dem Exocarp von Achsen- resp. berindendem Kelchgewebe gebildet werden (Figur 18).

Die Carpelle sind weitgehend miteinander verwachsen. Sie erscheinen nur in ihren späteren Stylopodium- und Griffelabschnitten getrennt. Bald teilen (in Fortsetzung der bereits entstandenen und in die

Länge gewachsenen Scheidewand) zwei einspringende, aus den freien Carpellrändern gebildete echte Septen, in der Mitte zusammenstoßend, die Höhlung des Fruchtknotens vollständig in zwei Fächer. Die Enden dieser verschmolzenen Ränder schwellen seitlich schwach zu den zentralwinkelständigen Plazentarwülsten an.

Der Bündelverlauf beweist den schlauchförmigen Bau der Carpelle. Unterhalb der Fruchtfächer werden die Stränge für die Kelch- und Kronblätter nach außen abgegeben (äußerer Bündelkreis in Figur 14, Figur 15, L_{1-10}). Der in der Mitte verbleibende innere Bündelkreis (Cz in Figuren 14 und 15) zieht — sich zu einem komplexen hadrozentrischen Bündel vereinigend — in die Scheidewand und liegt jenen Bündeln in der äußeren Fruchtknotenwand gegenüber, die den Dorsalmedianus der Carpelle enthalten oder bereits abgezweigt haben (Figur 2, L_1 und Cd, Figur 15, L_1 und L_{10}). Bald tritt im Zentralbündel eine Umlagerung ein: Das Hadrom schiebt sich in Gruppen durch das Leptom hindurch, so daß es schließlich nach außen gegen die Fruchtknotenhöhle zu liegen kommt. Das komplexe Bündel (Figur 19, Cz) gibt sich somit als das *Verschmelzungsprodukt zweier Ventralmediani zu erkennen.* Daß letztere nicht offensichtlich aus der Vereinigung je zweier seitlichster carpelleigener Lateralia entstehen, muß als Abkürzung und Abschleifung der Entwicklung betrachtet werden. Das Zentralbündel spaltet sich erst am Ende des schlauchförmigen Teiles des Stempels, die Funiculusstränge abgebend, in 4 Lateralia auf, die paarweise durch das Stylopodium in die Griffel ziehen.

Es sind nur die verschmolzenen Seitenränder der Carpelle fruchtbar (laterale, submarginale Plazentation). Jedes Carpell bildet bloß zwei Samenanlagen aus, von denen die obere aber regelmäßig verkümmert. Die Höhlung des unfruchtbaren Schlauchabschnittes wird später von der einen, wohlausgebildeten und herabhängenden Samenanlage ausgefüllt. Der Zentralstrang ist das im Fruchtknoten am stärksten ausgebildete Leitbündel, denn er versorgt einerseits die Samenanlagen und löst sich anderseits bei der Fruchtreife als Procarpophor ab.

Der Ausgangspunkt der Fruchtbildung wird also von einem bicarpellaten Fruchtknoten dargestellt. Neben den persistierenden Kelchblättern (Figur 23, Kb) tritt als wichtigstes Akzessorium die bei der Entstehung der Epigynie beteiligte Achse auf.

Das Gynoeceum von *Myodocarpus* kann folgendermaßen eingeteilt werden:

A. *Der nicht-schlauchförmige Teil der Carpelle.*

1. *Die apocarpe Region.* Sie wird aus den freibleibenden Carpellspitzen gebildet und besteht aus Stylopodien, Griffeln und Narben (Figur 17, Stp und G). Die Griffel zeigen innen in der Medianebene eine deutliche Rinne, die Bauchnaht, wo sich die Carpellspreiten eingefaltet

haben. Auf diese Naht ist die morphologische Oberseite der Carpelle reduziert, indes die unverhältnismäßig größere und im Wachstum geförderte Unterseite den ganzen Umfang des Griffels ausmacht.

2. *Die pseudocoenocarpe Region.* Sie ist nur kurz und besteht aus den postgenital durch Papillen verklebenden unteren Stylopodienabschnitten. Sie verschwindet an der reifen Frucht wieder, wenn die Stylopodien eintrocknen und dabei auseinanderweichen. Da die Fruchthöhlen bis in diese hinaufreichen, sind die samenhaltigen Fächer in ihrem obersten Abschnitt an der Fugenfläche apocarp (Figur 17).

3. *Die coenocarpe Region.* Sie enthält jene Abschnitte der Carpelle, die con- oder postgenital miteinander völlig verwachsen. Nach dem Grade der Verwachsung lassen sich zwei Stufen unterscheiden, von denen die erstere bei *Myodocarpus* aber nur während der Entwicklung durchlaufen wird.

a) *Der paracarpe Abschnitt.* Er läßt sich durch die unvollkommene Fächerung charakterisieren. Die Carpellränder sind wohl gegenseitig verwachsen, bilden aber noch keine gemeinsame Scheidewand, so daß der Fruchtknoten noch einfächerig erscheint. Durch das Auswachsen der Ränder gegen die Mitte zu und ihr postgenitales Verschmelzen geht aus diesem Abschnitt (nur durch eine quantitative Ausbildungsstufe unterschieden)

b) *der syncarpe Abschnitt* hervor, d. h. die echt gefächerte, fertile Zone mit submarginalen, zentralwinkelständigen Plazenten. Mit dem Auftreten der Fruchthöhle wird zwangsläufig auch die morphologische Oberseite der Carpelle wieder stärker entwickelt, denn sie bildet ja die Höhlenwände.

B. *Der schlauchförmige Teil der Carpelle.* Er wird durch die congenitale, d. h. nahtlose coenocarpe Verwachsung der Fruchtblätter gekennzeichnet und bildet weitaus den größten Teil der Samenhöhle und den proximal anschließenden Abschnitt der Frucht, an dem die Flügel zur Ausbildung kommen. Sein distales Ende, das an den syncarpen Abschnitt grenzt, läßt sich am Aufspalten des Zentralbündels in Lateralia wenig unterhalb der Plazenten feststellen.

2. Die Achse.

Die Art und Weise der Beteiligung der Blütenachse an der Bildung des unterständigen Fruchtknotens wurde bereits ausführlich im vorangehenden Unterkapitel erörtert.

Es sei hier nur noch kurz einiges über den Bau der Blütenstiele erwähnt, weil diese den Ausgangspunkt für die Leitbündelanalysen bilden. Querschnittserien zeigen, daß ein aus 10 Leitbündeln bestehender äußerer Kreis (Figur 14, L_{1-10}), dessen Stränge sich im Fruchtknoten in die Kelch- und Kronblattbündel verlängern (Figur 15), vorkommt.

Alle 10, oder auch nur die 5 stärkeren, sich oberwärts als Kelchbündel erweisenden Stränge werden auf ihrer Leptomseite von je einem Harzkanal (Figur 15, Ske) begleitet. *Als Besonderheit läßt sich, von diesem äußeren Leitbündelring umschlossen, bei allen untersuchten Arten von Myodocarpus noch ein weiterer, innerer Bündelkreis aus 10, teilweise seitlich verschmolzenen Strängen feststellen* (Figur 14, Cz). Dieser gibt einem in der Längsachse des Fruchtknotens dahinziehenden komplexen Zentralbündel (Figur 15, Cz) seinen Ursprung.

Die meist schwach fünfeckige Querschnittsform der Blütenstiele (Figur 14) entspricht den 5 stärkeren Bündeln des äußeren Kreises. Die Stielepidermis ist bei allen untersuchten Spezies von *Myodocarpus* stets papillös (Figur 16) und das Rindenparenchym (Figur 16, Ri) großzelliger als dasjenige des Mesocarps (Figur 16, M). Harzzellen in zerstreuter Lage kommen oft vor. Der Blütenstiel entwickelt sich während der Fruchtbildung zum verholzten, vertrockneten und elastischen Fruchtstiel.

3. Die Gliederstelle.

Als Gliederstelle (Figur 22, Gl) wird eine zirkuläre Einschnürung und, mit dieser zusammenfallend, zugleich der Übergang des radiär gebauten Blütenstiels (Figur 14, B) ins unterständige, bisymmetrische Gynoeceum bezeichnet. Die Gliederstelle charakterisiert sich einmal durch den Umschlag des Gewebecharakters (Epidermis des Stieles papillös, des Pericarps flach, vgl. Figur 14, B und Fl, Stielrinde großzellig, Mesocarpparenchym kleinzellig, vgl. Figur 16, Ri und M), sodann durch die divergierende, symmetrisch verschieden starke Verlagerung der Leitbündel aus der typisch zentralen Anordnung der Achse (Figur 14, L_{1-10}) ins Pericarp hinaus (Figur 15, L_{1-10}). Die Gliederstelle, reich an kristallhaltigen Zellen, läßt sich bei *Myodocarpus* sehr leicht feststellen, sie bildet die Grenze zwischen Frucht und Fruchtstiel. (Dabei ist jedoch zu beachten, daß die Frucht auch noch Achsengewebe enthält, allerdings harmonisch in die Einheit des Pericarps eingebaut.) Es ist also *unzutreffend,* von einem gegliederten Blütenstiel zu schreiben, wie dies in Diagnosen und Bestimmungsschlüsseln vorkommt.

4. Das Pericarp und seine Bestandteile.

Die vom bleibenden Kelch gekrönte Frucht von *Myodocarpus* (Figur 22) zeigt eine eiförmige, seitlich zusammengedrückte Form und spaltet sich bei der Reife in zwei Mericarpien (Figur 23). Diese tragen auf ihrem Rücken, hauptsächlich unterhalb des sameneinschließenden Gehäuses (Figur 22, F), je einen großen, steifhäutigen Flügel (Figur 22, Fl). Die trockene Fruchtwand enthält Sekretbehälter, die ins Endosperm vorspringen (Figur 18, Sb).

Die Orientierung an der Frucht geschieht folgendermaßen: Die Längsachse, also die Verlängerung des Doldenstiels, wird von dem Gewebe des komplexen Zentralbündels (Fig. 18, Cz, Fig. 23, Cph) eingenommen. Infolge der seitlichen Abflachung der Frucht ist der Durchmesser der Fugenfläche (C in Fig. 1 und 18), d. h. die Ebene, in der die Carpelle miteinander in Verbindung treten, ein paarmal kleiner als diejenige der Medianebene, die beide Rücken der Carpelle verbindet und in der auch, die Abflachung noch betonend, die Flügel liegen. Die Griffel befinden sich apical (distal), die Gliederstelle liegt basal (proximal). An der Frucht selber lassen sich das samenhaltige Fruchtgehäuse (Fig. 23, F) und die Fruchtflügel (Fig. 23, Fl) unterscheiden.

Das Gynoeceum wird von zwei Fruchtblättern gebildet. Eine echte Scheidewand teilt den unterständigen Fruchtknoten in zwei Fächer, von denen jedes eine sterile und eine fertile Samenanlage enthält. Die

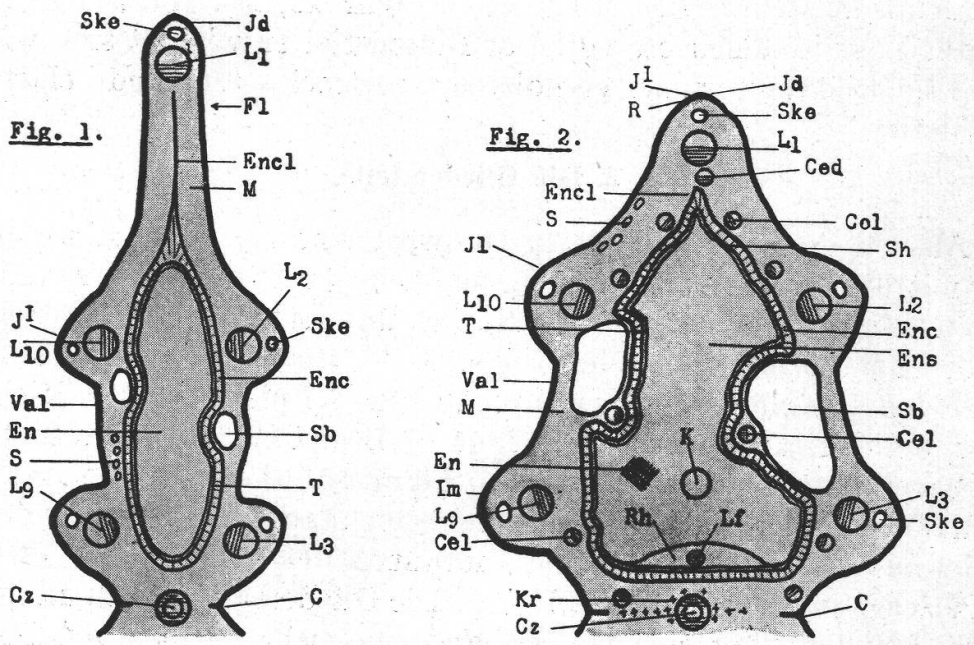


Fig. 1 und 2.
Mericarpien von *Myodocarpus,* halbschematische Querschnitte.

Fig. 1: Übergang des Flügels ins Fruchtgehäuse.

Fig. 2: Fruchtgehäuse.

Besprechung im Text, Abkürzungen auf Seite 112. Vergr. ca. 17mal.

infolge der pentameren Gliederung der äußeren Blütenkreise auftretenden 10 Leitbündel (Figur 15, L_{1-10}) verteilen sich symmetrisch und in sehr charakteristischer Weise auf die beiden Carpelle (siehe unten). Der Bauplan der Frucht bleibt innerhalb der Gattung *Myodocarpus* konstant. Die Früchte der verschiedenen Arten unterscheiden sich nur durch unwesentliche *Ausbildungsmerkmale,* wie absolute Größe, Verhältnis von Länge zu Breite und Flügelform. Diese Merkmale erweisen sich wohl für die Klassifikation, nicht aber für die Phylogenetik von Bedeutung.

Eine Übersicht auf Fruchtknotenentwicklung, artspezifische Form und Dehiszenz der Früchte von *Myodocarpus* gibt Figur 9. Die erste Reihe zeigt die Entwicklung der Blüte und des Fruchtknotens, und zwar a) eine vollständige Blütenanlage von *Mc. crassifolius*, b) und c) Blütenknospen verschiedener Größe von *Mc. lanceolatus*, d) eine Blütenknospe mit Calyptra kurz vor der Anthese von *Mc. pinnatus*, e) eine Blüte von *Mc. Vieillardii* var. *longipes*, f) und g) sich entwickelnde junge Früchte von *Mc. elegans*, h) eine halbreife Frucht von *Mc. involucratus*. Die drei folgenden Reihen zeigen vorerst die artspezifischen Fruchtformen, 2a) und b) von *Mc. elegans*, c) und d) von *Mc. involucratus*, 3a), b) und c) von *Mc. fraxinifolius*, d) von *Mc. crassifolius* und 4a) von *Mc. pinnatus*; sodann die Dehiszenz, 4b) und c) rhexigen gespaltene, basal am Fruchtstiel haftende Mericarpien von *Mc. pinnatus*, d) von derselben Spezies die Mericarpien und das Procarpophor voneinander gelöst.

Außer dem Vorhandensein eines bicarpellaten, epigynen Fruchtknotens mit einsamigen Carpellen und epitropen Samenanlagen sind es besonders das Leitbündelsystem und die damit im Zusammenhang stehenden Rippen und Flügel, die xerocarpische Fruchtwand mit Harzkanälen und Sekretbehältern und die Spaltung in Mericarpien, die einen Vergleich der Früchte von Myodocarpus mit denjenigen der Umbelliferen nahelegen. Die morphologisch-anatomischen Grundlagen dieser Organe und Merkmale müssen deshalb im folgenden genau untersucht und beschrieben werden.

a) Die Form.

Der von der Seite abgeflacht-eiförmige, im Querschnitt proximal breit-elliptische (Figur 15), apical infolge der berindend herablaufenden Kelchblätter mehr fünfeckige *Fruchtknoten* weist an der Fugenfläche zwei von der Gliederstelle an distalwärts laufende Furchen auf (C in Figuren 15 und 18). Sie entsprechen den Carpellgrenzen und vereinigen sich im Stylopodium. Letzteres gehört deshalb schon zur apocarpen Region des Stempels.

Die *Früchte* von *Myodocarpus* sind trocken und strohgelb bis braun gefärbt. Sie tragen apical seitlich die persistierenden Kelchblätter, die das vertrocknete Stylopodium und die zwei geknieten Griffel (Figur 22, Kb, G, Figur 23, Stp) umschließen. Die Kelchblätter erreichen bei einzelnen Spezies knapp den Fruchtscheitel, während sie ihn bei anderen überragen. Die Kelch- und Kronblattmediani ziehen, als Rippen vorspringend, durchs Pericarp gegen den Fruchtstiel hin. Ein großer, angerundeter Flügel, in seiner äußersten Kante ein Leitbündel enthaltend, läuft über den Rücken jedes Carpells (Fl in Figuren 20 und 22). Bis unter die Kelch- und Kronblätter angedeutet, erreicht er erst proximal des Fruchtgehäuses seine maximale Ausbildung. Die Flügel von *Mc. elegans* (Figur 9, 2a) sind im Umrisse vom Kelchansatz an konvex-rundlich. Bei den übrigen Spezies bildet sich jedoch eine laterale Einbuchtung (Figur 9, 3b), weil die Flügel, längs des Fruchtgehäuses schmal ausgebildet, sich plötzlich verbreitern. Sie kehren dann rückläufig zum

Fruchtstiel zurück, so daß basal eine weitere, von beiden Flügeln gemeinsam gebildete Einbuchtung zustande kommt (Figur 9, 4a). Die Fruchtlänge von der Gliederstelle bis zum Apex variiert artspezifisch zwischen 8 und 12 mm, die größte Breite der Flügel beträgt meistens um 8 mm. An den Seitenflächen der Flügel oder an ihrem Übergang ins Fruchtgehäuse weist jedes Mericarp, in mehr oder weniger symmetrischer Weise angeordnet, je eine längsverlaufende, vorstehende, meist gerade, selten geschlängelte Rippe auf (Figur 1, L_1 und L_{10}, Figur 23, J^1). Vier weitere Rippen begrenzen die Commissur.

b) Die histologische Differenzierung des Pericarps.

Der junge Fruchtknoten besteht aus einem peripheren, in Streckung begriffenen Parenchym und einem noch embryonalen Zentrum (Figur 15). Im Laufe der Entwicklung differenziert sich eine kleinzellige, einschichtige *Epidermis* aus, die Spaltöffnungen enthält. Das nach innen anschließende *Mesocarp,* ein assimilierendes Parenchym aus größern, in der Medianebene schwach gestreckten Zellen, unterscheidet sich sehr deutlich von der innersten Pericarpschicht: Das *Endocarp* (Figur 19, Enc) besteht nämlich aus einem Prosenchym, das von getüpfelten und verholzten, 10—30mal längern als breiten Zellen aufgebaut wird. Es bildet mit 3—5 Lagen die Wände der Fruchthöhlen und, etwas großzelliger, die stützende Mittelschicht (Figur 1, Encl) der Flügel.

Kristallzellen, je eine einzige Druse enthaltend, kommen überall zerstreut vor. Angehäuft bilden sie typische *Trennungsgewebe,* indem die absterbenden Zellen unter sich rhexigen leicht den Kontakt verlieren. Diese Funktion besitzen die kristallzellhaltigen Gewebe in der Gliederstelle, ferner bilden sie eine Scheide um das Zentralbündel (die zur Isolation des Procarpophors führt) und eine Trennungsschicht an der Fugenfläche zur Spaltung in die beiden Mericarpien (Figur 2, Kr). Auch in der Basis der Kronblätter (zwecks Lösung der Calyptra) und in dem bei der Dehiszenz zerreißenden Konnektiv der Antheren wurden bereits Kristallzellgewebe beschrieben.

Das Pericarp wird zur Fruchtreife weder fleischig, noch verhärtet es besonders. Durch Austrocknen entsteht aus ihm ein einfaches *Xerocarp.* Dabei treten Gewebespannungen auf, welche die Separierung der Mericarpien und des Procarpophors aktiv auslösen.

c) Das Leitbündelsystem.

Da der Fruchtknoten unterständig ist, müssen im Pericarp carpelleigene Bündel von denjenigen unterschieden werden, die Sepalen, Petalen und Stamina versorgen. Letztere werden durch die 10 aus dem äußeren Bündelkreis (Figur 14, L_{1-10}) des Blütenstiels hervorgehenden und an der Gliederstelle divergierenden Stränge gebildet.

Zwischen der äußeren Gliederung und der Zahl und Anordnung der Leitbündel läßt sich eine einfache *Korrelation* feststellen: Die Zahl der Perianthblätter (Figur 13) stimmt mit derjenigen der Stränge (Figur 15), die durch das Pericarp hinaufziehen, überein. Fünf, nämlich die Leitbündel Nrn. 1, 3, 5, 7 und 9 (Figur 15) führen direkt als Mediani in die Kronblätter. Zwischen ihnen liegen die Leitbündel Nrn. 2, 4, 6, 8 und 10 (Figur 15), welche in die Kelchblätter ziehen. Letztere, *Fibrovasales carinales* oder *Kelchbündel* genannt, besitzen mehr leitende Elemente und begleitende Harzkanäle mit weiterem Lumen (Figur 15). Sie versorgen mittels einer Verzweigung auch die Staubblätter. Die Tatsache, daß die Seitennerven der Sepalen oft schon im Pericarp abzweigen, weist wiederum auf das berindende Herablaufen der Kelchblätter hin. Die *Kronbündel, Fibrovasales suturales,* werden oft schwächer ausgebildet. Die fünf Glieder der äußeren Blütenkreise und die ihnen zugeordneten Leitbündel verteilen sich, ihrer Alternanz entsprechend, ungleich auf die beiden Carpelle: Das innere weist 3 Kelch-, 2 Kron- und 3 Staubblätter, also 3 Fibrovasales carinales ($L_{4,\ 6\ \text{und}\ 8}$) und 2 Fibrovasales suturales auf ($L_{5\ \text{und}\ 7}$), das äußere gerade umgekehrt 2 Kelch-, 3 Kron- und 2 Staubblätter, also 2 Fibrovasales carinales (Figur 2, $L_{2\ \text{und}\ 10}$) und 3 Fibrovasales suturales ($L_{1,\ 3\ \text{und}\ 9}$). Fibrovasales carinales und suturales liegen in den beiden Fruchtblättern also nicht symmetrisch (Figur 15). Ein Kronbündel (L_1 in Figuren 1 und 23) zieht durch den Flügel desjenigen Carpells, welches seitlich noch als Rippen die Fibrovasales suturales 3 und 9 sowie die Fibrovasales carinales 2 und 8 enthält (Figur 2). Das andere Carpell besitzt einen Flügel mit dem Kelchbündel Nr. 6 (Figur 16, L_6) und an seitlichen Rippenbündeln die Fibrovasales suturales 5 und 7 und die Fibrovasales carinales 4 und 6. Da jedoch Rippen sowie Flügel der Fibrovasales carinales und suturales unter sich spiegelbildlich gleich ausgebildet werden, erscheinen die beiden Fruchthälften doch bilateralsymmetrisch (Figur 18).

In den untern Regionen des Gynoeceums werden, sowohl aus Kelch- wie aus Kronbündeln, die *carpelleigenen Stränge* durch Verzweigung frei, und zwar pro Carpell je ein *Dorsalmedianus* (Figur 2, Ced) und 1—5 Paare *Lateralia* (Figur 2, Cel). Es sind schwache, in den innersten Schichten des Mesocarps entspringende Stränge. Der Dorsalmedianus des 2 Sepalen aufweisenden Mericarps entspringt dem Kronbündel Nr. 1 (Figur 2), derjenige der andern Fruchthälfte dem Kelchbündel Nr. 6. Oft besitzt das eine Carpell 1 oder 2 Paare Lateralia mehr als das andere.

Das *komplexe Zentralbündel* (Cz in Figuren 2 und 18) muß auch zu den carpelleigenen Bündeln gerechnet werden, da es aus den *Ventralmediani* besteht. Es versorgt die Samenanlagen und zieht, in 4 Lateralia aufgespalten, in die Griffel hinauf. Im Stylopodium tritt dann von jeder Rückenseite, über die Fruchthöhle zentripetalwärts führend, je der

Dorsalmedianus zwischen sie und reicht als Medianus des Griffels bis in die Narbe hinauf.

d) Das Procarpophor.

Da die Carpelle in ihrem größten Teil einen schlauchförmig-coenocarpen Bau aufweisen, treten an der Fugenfläche zwei mehr oder weniger stark verschmolzene *Ventralmediani* auf. Diese entstehen basal nicht aus der Vereinigung je zweier seitlichster Lateralia der Carpelle, sondern infolge einer abgeschliffenen Entwicklung direkt aus dem innern Bündelkreis des Doldenstiels (Figur 14, Cz). Zuerst noch hadrozentrisch gebaut, schieben sich bald vier den Gefäßteilen der Lateralia entsprechende Hadromgruppen durchs Leptom paarweise nach außen, so daß dann die Orientierung dieser verschmolzenen Ventralmediani den übrigen carpelleigenen Bündeln entspricht, d. h. daß das Xylem stets der Fruchthöhle zugewendet ist. An der Grenze zwischen der schlauchförmigen und der syncarpen Region bricht das dicke Zentralbündel unvermittelt ab. Nur vier schmächtige Hadromgruppen verlängern sich paarweise in die Griffel.

Das Zentralbündel wird von einer *Scheide* kristallhaltiger Mesocarpzellen umgeben, die bei der Aufspaltung der Frucht durch Zerreißen das *Procarpophor* isolieren. Dieses steht dann als verholztes Säulchen (Figur 23, Cph) zwischen den Mericarpien, hält diese aber nicht in der Art fest, wie es später noch kurz für die *Umbelliferen* näher beschrieben wird (II. Teil, Kapitel I).

Die Teilfrüchtchen bleiben noch eine Zeitlang durch die Fibrovasales carinales und suturales mit ihrer Basis auf dem Fruchtstiel stehen (Figur 9, 4c). Das schlanke, apical schwach keulenförmige, bis 1 cm lange Procarpophor (Figur 23, Cph) läßt nach der Spaltung der Frucht an jeder Fugenfläche eine Rinne zurück. Es bricht sehr leicht an seiner verschmälerten Basis ab (Figur 9, 4d) oder bleibt öfters auch mit einem der Mericarpien verbunden.

e) Rippen und Flügel.

Die Sepal- und Petalbündel (Fibrovasales carinales und suturales, L_{1-10} in Figur 15) stellen die Grundlage dar für die Rippen- und Flügelbildungen des Pericarps.

Die *Rippen* werden hauptsächlich an der reifen Frucht nach der Xerocarpbildung deutlich, wenn Epidermis und äußerste Schichten des Mesocarpes collabieren (Figur 20, R). Es handelt sich dabei um die suturalen Leitbündel Nrn. 3, 5, 7 und 9 und die carinalen Stränge Nrn. 2, 4, 8 und 10, die mitsamt dem umgebenden Mesocarp vorstehen. Die Rippen der Bündel Nrn. 2 und 5, 7 und 10 verlaufen proximal auf

der Flügelfläche, distal (wenn im Innern durch Auseinanderweichen der Endocarplamellen die Fruchthöhle entsteht) an der Flügelbasis oder auf dem Fruchtgehäuse, so z. B. L_{10} in Figur 20. Die Rippen der Bündel 3 und 4, 8 und 9 hingegen ziehen, eng aneinandergeschmiegt, die Fugenfläche begrenzend, vom Fruchtstiel zum Fruchtscheitel (z. B. L_9 in Figur 18).

Strang Nr. 1, ein Petalbündel, begrenzt denjenigen *Flügel,* der zwischen zwei Kelchblättern endigt (Figur 22, links), also zu dem zwei Sepalen tragenden Carpell gehört. Strang Nr. 6, ein Sepalbündel, bildet den Flügel des andern Mericarps und hört unter der Mitte eines Kelchblattes auf (Figur 22, rechts). Die Flügel entwickeln sich hauptsächlich basal, unter dem Fruchtgehäuse. Oberwärts reichen sie, mit einer charakteristischen lateralen Einrandung (exkl. *Mc. elegans*), an Breite stetig abnehmend, bis unter den Kelch, zuoberst schließlich zu endocarplosen Rippen reduziert (Figur 18, Fl). Als Mesocarpleisten angelegt, bildet das Endocarp während des Flächenwachstums der Flügel von der Wand der Fruchtknotenhöhlen aus eine prosenchymatische Lamelle mit stützender Funktion (Figur 1, Encl.). Die Querschnittsform der Flügel ist nadelförmig, verjüngt sich zentrifugal immer mehr, um am Rande, in dem sich das Leitbündel befindet, schwach anzuschwellen (Fig. 1, L_1). Die Oberfläche wird von der vertrockneten, oblitierten oder aufgesprungenen Epidermis gebildet. Darunter liegen 2—3 Mesocarpschichten und die elastische, 3- bis 4-, basal bis 7-schichtige und also im Querschnitt die Hauptmasse einnehmende Endocarplamelle, bestehend aus uncollabierten, verholzten Zellen mit einer extrem prosenchymatischen Form und einer sehr regelmäßigen, diagonal oder senkrecht zur Fugenfläche orientierten Schichtung.

f) Die Harzkanäle.

In überaus charakteristischer Weise finden sich bei *Myodocarpus* die Harzkanäle ausgebildet und angeordnet. Meistens einzeln, seltener bei stark entwickelten Strängen zu 2—3 oder besonders weitlumig, begleiten sie, sehr regelmäßig auf der morphologischen Unterseite (außerhalb des Leptoms) gelagert, die Leitbündel in Blütenstiel, Pericarp (Figur 15, Ske), Griffeln, Filamenten, Kelch- und Kronblättern. Im jungen Fruchtknoten, besonders im Stylopodium, lassen sich daneben noch weitere Harzkanäle in zerstreuter Lage und ohne Beziehung zu Leitbündeln feststellen. Sie stehen teils durch Verzweigung mit den extravasalen Hauptkanälen in Verbindung, oder aber auch ganz isoliert. Die Harzgänge können in unreifen Früchten viel deutlicher wahrgenommen werden als in reifen, weil sie in letzteren öfters durch Oblitieren verschwinden (Figur 18). Die Harzkanäle entstehen schizogen und werden von einem flach- und kleinzelligen Endothel ausgekleidet.

g) Die Sekretbehälter.

Nebst zerstreuten Sekretzellen (Figur 1, S) treten im Fruchtgehäuse in größerer Anzahl 2—3 mm große, rundliche Sekreträume auf. Sie liegen dichtgedrängt zwischen Meso- und Endocarp um die Fruchthöhle herum (Sb in Figuren 2 und 18) und enthalten ein moschus- und anisartig duftendes ätherisches Öl.

Wie die Harzkanäle während der Fruchtknotenentwicklung schizogen entstehend, wölben diese Sekretbehälter später bei ihrem Größerwerden Testa, Endocarp und Mesocarp, nicht selten sogar carpelleigene Lateralia (Figur 2) gegen das Endosperm vor, in diesem tiefe Cavernen erzeugend. Auch nach außen zerklüften sie die Fruchtwand, so daß sie bei Arten mit besonders dünnem Pericarp an der Oberfläche als Konvexitäten vortreten.

5. Das Stylopodium.

Das Stylopodium sitzt dem genau genommen perigynen Fruchtknoten als oberständiger und nur von Carpellgewebe gebildeter Teil auf (Figur 17, Stp), von einem auffällig kleinzelligen Drüsenparenchym gebildet, das nebst diffus verteilten Harzkanälen auch vereinzelte Kristallzellen enthält. Der sezernierte Nektar liegt in den Blüten auch kurzrüßligen Insekten frei zugänglich. Die Epidermis ist stark papillös. Das Stylopodium weist über der Insertion des Kelches eine zirkuläre Einschnürung auf und verbreitert sich dann, wulstig vortretend. Die Furchen der Fugenfläche vereinigen sich in ihm, so daß zwei, den Carpellen entsprechende Abschnitte entstehen, die sich kurzkegelig in die Griffel verjüngen. Oberwärts also apocarp, verkleben diese Abschnitte proximal pseudocoenocarp durch Epidermispapillen. Beim Eintrocknen trennen sie sich jedoch wieder; *die Fruchthöhlen reichen somit bis in die apocarpe Region der Carpelle hinauf*. Das Innere jedes der beiden Stylopodien wird von 2 Lateralia, die aus dem Zentralbündel entspringen, und dem carpelleigenen Dorsalmedianus griffelwärts durchzogen.

6. Griffel und Narben.

Griffel und Narben stellen einen Bestandteil des apocarpen Abschnittes des Gynoeceums dar, erstere divergieren hakig in der Medianebene (Figur 17, G). Im Gegensatz zum kleinzelligen Stylopodium und ohne vermittelnden Übergang bestehen sie aus einem großzelligen, Harz- und Kristallzellen enthaltenden Parenchym mit deutlicher Epidermis. Sie werden von je einem Dorsalmedianus und zwei Lateralia der Carpelle durchzogen. Die Lateralia legen sich distal dem Dorsalmedianus an oder keilen aus, indes ihre Harzkanäle mit demjenigen des Dorsalmedianus bis in die Narbe vordringen. Die bogig gekrümmten Narben besitzen eine schwach papillöse Oberfläche.

Die Griffel zeigen im Querschnitt die charakteristische Hufeisenform eingefalteter Carpellränder mit einer epidermisausgekleideten Bauchnaht (Figur 13, G).

Die Griffel persistieren wie die Kelchblätter und können durch ihre hakige Form gegebenenfalls zur Zoochorie der Früchte beitragen.

7. Die Samenanlage.

Pro Carpell werden in der innern-obern Ecke, wo die syncarp verwachsenen Carpellränder die Plazenten gebildet haben, je zwei Samenanlagen ausgegliedert. Die obere davon wird aber schon früh in der Entwicklung gehemmt und oblitiert, während die untere, wohl ausgebildete, bald den ganzen Raum der vorwiegend schlauchförmigen Fruchtknotenhöhle einnimmt. Sie ist hängend-anatrop, mit ventraler Raphe (epitrop).

Der lange Funiculus enthält einige Tracheen (Figur 2, Lf), die dem Zentralbündel entspringen. Er verläuft der Fugenfläche entlang basalwärts und biegt in der Chalaza um 180 Grad nach außen-oben, so daß in der anatropen Samenanlage der protoplasmareiche, den großen Embryosack umschließende Nucellus wieder parallel zum Funiculus distalwärts steigt. Es ist nur ein aus großen Zellen bestehendes Integument vorhanden, das in Plazentanähe die Mikropyle bildet.

8. Der Same.

Der Same besitzt, weil vom Pericarp dauernd eingehüllt, die Form des Fruchtgehäuses und eine häutige, einschichtige und relativ kleinzellige Testa (Figur 20, T), die dem Endocarp wohl anliegt, jedoch nicht mit diesem — wie bei andern *Araliaceen* — zu einem Spermatoderm verwächst.

Das dicht mit Reservestoffen (hauptsächlich Ölen) angefüllte, mächtige Endosperm (Figur 20, En) umschließt den in seinem Scheitel eingebetteten, kleinen und noch wenig ausgebildeten Keimling vollständig (Figur 17, K).

9. Der Fruchttyp.

In der Postanthese verhält sich *Myodocarpus* insofern nicht dem als typisch hinzustellenden Verhalten der Angiospermen gemäß, als Kelch und Griffel ausgesprochen persistieren (Figur 23, Kb und G). Sie finden sich also an der reifen Frucht, letztere als Bestandteile der Carpelle, erstere durch das am Aufbau der Frucht beteiligte Achsengewebe mit den Fruchtblättern verbunden. Da man nur jene Früchte echt nennen darf, die aus Carpellgewebe hervorgehen, müssen diejenigen von *Myodocarpus* als Scheinfrüchte (Pseudofructus) bezeichnet werden. An ihrer Bildung beteiligen sich die Achse (durch die Unterständigkeit des Fruchtknotens) und die Kelchblätter (durch ihre periphere Berindung).

Es zeigt sich ganz generell, daß die unterständigen Fruchtknoten die Gestaltungsverhältnisse der oberständigen wiederholen, daß die Früchte eben weniger morphologisch als funktionell-ökologisch eine Einheit darstellen. Besonders bei der Reife werden sich die hypo- und epigynen Früchte oft sehr ähnlich. Dies ist die Folge jener entwicklungsphysiologischen Erscheinung, wonach sich im Raume des Fruchtknotens die Gewebe, gleichgültig, ob sie nun der Achse, den Carpellen oder den berindenden Kelchblättern zugehören, *ortsgemäß*, d. h. zu Fruchtgewebe mit bestimmten einheitlichen Eigenschaften, entwickeln. *Sowohl herkunftsgemäßes Achsen- und Kelchgewebe werden, wie das Carpellgewebe, zum typischen Pericarp differenziert. Morphologisch aber sind Früchte aus ober- und unterständigen Fruchtknoten nun einmal nicht homolog!*

Nebst der Samenbildung finden auch im Pericarp Umwandlungen und Streckungswachstum statt: Die Epidermis des Fruchtknotens differenziert sich bei *Myodocarpus* nicht zu einem ausgeprägten Exocarp; aus der assimilierenden Mittelschicht jedoch das leitbündelenthaltende Mesocarp, und aus der inneren Epidermis und der innersten angrenzenden Zellagen das verholzte Endocarp. Alle drei Schichten, die zwei äußeren parenchymatisch, die innere prosenchymatisch, sind xerocarpisch ausgebildet, d. h. sie trocknen während der Fruchtreife ohne besondere Veränderungen ein.

Die Früchte von *Myodocarpus* setzen sich aus echt verwachsenen Carpellen zusammen und gehören deshalb zu den Coenocarpia. Da sie bei der Reife längs in samenhaltige, den Carpellen entsprechende Teilfrüchtchen zerfallen, werden sie den *Schizocarpia eufrangentia mit nuciformem Pericarp beigeordnet* (eufrag = scheidewandspaltig).

Die Mericarpien bleiben geschlossen. Es ist eine generelle Erscheinung, daß sich einsamig gewordene Früchte oder Teilfrüchtchen nicht mehr öffnen und an Stelle der Samen die Ausbreitung übernehmen.

10. Die Dehiszenz.

Während der Fruchtreife verholzen alle Zellen der Fugenfläche (Figur 21, M). Beim Eintrocknen der Frucht treten dann in dieser Gegend Gewebespannungen auf. Dies führt zu einem Zerreißen der das Zentralbündel umgebenden und auch in der ganzen Fugenfläche sich befindenden Kristallzellen. Dadurch werden die beiden Mericarpien voneinander getrennt und zugleich auch das Procarpophor von ihnen gelöst (Figuren 21 und 23). Ist dies geschehen, so fallen die Spaltfrüchtchen nicht etwa ab; sie verweilen noch einige Zeit am Fruchtstiel, durch die Fibrovasales mit dessen äußerem Bündelkreise verbunden (Figur 23). Auch das Procarpophor, morphologisch Gewebe beider Mericarpien enthaltend und an ihrer Commissur eine Furche hinterlassend, bleibt als Verlängerung des inneren Bündelkreises stehen (Figur 23, Cph). Es ist

ungeteilt und trägt die beiden Mericarpien nicht apical nach Art der *Umbelliferen*. Die Spaltung der Frucht geht in jenen Fällen nicht so leicht vor sich, in denen ein seitliches Kelchblatt des drei Sepalen tragenden Carpells mit seiner breiten Basis etwas über die Fugenfläche aufs andere Mericarp hinüberragt, somit bei der Trennung zuerst zerrissen werden muß. Jedes Carpell erhält bei der Teilung sein Stylopodium und den nach außen gekrümmten Griffel (Figur 23). Die Kelchblätter verteilen sich ungleich (Figur 23, links zwei, rechts drei Sepalen). Gar nicht selten bleibt das Procarpophor an einem der Mericarpien haften. Der Fruchtstiel ist inzwischen verdorrt und elastisch geworden. Ebenfalls mit Hilfe von Kristallzellen findet bei Erschütterungen schließlich noch die Lösung der Teilfrüchtchen und des Procarpophors vom Fruchtstiele statt (Figur 9, 4d).

Es kommen verschiedene *Verbreitungsmittel* in Betracht. Selten ist bei der Trennung in die Mericarpien die Gewebespannung so groß, daß die Teilfrüchtchen weggeschleudert werden. Neben dieser *Autochorie* kommt infolge der gekrümmten Griffel und der Kelchblätter gegebenenfalls auch eine *epizoische* Verbreitung in Frage. Am wichtigsten wird jedoch (falls überhaupt eine Verbreitung eintritt) die *Anemochorie* sein. Infolge des einseitigen Flügels (Figur 9, 4d) beschreiben die Mericarpien von *Myodocarpus* beim Fallen schnell-kreisende, das Fruchtgehäuse fast waagrecht legende Bewegungen. Dadurch verzögert sich die Fallgeschwindigkeit und die Schwebezeit wird entsprechend verlängert, so daß die Teilfrüchtchen vom Winde verweht werden können.

II. Teil:

Die Phylogenie des Fruchttyps der Umbelliferen.

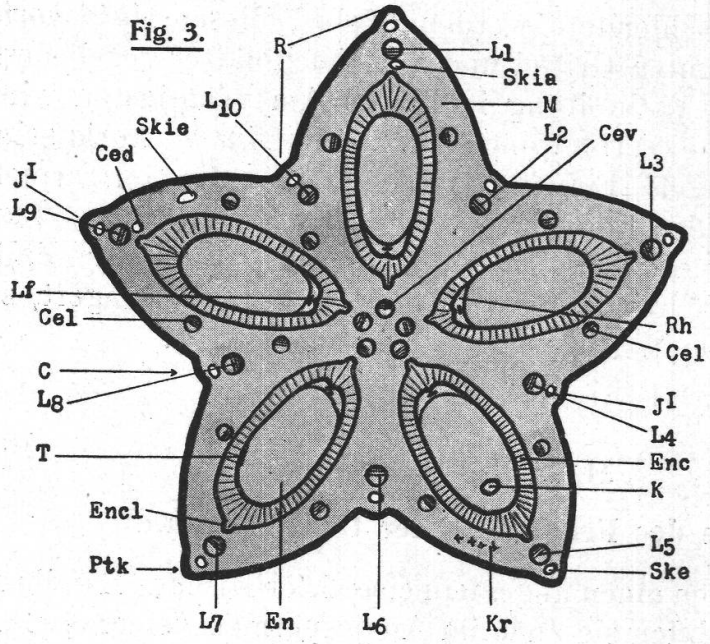
Die *Umbelliferen* weisen einen ungemein charakteristischen Bau ihrer Früchte auf. Deswegen bilden sie auch im Angiospermensystem eine so gut abgegrenzte, in sich geschlossene, homogene und natürliche Gruppe. Auf Grund der Früchte fällt es meistens auch leicht, eine Pflanze sofort als *Umbellifere* zu erkennen. *Wie nun die Morphogenese dieses allen Umbelliferen gemeinsamen Bauplanes der Frucht im Laufe der Phylogenie aus den Vorfahren der Araliaceen heraus stattgefunden hat, soll in diesem Teil der Arbeit anhand typologischer Progressionsreihen dargestellt werden.*

Um Vergleichsmöglichkeiten zu erhalten, mußten eine Reihe von *Araliaceen-* und *Umbelliferen*-Früchten untersucht werden. Während bei letzteren neben eigenen Analysen stets auf das vorhandene Fruchtsystem von Drude (15) zurückgegriffen werden konnte, waren die *Araliaceen*-Früchte anatomisch ungenügend, ja bezüglich mehrerer hier verwerteter Merkmalskomplexe teilweise noch ganz unbekannt. Früchte,

möglichst von verschiedenen Tribus und abweichenden Genera (in einigen Fällen auch Stadien der Blütenentwicklung), wurden von 60 verschiedenen *Araliaceen*-Spezies aus 28 Genera und von 77 verschiedenen *Umbelliferen*-Spezies aus 58 Genera mit dem Mikrotom geschnitten. Es sind dies die in den folgenden Kapiteln genannten Spezies und Genera. Das Material entstammt der Neu-Caledonien-Sammlung Däniker's (Lit. 8), dem Herbarium generale der Universität Zürich, dem Botanischen Garten Zürich und der einheimischen mitteleuropäischen Flora.

I. Der typische Fruchtbau der Araliaceen und Umbelliferen.

Als Ausgangspunkt dieser organphyletischen Betrachtung ist es notwendig, einerseits den *Fruchttyp der Araliaceen,* anderseits denjenigen der *Umbelliferen* festzulegen.



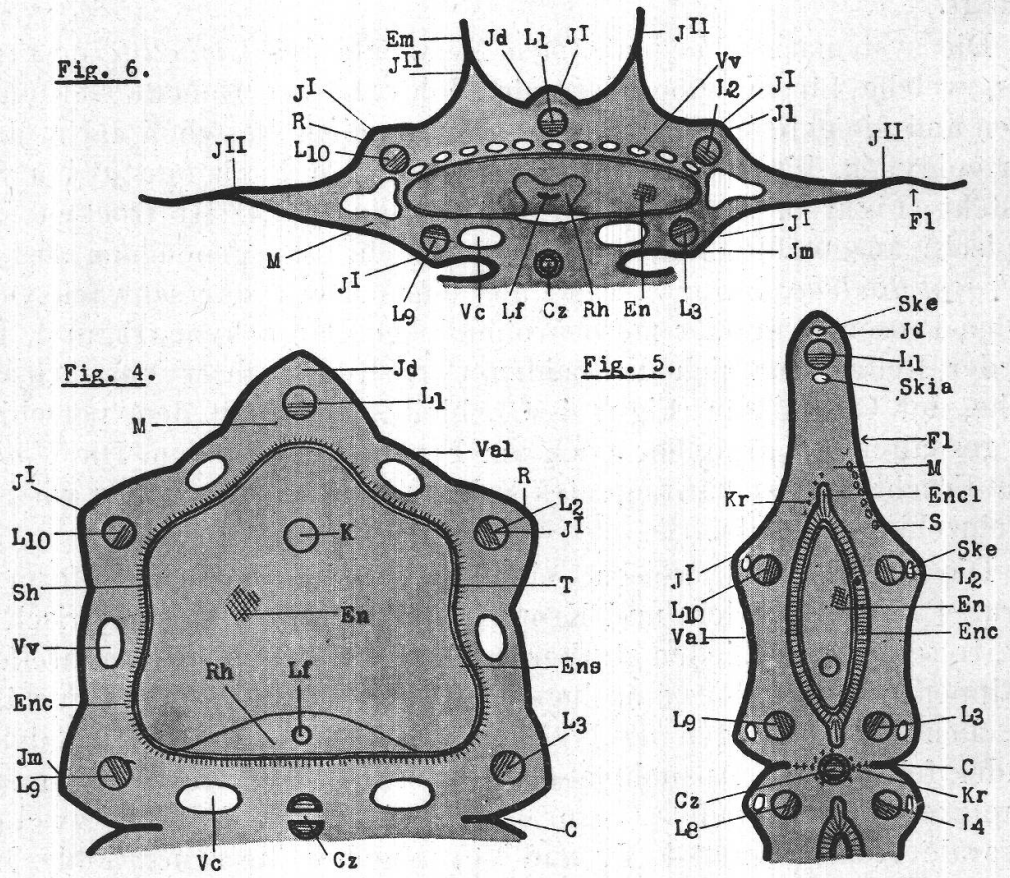
Figur 3.
Typische *Araliaceen*-Frucht, halbschematischer Querschnitt. Besprechung s. Text S. 38/39. Abkürzungen S. 112. Vergr. ca. 20mal.

Der Fruchttyp ist eine für die sinnliche Wahrnehmung in der Natur existierende, nach theoretischen Gesichtspunkten ausgewählte Form, welche einen bestimmten Begriff charakterisiert und veranschaulicht, (nicht ein theoretisch konstruiertes Fruchtbild, das alle in der Familie vorkommenden primitivsten Merkmalsausbildungen in sich vereinigt).

1. Der Fruchttyp der Araliaceen.

Die typische *Araliaceen*-Frucht geht aus einem unterständigen Fruchtknoten hervor und zeigt einen aktinomorphen Bau (Figur 3). Die Anzahl der Carpelle erscheint noch nicht so fixiert wie bei den *Umbelliferen,* als Typus müssen 5 coenocarpe Fruchtblätter hingestellt werden, von denen jedes nur einen Samen ausbildet (Figur 3, En). Sie ist eine als

Ganzes abfallende Steinfrucht (Drupa) mit einem fleischigen Mesocarp (Figur 3, M) und einem verholzten, prosenchymatischen Endocarp (Figur 3, Enc). Letzteres bildet die seitlich abgeflachten Pyrenen, deren Außenkanten (Figur 3, Encl) das Mesocarp kielig vorwölben (Figur 3, Ptk). Die 10 Leitbündel der Kelch- und Kronblätter (Figur 3, L_{1-10}) verteilen sich symmetrisch, je eines pro Kiel und eines pro Furche (Figur 3, C). Sie werden auf ihrer morphologischen Unterseite von Harzkanälen (Figur 3, Ske) begleitet. Carpelleigene Bündel umgeben die Fruchtfächer in größerer Zahl (Figur 3, Ced und Cel). Vor den inneren



Figuren 4, 5 und 6.
Vergrößerung ca. 17mal.
Mericarpien von *Umbelliferen,* halbschematische Querschnitte.
Typischer Bauplan (Figur 4).
Abwandlungen: Figur 5 = primitive Stufe, seitlich abgeflacht, mit Putamina,
Figur 6 = abgeleitete Form, vom Rücken her abgeflacht.
Besprechung im Text, Seite 40, Abkürzungen Seite 112.

Putamenkanten finden sich im Zentrum der Frucht 5 carpelleigene Ventralmediani (Figur 3, Cev).

Dieser *Araliaceen*-Fruchttyp ergibt die Grundlage für das Verständnis der *Umbelliferen*-Früchte; er ist unter anderem verwirklicht innerhalb der Genera *Schefflera, Polysias* und *Aralia.*

2. Der Fruchttyp der Umbelliferen.

Die Früchte der *Umbelliferen* werden seit langem untersucht. Sie bilden kontinuierlich sich abwandelnde Merkmale aus, welche die einzige Grundlage zu einer wesensmäßigen Unterteilung dieser großen Familie ergeben. Aus diesem Grunde stellen die *Umbelliferen* bezüglich ihrer Früchte wohl eine der am besten bekannten größeren Angiospermenfamilien dar, und es mußte ihrer feinen Organisation wegen eine besondere Nomenklatur geschaffen werden, die natürlich auch für homologe Bildungen bei den *Araliaceen* oder anderer Familien in Anwendung gelangt.

Die systematisch bedeutsamen Merkmale des *Umbelliferen*-Fruchttyps, welche für die überwiegende Mehrzahl der Genera Geltung besitzen und die gemeinsame Organisation angeben, bestehen darin, daß in dem epigynen, bicarpellaten Fruchtknoten pro Fach nur je ein Same entsteht (Figur 5, En). Das Mesocarp (Figur 4, M) ist trocken (xerocarpisch) ausgebildet, das Endocarp besteht (ausgenommen bei den *Hydrocotyloideae,* Figur 5, Enc) aus einem meist nur schwach verholzenden Prosenchym oder mesocarpähnlichen Parenchym (Figur 4, Enc). Bei der Reife lösen sich die beiden Carpelle in ihrer Verwachsungsfläche, der Commissur (Figur 4, C), bleiben aber mit dem verschieden tief gespaltenen Carpophor noch am Fruchtstiele hängen. Die *Umbelliferen*-Frucht ist ein eufrangentes Schizocarpium, sie zerfällt wieder in die einzelnen Carpelle.

Die Mericarpien weisen eine halbrunde Querschnittsform auf (Figur 4). Die 10 Kelch- und Kronleitbündel, bilateralsymmetrisch verteilt, treten in verschieden starker Ausbildung stets als Bestandteile der in Rippen (Figur 4, R) vorspringenden Juga primaria auf (Figur 4, J^{I}). Zwischen diesen liegen die Valleculae (Figur 4, Val). Carpelleigene Bündel fehlen, mit Ausnahme des eine Sonderstellung einnehmenden komplexen Zentralbündels (Figur 4, Cz). Vier valleculäre und zwei commissurale Vittae (Figur 4, Vv und Vc) umgeben die Fruchthöhle. Harzkanäle fehlen in der ausgereiften Frucht. Das Endosperm (Figur 4, En) wird von der Raphe (Figur 4, Rh) nur schwach ausgehöhlt.

II. Merkmalsphyletik.

Offensichtlich handelt es sich bei den im vorgängigen Kapitel für die *Umbelliferen* als charakteristisch hingestellten Merkmalen ausnahmslos um *abgeleitete, teilweise sekundär wieder einfache und scheinbar primitive Bildungen. Die Entwicklungszüge bestehen eben nicht nur in komplikativen, sondern auch in reduktiven Progressionen, und letztere, auch Regressionen genannt, führen wieder zu einfachen, oft den primitiven Ausgangsformen ähnlichen Ausbildungen.* Nach der Theorie der primitiven und abgeleiteten Merkmale, wie sie besonders von A. Engler

konsequent in seinem *Stufensystem* ausgebaut wurde, kann man nun zu jedem dieser abgeleiteten Merkmale des *Umbelliferen*-Fruchttyps korrespondierend und homolog ein oder meist mehrere, ursprünglichere, teilweise aber auch noch weiter abgeleitete Ausbildungsstufen angeben, und zwar einerseits rein theoretisch oder auf der Kenntnis ähnlicher Entwicklungszüge innerhalb des Angiospermen beruhend, anderseits aber auf Grund konstant abweichender, besonders primitiver oder abgeleiteter Genera, abnormer Variabilität und schließlich teratologischer Erscheinungen bei den *Araliaceen und Umbelliferen.* Von großem Interesse sind deshalb in diesem Zusammenhang diejenigen Abweichungen vom *Araliaceen*-Fruchttyp, die, bei einzelnen Genera spezifisch auftretend, in Richtung auf die *Umbelliferen* hinweisen, ebenso die primitivste Unterfamilie der *Umbelliferen,* die *Hydrocotyloideae,* die noch am meisten *Araliaceen*-Merkmale zeigen.

1. Orientierung und Bau der Samenanlagen.

Die Samenanlagen der *Araliaceen* zeigen große Ähnlichkeit mit denjenigen der *Umbelliferen :* Die Plazenten stehen zentralwinkelständig in den oberen Ecken der Fruchtfächer (bei den pseudomonomeren und den monocarpellaten Gynoecien hingegen parietal). Die anatropen Samenanlagen hängen mit ventraler Raphe, also epitrop, die Mikropyle oben-außen. Bei einigen *Araliaceen* und *Umbelliferen* weist der Funiculus obturatorähnliche Wucherungen auf.

Die Samenanlagen sind unitegmisch und tenuinucellat gebaut. Das Integument wird ziemlich dick. Der Nucellus, bei den *Araliaceen* mehrzellreihiger als bei den *Umbelliferen,* verschwindet früh. Neben 8-kernigen kommen auch 16-kernige Embryosäcke vor, ihre Entwicklung zeigt beträchtliche Unterschiede.

Während bei den (allerdings noch unzulänglich untersuchten) *Araliaceen* bis jetzt stets nur eine Archesporzelle vorgefunden wurde, weisen die Umbelliferen als sekundäre Bildung und in Abweichung vom typischen Verhalten teilweise ein vielzelliges Archespor und 4, 2 oder 1 Makrosporen auf, wie dies bei verschiedenen primitiven Familien, dann aber auch wieder bei höheren Sympetalen der Fall ist.

Bei *Araliaceen* und *Umbelliferen* entwickelt sich das Endosperm nuklear; es wird relativ mächtig (Figuren 4 und 20, En), während der Keimling im allgemeinen eher klein bleibt (Figur 4, K).

Beide Familien stimmen also, abgesehen von Abweichungen im embryologischen Bereiche, wie sie öfters schon bei nächstverwandten Spezies auftreten, in Orientierung und Bau der Samenanlagen weitgehend überein; die *Araliaceen* nehmen diesbezüglich eine nur wenig primitivere Stufe ein. Ursprünglichere Ausbildungen obgenannter Merkmale müssen bei den typologischen Vorgängern der *Umbellifloren,* den *Rosales-Myrtales,* gesucht werden (vgl. Tabelle 1).

2. Die Reduktion der Samenzahl.

Es ist im Bereich der Lebewesen eine allgemeine Tatsache, daß bei abgeleiteten Organismen die Fekundität zurückgeht. Bei den *Araliaceen* und *Umbelliferen* liegen die Verhältnisse auch so, d. h. ihre einsamigen Carpelle leiten sich von vielsamigen ab. Dies geht aus morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Hinweisen hervor. *In den Umbellifloren liegen die Endglieder von Reduktionsreihen vor,* wie sie von vielen Entwicklungszügen im Angiospermensystem her bekannt sind. Es sei hier lediglich an die *Cruciferen* (wo vielsamige Kapseln, zweisamige Spaltfrüchte und einsamige Schließfrüchte vorkommen) sowie an die analogen Verhältnisse bei den Hülsen der *Leguminosen* erinnert.

Einen Anhaltspunkt für die richtige Deutung der Einsamigkeit gibt die Tatsache, daß im Verlaufe der Ontogenese sowohl bei *Araliaceen* wie bei *Umbelliferen* jedes Carpell zwei, infolge verschiedener Funiculuslänge übereinander liegende Samenanlagen ausdifferenziert. Die obere oblitiert jedoch früh. Nun deuten aber solche rudimentäre Samenanlagen stets auf eine früher vollkommenere Ausbildung hin. Nur die untere Samenanlage, die bald die ganze Fruchtknotenhöhle ausfüllt, entwickelt sich normalerweise zu einem Samen. In abnorm vergrünten Blüten fand man aber auch schon die zweite Samenanlage gut entwickelt. Selten entstehen aus ihnen wohlausgebildete Samen. Zweisamige Mericarpien, bereits von *Astrantia major* und *Heracleum Sphondylium* beschrieben, fand ich bei *Fatsia japonica* und *Hydrocotyle bonariensis.* Sie stellen atavistische Variationen dar.

Eine konstant zweisamige Frucht mit falscher Scheidewand soll *Wardenia,* eine wenig bekannte *Araliacee* aus Malakka, besitzen. Es ist zu bezweifeln, daß die vielleicht pseudomonomere Frucht morphologisch richtig interpretiert sei; die genaue Fruchtanalyse fehlt mir, überdies steht die Familienzugehörigkeit dieser Gattung nicht endgültig fest.

Die obigen Ausführungen legen also den Schluß nahe, daß *sich die Einsamigkeit der Umbellifloren-Carpelle von der Mehrsamigkeit ableitet.*

3. Der Übergang von der Ober- zur Unterständigkeit.

Die Unterständigkeit des Fruchtknotens leitet sich gemäß unseren heutigen Ansichten über die Richtung der phylogenetischen Entwicklung von der oberständigen Stellung ab. Es handelt sich auch hier um eine allgemeine Entwicklungstendenz, die, wie etwa die Stufe der Sympetalie, an den verschiedensten Stellen des Angiospermensystems in Erscheinung tritt, ohne daß deswegen nähere Verwandtschaft vorzuliegen braucht.

Auf Hawaii kommt eine *Araliacee* mit konstant oberständigem Fruchtknoten vor: *Pterotropia gymnocarpa.* Ihre Früchte (Eufructus) dürfen deshalb nicht mit denjenigen der übrigen *Araliaceen* (Pseudofructus) homologisiert werden. Die andern beiden Spezies dieser Gattung

weisen mittelständige Fruchtknoten auf. Überhaupt lassen sich bei vielen Genera (vergleiche *Myodocarpus,* Figur 17), auch bei *Hedera Helix,* der einzigen in Mitteleuropa einheimischen *Araliacee,* alle Übergänge von der Peri- bis zur Epigynie finden. Wenn man die Fruchtknoten der restlichen *Araliaceen* und sämtlicher *Umbelliferen* als epigyn bezeichnet, so ist dies ferner in jenen Fällen nicht korrekt, in denen gut entwickelte Stylopodien vorliegen. Diese stehen über der Insertion der Staubblätter, die Stellung wird auch in diesen Fällen treffender mit perigyn bezeichnet.

Während der Ontogenie läßt sich die Entwicklung der Epigynie aus der Hypogynie nicht mehr so direkt und schön verfolgen wie etwa bei *Cactaceen.* Dazu ist die Entwicklung schon zu stark abgeschliffen. Die Carpelle gliedern sich nur noch partiell aus. Sie verwachsen bereits als erste Anlagen congenital unter sich und mit dem Achsenreceptalum, letzteres wird dazu noch peripher von Kelchgewebe berindet. Über die Bildung des unterständigen Fruchtknotens von *Myodocarpus* finden sich Einzelheiten im V. Kapitel des I. Teils.

Als *atavistische teratologische Ausnahmen* treten in beiden Familien oberständige, öfters vergrünte Carpelle auf.

Die sukzessive Versenkung des Fruchtknotens läßt sich also noch innerhalb der Umbellifloren selbst mit allen Zwischenstufen verfolgen.

4. Die Gliederstelle.

Die Abgliederung des Stiels am Übergang in den Fruchtknoten ergibt wohl innerhalb der *Araliaceen* für die Abgrenzung von Genera ein wichtiges diagnostisches Merkmal; im Rahmen dieser phylogenetischen Betrachtung kann ihr aber keine große Bedeutung zugemessen werden, da sie pleiogener Natur ist. Es seien bloß die verschiedenen Ausbildungsformen kurz angeführt. Die Abgliederung fehlt bei primitiven *Araliaceen* wohl primär, kann aber auch sekundär bei abgeleiteten Genera wieder verschwinden. Auch bei vielen *Umbelliferen* fehlt die Gliederstelle. Nur schwach ausgebildet, tritt eine solche bei *Fatsia* und vielen *Umbelliferen* in Erscheinung, während die *Myodocarpeae, Mackinlayeae* und *Polyscieae,* unter den *Umbelliferen* beispielsweise *Pozoa, Azorella, Coulterophytum* und *Crithmum* deutliche Incisuren aufweisen. Die Gliederstelle kann sich, als abgeleitetere Bildung, mehr oder weniger stark schüsselig verbreitern oder von der Fruchtbasis entfernen. Es fehlt das Untersuchungsmaterial, um festzustellen, ob im letzteren Falle die sterile Fruchtbasis sich stets stielartig verschmälert wie bei *Astrotrichia* und *Coulterophytum.* Mit der Gattungsabgrenzung hängt es zusammen, wenn in gewissen Genera (z. B. *Acanthopanax)* sowohl Spezies mit abgegliederten wie mit unabgegliederten Fruchtknoten vorkommen.

5. Die Reduktion von Zahl und Ausbildung der Anthophylle.

Durch die Vergleiche der Blütenbaupläne wird die phylogenetische Stellung der Araliaceen zu den Umbelliferen besonders deutlich klargestellt. Die Araliaceen zeigen, insbesonders bei ihren primitiven Genera, ein Schwanken der Gliederzahl und einen allmählich fortschreitenden Übergang von Arten mit zahlreichen Stamina und Carpellen bis zu dem durch 5 Kelch-, 5 Kron-, 5 Staub- und 2 Fruchtblätter ausgezeichneten Bauplan, wie er bei den sich von Pro-Araliaceen ableitenden Umbelliferen dann als Organisationstyp fixiert wird. Die *Umbelliferen* nehmen diesbezüglich im Vergleich zu den *Araliaceen* auf alle Fälle eine abgeleitetere Stellung ein.

Innerhalb der Umbellifloren lassen sich die unten folgenden phylogenetischen Entwicklungsstufen der Stellung und Gliederzahl der verschiedenen Blütenkreise feststellen. Es werden dabei nur wenige Beispiele angeführt; Vollständigkeit würde zu weit führen, auch fehlen noch öfters genaue Angaben. Der Buchstabe *n* bedeutet stets eine Zahl größer als 5.

1. *Die primitivste Blütenorganisation* zeigen jene *Araliaceen* mit der Formel $K_n\ C_n\ St_{\text{viele oder } \times+\times+\times+\times \text{ usw.}}\ Cp_n$. Es stellen dies hemi- oder polyzyklische pleiandrische Blüten dar. Das Androeceum bleibt bekanntlich im Rahmen der phylogenetischen Reduktionen im allgemeinen am längsten polymer und polyzyklisch, also primitiv, ausgebildet, während die Zahl der zyklisch stehenden Carpelle sowie der Kelch- und Kronblätter fixiert und in den drei Kreisen identisch erscheint. Dieser Blütentypus tritt bei *Indokingia, Plerandropsis* und *Plerandra,* auch bei einigen Arten von *Boerlagiodendron* und *Tetraplasandra* auf. Die Zahl *n* schwankt um ein artspezifisches Optimum zwischen 15 und 5.

Noch ursprünglicher, teilweise aber wohl auch aus dem vorangehenden Blütentyp sekundär entstanden, sind die Blüten mit dem Bauplan $K_n\ C_n\ St_{\text{viele}}\ Cp_{\text{viele}}$, wie er bei *Tupidanthus* (Cp_{90-100}), *Eutetraplasandra* und Arten von *Boerlagiodendron* und *Plerandra* vorkommt (Cp_{2n} oder Cp_{3n}).

Weiter sind, an vorherige Baupläne sich anschließend, einmal der Typus $K_n\ C_n\ St_n\ Cp_{2n}$ (also mit pleiomerem Gynoeceum) und $K_n\ C_n\ St_n\ Cp_n$ zu nennen. Bei letzterem Bauplan herrscht *Isomerie aller Kreise. Er stellt eine wichtige Stufe und ein erstes Regelmäßigkeitsmaximum dar.* Die Zahl der zyklisch stehenden Glieder beträgt immer noch mehr als 5, bei *Strobilopanax* 15—14, *Gastonia* 15—10, *Trevesia* 12—7.

2. *Die Reduktion der Zyklen und ihrer Glieder* schreitet sodann weiter fort. *Octotheca* weist die Formel $K_5\ C_5\ St_{5+5}\ Cp_{15}$ auf, *Geopanax* $K_5\ C_5\ St_{5+5}\ Cp_{10}$. Damit liegen *pentazyklische* Blüten vor. Als Monstrositäten treten auch bei normalerweise haplostemonen Blüten hie und da

solche mit zusätzlichen epipetalen inneren Kreisen auf. Dies muß als weiterer Hinweis für die Ableitung der tetrazyklischen *Umbellifloren*-Blüte aus pentazyklischen gewertet werden.

Pentazyklisch-pentamere Blüten konnte ich bis jetzt bei den *Araliaceen* nicht auffinden, hingegen läßt sich leicht von den obigen Bauplänen, weil die Gliederzahl bei zyklischer Stellung innerhalb der Dicotyledonen zuerst meist mit 5 fixiert wird, die *für die Araliaceen als Familientypus hinzustellende, ein weiteres Maximum der Regelmäßigkeit bildende Formel* K_5 C_5 St_5 Cp_5, *also die tetrazyklisch-pentamere Blüte,* ableiten. Dies Zahlenverhältnis trifft für viele *Araliaceen* zu. Die Vermehrung der Glieder aller Kreise (es kommen gelegentlich hexa- oder heptamere Blüten vor) führt zum bereits bekannten Typus K_n C_n St_n Cp_n über, oder (falls nur das Gynoeceum pleiomer wird) zu K_5 C_5 St_5 Cp_n. Auch die Gipfelblüten in *Umbelliferen*-Dolden zeigen nicht selten entsprechende Abweichungen, so wurden u. a. K_4 C_6 St_6 Cp_3 und K_7 C_6 St_{5+5} Cp_4 gefunden.

3. Eine weitere Reduktionsstufe stellen *Blüten mit oligomerem Gynoeceum* dar. Die äußeren Kreise sind dabei selten polymer *(Nothotetraplasandra)*, meistens aber pentamer *(Gamblea* Cp_{5-3}). Besonders häufig tritt dann bei den *Araliaceen* wieder *der zahlenmäßig mit dem Umbelliferen-Typ identische Bauplan* K_5 C_5 St_5 Cp_2 auf. *Diese Stufe scheint als drittes Regelmäßigkeitsmaximum irgendwie bevorzugt zu sein* und kommt bei vielen, meist kleineren Genera, die sich polyphyletisch von mehrcarpelligen Formen ableiten, vor. Hieher gehören die *Myodocarpeae, Mackinlayeae, Echinopanax, Tieghemopanax, Astrotrichia, Kalopanax* u. a. *Polyphyletisch entstehen schließlich auch noch mono- oder pseudomonomere Gynoecien, so bei Cuphocarpus, Arthrophyllum, Crepinella und Eremopanax und einigen Umbelliferen.*

4. Schließlich kann auch in den *äußeren Kreisen Oligomerie* eintreten. Die Formel $K_4C_4St_4Cp_4$ (oder auch noch weniger) tritt gelegentlich als Abweichung von normalerweise pentameren Blüten auf, konstant bei *Tetrapanax* (Cp_2), *Oreopanax divulsus, Polyscias inermis* und *Crepinella.* Solche Blüten erinnern dann natürlich, da äußerlich konvergent, stark an diejenigen bestimmter *Celastrales* und der *Cornaceen.* Die Blüten der neu-caledonischen Gattung *Schizomeryta* sind nach dem Typus K_3 C_3 St_3 Cp_3, also tetrazyklisch-trimer, aufgebaut.

5. Eine besondere Stufe bilden jene Blüten mit einzelnen *stark reduzierten oder überhaupt ausgefallenen Kreisen.*

Die *Kelchblätter* werden infolge der Epigynie und der Berindung nur wenig ausgegliedert, sie zeigen meist keinen eigentlichen Blattcharakter mehr und haben die Tendenz zur völligen Reduktion. Form und Größe sind wohl für die einzelnen Spezies charakteristisch und konstant, variieren aber schon ohne besondere phylogenetische Bedeutung innerhalb einer Gattung oft sehr beträchtlich. Die Zahl der Sepalen ist mit

derjenigen der Petalen isomer, sie beträgt n—5 (—4—3). Die verschiedenen Ausbildungsstufen lassen sich nicht in übergeordnete phylogenetische Reihen anordnen, zeigen doch beispielsweise die abgeleiteten *Myodocarpeae,* auch *Astrotrichia,* sekundär recht gut entwickelte, viele der primitiven *Plerandreae* hingegen kaum feststellbare Kelchblätter. Die Mehrzahl der *Umbellifloren* weisen einen Kelch, gebildet von 5 unansehnlichen Zähnchen oder schmalen Zipfelchen auf. Von dieser Ausbildungsstufe aus können einerseits typologisch sämtliche Übergänge weiterer Reduktionen (undeutliche Zähnchen, welliger Saum) bis zum völligen Fehlen festgestellt werden (letzteres bei *Strobilopanax* und vielen *Ammineae),* anderseits kommen in ganz verschiedenen Verwandtschaftsbereichen stärkere Ausbildungen vor. Bei den *Umbelliferen* treten sogar blattartige, fein gefiederte Sepala auf, die damit ihre Hochblattprovenienz beweisen. *(Lagoecia, Daucus.)* Doch sind sie, wie auch die hochentwickelten Kelchblätter der *Eryngieae,* als sekundäre und abgeleitete Bildungen zu bezeichnen. Sehr spezifische Differentiationen der Sepala finden sich bei den *Xanthosiinae,* wo große, petaloid gefärbte, abgegliederte und teilweise abfallende, knorpelige und mit zusätzlichen Auswüchsen versehene Kelchblätter vorkommen.

Bezüglich der *Sporophylle* läßt sich feststellen, daß bei den *Umbellifloren* zwitterige Blüten als primär zu bezeichnen sind. Sowohl bei den *Araliaceen,* wie insbesondere aber bei den *Umbelliferen* mit ihren weiter differenzierten, oft schon pseudanthienähnlichen Dolden, besteht indessen eine starke Neigung zur Eingeschlechtigkeit. Als Progression kann das Auftreten funktionell nur männlicher Blüten mit gutausgebildetem oder auch reduziertem Gynoeceum festgestellt werden. Polygamie tritt in beiden Familien recht häufig auf. Während bei den *Umbelliferen* die geschlechtliche Differenzierung hauptsächlich die Doldenorganisation betrifft, kommt es bei den *Araliaceen* auch zu polygamdioecischen Formen *(Meryteae).*

Es sei hier noch besonders auf die *Reduktion der Carpellzahl* eingetreten. Letztere unterliegt bei den *Araliaceen* im Gegensatz zu den Umbelliferen einer beträchtlichen Variabilität, kommen doch Werte vor, die zwischen 100 und 1 liegen. Besonders bei polycarpellaten Formen ist eine gegebene Carpellzahl nur insofern für eine Spezies bezeichnend, als sie das *artspezifische Häufigkeitsmaximum* angibt. Soweit überhaupt möglich, wurde aber in der unten folgenden Aufzählung die ganze Variationsbreite berücksichtigt.

Die primitiven Genera zeichnen sich durch viele Carpelle aus, die abgeleiteten durch wenige. Immerhin gibt es Gattungen, welche Spezies mit sehr verschiedenen Carpellzahlen aufweisen. So kommen bei *Schefflera, Oreopanax* und *Polyscias* poly- bis bicarpellate Arten vor. An letztere lassen sich noch nah verwandte monocarpellate Genera anschließen, so *Eremopanax* und *Arthrophyllum* an *Schefflera, Cuphocar-*

pus an *Polyscias*. Weil stufenmäßig, nicht in Richtung und Entwicklungszüge abgegrenzt, haben diese kleinen eincarpelligen Gattungen aber, wie auch *Tieghemopanax* (bicarpellate *Polyscias* aus Neu-Caledonien usw.), bloß praktisch-klassifikatorischen, nicht jedoch phylogenetischen Sinn.

Die häufigsten Zahlenwerte, 5 und 2 Carpelle, stellen pleiogen erreichte Stufen dar aus vielen parallelführenden Reduktionsreihen (Figur 7, ⟹). Sie bilden in einer Kurve, auf der die Anzahl Spezies für jede Carpellzahl aufgetragen wird, die beiden Hauptgipfel.

Die sukzessive Reduktion der Carpellzahl sei an Hand einiger Beispiele belegt:

1. Relativ wenige Spezies, jedoch, weil reliktischen Charakters, aus ziemlich vielen Genera, weisen *viele*, d. h. mehr als 5 Carpelle auf. Das Gynoeceum ist dabei entweder pleiomer oder isomer mit den äußeren Kreisen. So besitzen *Tupidanthus* bis 100 Carpelle, *Boerlagiodendron carpophagum* und *B. insidiator* 25—17, *Reynoldsia Greyana, R. pleiosperma* und *R. verrucosa* 20—15, *Strobilopanax macrocarpus, S. macrocephalus, Boerlagiodendron geelvinkianum, B. Pfeilii, B. Warburgii, Plerandra Stahliana, Gastonia, Schefflera littoralis* und *Sch. digitata* 15—10, *Schefflera actinophylla, Sch. Gabriellae, Sciadodendron, Reynoldsia tahitensis, Trevesia* 12—7, *Meryta macrophylla, Reynoldsia sandwicensis, Schefflera Hookeriana, Sch. Golip, Sch. Stuhlmannii, Dizygotheca ouveana. D. Toto, Boerlagiodendron barbatum* 9—7, *Dizygotheca Lecardi, Meryta pachycarpa, Schefflera pedicillata, octophylla* und *arborea, Polyscias paniculata* 7—6, *Dizygotheca coenosa, Dendropanax populifolia, Meryta latifolia, Polyscias dichroostachys, Schefflera Marcellana* 6 Carpelle.

2. *Mehr als 45 % aller Araliaceen-Spezies besitzen 5 Carpelle* (Figuren 24 und 25), mit einer gelegentlichen Vermehrung oder Verminderung um ½, 1 oder 2 Carpelle. Diese *Stufe* muß als besonders wichtig hervorgehoben werden, weil damit der penta- und isomer gebaute Blütentypus erreicht ist. Hieher gehören u. a. *Aralia, Fatsia, Hedera, Pentapanax, Meryta Sinclairi, M. Denhami, Plerandra Nesopanax,* viele *Polyscias-, Oreopanax-* und *Schefflera*-Arten, *Boerlagiodendron helleborinum, Dizygotheca Faqueti, Tetraplasandra oahuensis.* Von der pentacarpellaten Stufe an müssen nun auch die *Umbelliferen* berücksichtigt werden, denn in zentralen Blüten von Terminaldolden kommen hie und da pentamere Gynoecien vor.

3. Weiter besitzen einzelne Vertreter größerer Genera oder auch ganze kleinere Genera ausschließlich *4 oder 3 Carpelle.* Alle diese Formen stehen *in einem klar zutage liegenden phylogenetischen Zusammenhange mit 5-carpelligen Arten,* von deren Vorfahren sie sich ableiten. 4 (als Varianten 5 oder 3) Carpelle finden sich bei *Boerlagiodendron trilobum, Cussonia paniculata, Oreopanax fulvus, Schefflera combouinen-*

sis, Sch. Sprucei, Polyscias ornifolia, P. pinnata, Pterotropia Kavaiensis sowie in abweichenden *Umbelliferen*-Blüten; 3 bei *Pterotropia gymnocarpa, Polyscias cissiflora, Pseudopanax laetevirens, Schefflera Emiliana* und *Sch. Cussoniae*. Dazu kommen prinzipiell wohl sämtliche bicarpellaten *Umbelliferen*, die alle gelegentlich 3 Fruchtblätter ausbilden können. Solche Gynoecien wurden bereits an über 30 Spezies aus allen drei Unterfamilien festgestellt. Sie beweisen, wie die 4- und 5-carpelligen Variationen, daß sich die Dimerie des *Umbelliferen*-Stempels von der Polymerie ableitet. Hie und da treten Individuen auf, an denen ein hoher Prozentsatz (bis 10 %) aller Früchte tricarpellat ausgebildet wird (*Smyrnium Olusatrum* im Botanischen Garten Zürich).

4. *Mit 32 % aller Araliaceen-Spezies erreichen die Reduktionsreihen mit 2 Carpellen* (Figur 18) *eine weitere Stufe maximaler Ausbildung, der sich der Umbelliferen-Typus mit gegen 3000 Spezies anschließt.* An *Araliaceen* gehören u. a. hieher die *Myodocarpeae* und *Mackinlayeae*, ferner *Astrotrichia, Didymopanax, Harmsiopanax, Kalopanax, Oreopanax Salvinii, O. gemmatus, Pterotropia dipyrena, Nothopanax simplex, Tetrapanax* und *Tieghemopanax*, also eine größere Anzahl meist artenarmer Genera, sowie daneben fast sämtliche *Umbelliferen*. Bei allen treten gelegentlich 3 Carpelle auf. Ein Fall von Pseudodimerie liegt in den Früchten von *Tieghemopanax sessiliflorus* vor. In ihnen befinden sich zwischen den zwei fertilen Fächern im Mesocarp zwei Kammern, die als Höhlen zweier weiterer reduzierter Carpelle aufgefaßt werden können. Viel häufiger, besonders bei *Umbelliferen*, erscheint aber am bicarpellaten Gynoeceum das eine Fruchtblatt mehr oder weniger reduziert. Dieses haftet dann, alle Übergänge von einer sterilen Lamelle bis zu einem vollausgebildeten tauben Carpell aufweisend, am andern, wohl entwickelten, welches infolge des ungleichen Wachstums sich oft stark krümmt. Was hier gelegentliche Variation ist, kann bei anderen Spezies konstant werden.

5. *Polyphyletisch erreicht schließlich die Oligomerie des Gynoeceums die Einfächrigkeit, und zwar einerseits auf echter Monomerie und Monocarpellie beruhend und durch Mutation in der Frühentwicklung entstanden (Araliaceen), anderseits durch Pseudomonomerie, bei der sich noch Reste eines zweiten, reduzierten Carpells feststellen lassen (Umbelliferen).* Letztere Möglichkeit stellt den Übergang her zu den negativen Varianten der bicarpellaten Spezies. Einfächrigkeit tritt konstant und artspezifisch bei 15 *Araliaceen* auf (3 %), nämlich bei *Arthrophyllum, Eremopanax, Cuphocarpus, Crepinella* und einigen Arten von *Oreopanax*. Diese konvergenten, nur stufenmäßig zusammengehörigen Spezies wurden von Viguier (58) unrichtigerweise zu der Tribus der *Eremopanacineae* vereint, statt sie im Zusammenhang mit den dazugehörigen bicarpellaten Genera zu belassen.

Bei den *Umbelliferen* sind es etwa 1 % aller Spezies, welche pseudomonomere Stempel besitzen (das zweite Carpell wird angelegt, oblitiert aber konstant). *Sie stammen bezeichnenderweise aus verschiedenen Tribus aller 3 Unterfamilien und illustrieren aufs deutlichste das Vorhandensein genereller Entwicklungstendenzen* (Figur 7, ⟹), *die zu homologen und analogen* (vgl. die *Cruciferen* und *Rosaceen) Parallelentwicklungen führen.* Es sind dies *Actinotus (Hydrocotyloideae-Xanthosiinae),* die *Saniculoideae-Lagoecieae (Lagoecia, Petagnia* und *Arctopus)* und die *Apioideae-Echinophoreae.*

Es läßt sich also besonders innerhalb der Araliaceen deutlich die Tendenz zu einer Verminderung der Carpellzahl feststellen. Daß die Entwicklungsrichtung im Sinne einer Regression liegt, geht aus dem Verhalten anderer gekoppelter Merkmale hervor.

6. Das Stylopodium.

Das Stylopodium, zwischen der Staminainsertion und der Griffelbasis gelegen, gehört dem oberständigen Abschnitt des perigynen Fruchtknotens an (Figur 17, Stp). Es wird von den breiten Scheitelpartien der Carpelle gebildet und durch eine ringsum verlaufende Furche vom Fruchtknoten mehr oder weniger abgetrennt.

Die vielcarpelligen *Araliaceen* besitzen ein gutentwickeltes, einheitliches Griffelpolster. Oft treten randliche Ausbuchtungen oder Furchen auf, die meist der Carpellzahl entsprechen (3 bei *Stilbocarpa,* 2 bei *Myodocarpus),* selten auch mehr. Das Stylopodium der bicarpellaten *Araliaceen* gleicht dem zweilappigen Griffelpolster der *Hydrocotyloideae* und besonders der *Apioideae:* Über jedem Carpell erhebt sich ein konvexes Polster breit kegelförmig, mit vorspringendem, oft gelapptem Randwulst, das den carinal gestellten Griffel auf seiner Spitze trägt. Die basalen Teile sind pseudocoenocarp verwachsen, die eigentlich drüsigen Teile werden durch die beiden apocarpen, von einer über der Commissur liegenden Incisur getrennten Abschnitte gebildet. Das Stylopodium kann sich bei abgeleiteten Formen auf zwei eng lokalisierte kugelige Drüsen beschränken oder polyphyletisch ganz reduziert sein. Bei den *Umbelliferen* mit apical zugespitzten Früchten erscheint das Stylopodium nur gering entwickelt. In diesen Fällen *(Caucalis, Daucus)* kann dann auch die Stellung des Fruchtknotens viel eher als wirklich epigyn bezeichnet werden.

Eine Neben- und Spezialentwicklung in anderer Richtung stellt die Stylopodiumform der *Saniculoideae* dar. Denkt man sich die verwachsenen Griffelpolster bicarpellater *Araliaceen* innen flach oder schließlich konkav mit Betonung des randlichen Wulstes (angedeutet bei *Stilbocarpa,* auch bei der *Hydrocotyloideae Bowlesia),* so läßt sich auf diese Weise der fleischige Ringwall ableiten, der bei den *Saniculoideae* napf-

förmig die basal unverdickten, in seinem Zentrum vertieft inserierenden Griffel umgibt.

Die Araliaceen weisen eine relativ große Mannigfaltigkeit der Stylopodien auf, welche u. a. durch die wechselnden Carpellzahlen bedingt wird. Bei den Umbelliferen herrschen strenger fixierte Formen vor.

7. Griffel und Narben.

Die meist nach außen gekrümmten Griffel (Figur 17, G) treten in einer den Carpellen entsprechenden Anzahl auf. Sie gehen an ihrem Grunde ins Stylopodium über. Im allgemeinen zeigen die primitiveren Genera der *Araliaceen* sitzende oder mit einer kurzen, dicken Griffelsäule gestielte Narben, während die weiter differenzierten freie Griffel oder dünne Griffelsäulen besitzen. Die Griffelmerkmale dürfen nicht überschätzt werden, weisen doch die verschiedenen Spezies von *Schefflera* sämtliche Griffel- und Narbenformen mitsamt ihren Übergängen auf. Sie dienen lediglich zur Charakterisierung der Spezies.

Bei den bicarpellaten *Araliaceen* erinnern die Griffel in ihrer Ausbildung, im Zusammenhang mit den zweilappigen Stylopodien, stark an die *Umbelliferen,* die sich durch zwei freie, meist kurze Griffel auszeichnen. Nur bei den *Saniculoideae* und den *Echinophoreae* erreichen sie eine beträchtliche Länge. An den pseudomonomeren Gynoecien läßt sich noch ein reduzierter zweiter Griffel auf einem Stylopodiumrest feststellen.

Die Narben der meisten *Araliaceen* verjüngen sich gegen die Spitze zu allmählich und zeigen eine pfriemliche Gestalt, seltener treten kopfige Verdickungen auf, wie sie sich übrigens auch bei einigen *Umbelliferen* finden.

Wie für die Stylopodien lassen sich auch für die Griffelmerkmale nicht einfache Progressionsreihen aufstellen. Es tritt vielmehr die Erscheinung auf, daß bei den Umbelliferen ein bestimmter Ausbildungstyp der Araliaceen ausgelesen und fixiert wurde. Die Araliaceen besitzen also eine große Variationsbreite und zahlreiche Zwischenformen, die Umbelliferen erscheinen dagegen mehr uniform.

8. Die Ausbildung des Mesocarpes.

Die ausgebildeten Früchte lassen nach Lage und Art der Ausdifferenzierung meist deutlich zwei Schichten unterscheiden, das Mesocarp und das Endocarp. Letzteres besteht im allgemeinen aus prosenchymatischen, verholzten Zellen (Figur 28, Enc) und bildet bei den typischen *Araliaceen* die *Steinkerne (Pyrenen, Putamina,* Figur 3, Enc). Das Mesocarp wird nach außen von einer meist kleinzelligen, Stomata führenden Epidermis begrenzt (Figur 26, E). Seine parenchymatischen Zellen (Figur 26, P) nehmen nach innen öfters an Größe sukzessive zu. Über den

äußeren Putamenkanten zeigt das Mesocarp meist nur wenige Zellagen. In den Buchten der Frucht wird es hingegen als recht massiges Füllgewebe ausgebildet (Figur 26, P). Weiter innen zwischen den Pyrenen verschmälert es sich oft auf einzellige Lamellen (Figur 26, P). Im Zentrum bildet es den die Ventralmediani enthaltenden Gewebekern (Figur 24). Seltener verschwinden die Mesocarpschichten zwischen den Pyrenen ganz, so daß sich letztere berühren oder gar verwachsen *(Acanthopanax Giraldii, Schefflera odorata).*

Das chlorophyllhaltige, als indifferente Ausgangsstufe hinzustellende Mesocarpparenchym des Fruchtknotens bildet sich während der Fruchtentwicklung in verschiedener Weise aus: Die typischen *Araliaceen* werden durch fleischige Mesocarpien charakterisiert. Aus dem Parenchym entsteht dann durch Saftigwerden ein Sarcocarp, das weichwässerig bis mehlig ausgebildet erscheint. Die typischen Früchte der *Araliaceen* stellen deshalb *Drupae (Steinfrüchte)* dar (Figur 3). Sie unterscheiden sich dadurch ausgezeichnet von den trockenen *Umbelliferen*-Früchten. *Deutlich fleischige Früchte,* die sogar infolge der dichtährigen Stellung miteinander verwachsen, zeigen *Meryta* und *Strobilopanax.* 40- bis 50schichtige Mesocarpien kommen bei *Trevesia* und *Tetraplasandra Waimeae* vor. Auch bei *Aralia nudicaulis* besteht die dünnste, d. h. die über den Putamenaußenkanten liegende Schicht immer noch aus 10 Zellagen. Obwohl bei *Fatsia* das Mesocarp nur wenige Schichten umfaßt, zeigt das interzellularenreiche Pericarp doch eine deutlich beerige Konsistenz. Auch viele *Schefflera*-Arten besitzen ein gut entwickeltes, fleischiges Mesocarp, wennschon auch hier nur von wenigen Zellagen gebildet. Kristallzellen, häufig den Pyrenenwänden entlang angeordnet, wurden bei *Aralia foliolosa, Pseudopanax Lessonii, P. laetevirens, Mesopanax capitatus, Eremopanax otopyrena, Acanthopanax spinosus, Didymopanax Kuntzei, Tieghemopanax elegans, T. monticola, T. simabaefolia, Delarbrea collina* und verschiedenen *Hydrocotyle*-Spezies (Figur 5, Kr), besonders reichlich und groß bei *Apiopetalum velutinum* vorgefunden.

Ein nur *dünnfleischiges Mesocarp* zeigen *Apiopetalum, Polyscias pinnata, Tieghemopanax Pancheri, T. monticola* und *T. simabaefolia,* auch *Didymopanax Kuntzei* und *D. Claussenianum.* Bei letzterer Art treten dennoch 10—20, allerdings kleinzellige Schichten auf, bei den übrigen sind es beträchtlich weniger.

In einzelnen Fällen bleibt das mehr oder weniger stark entwickelte Mesocarp ohne große Veränderungen als fast *häutige Schicht* stehen. Diese Früchte erscheinen dann bei der Reife nicht mehr fleischig und stellen einen *Übergang zwischen drupaeformer und nuciformer Pericarpbeschaffenheit dar.* Dies tritt ein bei *Didymopanax Morototoni, Apiopetalum, Kalopanax ricinifolius, Acanthopanax spinosus* und *Eremopanax.*

Selten vertrocknet schließlich das Mesocarp unter Bildung eines charakteristischen *Xerocarps,* so daß richtig nuciforme Pericarpien zustande kommen. Solche finden sich bei *Astrotrichia* und *Myodocarpus* (Figur 19, M). Bei *Delarbrea* verholzen zudem noch, ähnlich wie bei *Coriandrum,* äußere Mesocarpschichten bandweise zu einem eigentlichen *Exocarp* (Figur 27, E), welches längsrissig aufspringt.

Das Mesocarp der *Umbelliferen* bildet sich stets schwächer aus als bei den *Araliaceen;* meistens besteht es nur aus wenigen Zellschichten und zeigt bei der Reife nuciforme Beschaffenheit. Die xerocarpische Ausbildung des parenchymatischen Mesocarps darf nur im Zusammenhang mit andern gekoppelten und abgeleiteten Merkmalen als reduzierte, sekundär wieder einfache Bildung aufgefaßt werden. Die primitiven *Umbelliferen* besitzen oft noch ein schwach saftiges Mesocarp, so die meisten *Hydrocotyloideae.* Inbesonders *Apleura* zeichnet sich durch richtige Drupae aus. Auch die von mir gefundene pentacarpellate Frucht von *Hydrocotyle bonariensis* weist (kaum von einer echten *Araliaceen*-Frucht unterscheidbar) zwischen den Putamina, in den Buchten und über den Putamenaußenkanten reichlich Mesocarp auf. Stärker entwickelte Mesocarpien zeigen u. a. *Sanicula, Bupleurum rotundifolium* und *Smyrnium Olusatrum.*

Die reifen *Araliaceen*-Früchte sind häufig kugelig und rippenlos. Erst wenn das Sarcocarp eintrocknet (also zur Zeit des Abfallens), treten die äußeren Putamenkanten als Keile vor (Figur 3, Ptk). Ähnlich mag sich *Apleura* verhalten. Diese erst zuletzt eintretenden Xerocarpbildungen können nun mit ihren Vorstufen in ontogenetisch frühere Stadien vorgeschoben werden, so daß das Parenchym überhaupt nicht mehr fleischig wird, wie dies bei den typischen *Umbelliferen*-Früchten auch der Fall ist. Es erscheint übrigens gar nicht notwendig, die xerocarpische Ausbildung des Pericarps von der sarcocarpen abzuleiten, beide Formen können im Laufe der Phylogenie durch eine Ausbildung in verschiedenen Richtungen aus dem indifferenten Parenchym entstanden sein. Epidermis und Mesocarp können bis zur Fruchtreife erhalten bleiben, häufig auch oblitieren und zerreißen sie *(Myodocarpus, Delarbrea, Trachymene, Neogoezia, Coriandrum).* Als abweichend muß die extrem großzellige, mit einer dicken Cuticula und einer Hypodermis versehene Epidermis von *Centella virgata* hingestellt werden.

Der feinen Organisation und Differenzierung der *Umbelliferen*-Früchte entsprechend, bleibt es natürlich nicht bei der einfachen xerocarpischen Ausbildung des Mesocarpparenchyms. Polyphyletisch treten homologe und analoge Abwandlungen auf, die zu sehr verschiedenen Ausbildungen führen. So können während der Reifung im Pericarp Höhlungen entstehen. Bei *Bowlesia* löst sich dabei das Mesocarp vom Endocarp, bei *Archangelica* hingegen entsteht der Zwischenraum in einer mittleren Schicht des Mesocarps. Sein innerer Teil umhüllt dann,

die Vittae enthaltend und mit dem Endocarp verbunden, den Samen. Bekannt sind auch die hohlen Rippen von *Myrrhis*, die blasigen, in Reihen geordneten Mesocarpsäcke von *Astrantia* sowie die verdickten Flügelränder von *Tordylium*. Pleiogen treten bei hydrophilen Spezies (*Oenanthe, Sium* usw.) Aerenchyme, bei Xerophyten sclerenchymatische Gewebe (*Coriandrum, Ferula* usw.) oder Korkparenchyme auf *Smyrnieae phellocarpae (Cachrys, Prangos, Magydaris* usw.), *Fürnrohria (Coriandreae), Rhyticarpus (Ammineae carinae), Phellopterus (Angelicinae)* und *Johrenia (Ferulinae)*.

Besonders bei abgeflachten Früchten wird das Mesocarp auf wenige Schichten reduziert (*Trachymene, Lefeburia*), oder überhaupt nur noch in den breiten Ansatzstellen der Flügel deutlich ausgebildet (*Pappea, Laserpitium*).

In der Ausbildung des Mesocarpes lassen sich also einerseits innerhalb der Araliaceen die sukzessive Vertrocknung, bei den Umbelliferen anderseits spezielle Abwandlungen des entstandenen Xerocarpes feststellen.

9. Die Reduktion des Endocarpes.

Das prosenchymatische Endocarp (Enc in Figuren 17 und 28) bildet bei den typischen *Araliaceen* das streng vom Mesocarp geschiedene Gewebe der Pyrenen, deren Beschaffenheit je nach dem Grade der Verholzung und der Anzahl der Zellschichten bald mehr knochig-krustig, bald mehr knorpelig-häutig erscheint.

Sehr häufig tritt die innerste Schicht des Pericarps bei den *Araliaceen* als richtig knochiges, stark verholztes Sclerocarp auf (Figur 18, Enc), so, um nur drei von zahlreichen Beispielen zu nennen, bei *Didymopanax Claussenianum, Tieghemopanax Schlechteri* und *Eremopanax Balansae*. Dünnerkrustige Putamina haben *Schefflera longifrutescens* und *Pseudopanax crassifolius*. Bei *Schefflera Stuhlmannii* treten Übergänge ins Mesocarp auf. Mehr hornig, 20- bis 30zellschichtig, ist das Endocarp bei *Apiopetalum velutinum*. Bei letzterer Spezies erscheinen die Zellen, die als Ausnahme ziemlich weitlumig sind, nur locker verflochten und mit ihren verjüngten Enden in die Fruchthöhlen hineinragend. Besonders bei stark fleischigen Früchten verholzen die Endocarpien oft überhaupt nicht. Sie umgeben, nur unscharf vom Mesocarp getrennt, mit häutiger Beschaffenheit die Samen. Dies sind Annäherungsformen an den beerigen Fruchttyp, sie können als ursprüngliche, meistens aber eher als abgeleitete, sekundär reduzierte Bildungen auftreten.

So besitzt *Hedera* nur eine dünne Haut, *Fatsia* (Figur 25, Enc) 1- bis 2-zellschichtige, unverholzt-pergamentene Pyrenenwände. Auch *Delarbrea* und *Astrotrichia* zeigen nur schwach entwickelte Endocarpien. Diejenigen von *Myodocarpus* (Figur 19, Enc) bestehen aus stark pros-

enchymatischen, verholzten Zellen, die Pyrenen lösen sich aber nicht wie bei den typischen *Araliaceen* als Steinkerne aus dem Mesocarp. Diese Ausbildung erinnert stark an *Umbelliferen*-Endocarpien. Bei *Pseudopanax laetevirens* (Figur 26) schließlich wird das Endocarp morphologisch gar nicht mehr besonders ausgebildet und erscheint von gleichem Aussehen wie das Mesocarp.

Die Wände der gut ausgebildeten Pyrenen lassen verschiedene Schichten unterscheiden. An ihrer Bildung beteiligen sich zur Hauptsache das Endocarp, dann aber öfters auch noch, diesem eng anliegend, die Testa. *Die funktionelle Einheit der Vereinigung von Putamen und Testa wird als Spermatoderm (Samenhülle) bezeichnet.* Bei *Aralia spinosa* besteht das Endocarp aus einer innern schief gestellten, einer mittleren längsgerichteten und einer schief oder quer gelagerten äußern Schicht. Ähnliche Strukturen treten bei *Aralia racemosa, Acanthopanax sessiliflorus, Meryta macrophylla* usw. auf. Die Anzahl der Zellagen variiert aber stark. Während bei *Acanthopanax sessiliflorus* die mittlere Schicht nur aus zwei Lagen, bei *Meryta macrophylla* hingegen aus 4 bis 10 zusammengesetzt wird, treten umgekehrt in der äußern Schicht bei ersterer Art um 20, bei letzterer aber bloß 3 Lagen auf. Auch sonst lassen sich mannigfaltige Abweichungen feststellen.

Die artspezifische Variabilität der Pyrenenformen ist sehr groß. Während die Arten mit gering entwickeltem, häutigem, knorpeligem oder dünnkrustigem Endocarp rundliche oder in Radialrichtung elliptische bis fast lineale Formen mit gleichbleibender Wanddicke aufweisen (Figur 3, Enc), treten an den stark ausgebildeten Putamina sehr charakteristische Verdickungen und Leisten auf (Figur 3, Encl), welche die Form der Samen entsprechend beeinflussen. So bestehen die Radiärwände der Pyrenen bei *Aralia foliolosa, Acanthopanax Giraldii, Polyscias pinnata* nur aus 3—5 Zellagen, die Außenkanten hingegen aus 10—15. An diesen Kantenverdickungen treten bei *Aralia foliolosa, Boerlagiodendron helleborinum* und *Eremopanax otopyrena* in der Medianebene nach außen noch Keile oder flügelige Verlängerungen auf. Sie entsprechen den bei *Myodocarpus* in die Flügel ziehenden Endocarplamellen (Figur 1, Encl) und sind auch den bei *Hydrocotyle* auftretenden Kielen homolog. *Dendropanax japonicus* und *Gastonia cutispongia* entwickeln seitlich des Kiels noch je einen massiven Wulst. Bei *Didymopanax Morototoni, D. Claussenianum, Schefflera odorata, Sch. digitata* und *Tieghemopanax Schlechteri* werden die Außen- und Innenkanten verdickt, so daß hantelförmige Querschnittsbilder entstehen. Die Innenkanten können in Richtung auf das benachbarte Carpell Leisten entwickeln (was in Figur 28, als Enc sichtbar, gehört nur zu diesen), welche sich bei *Tieghemopanax* bis zur gegenseitigen Berührung verlängern. Sodann können auch Leisten in die samenbergende Pyrenenhöhle gesandt werden *(Aralia nudicaulis).* An wunderlich geformten Putamina seien nur kurz erwähnt

Kalopanax ricinifolius (mit einer Innenkante, die in 3 an der Fugenfläche nebeneinander liegende Wülste ausläuft, in welche sich die Fruchthöhle als 3 schmale Schläuche verlängert), *Tieghemopanax Schlechteri* (mit außen 2, innen 3 massigen Wülsten), *Didymopanax Kuntzei* (mit 3 collateralen, nach außen gerichteten Fächern, von denen das mittlere den Samen enthält, die beiden seitlichen eventuell die Lage zweier weiterer, früher vorhandener Samen andeuten) und *Pseudopanax Lessonii* (mit spitzer Innenkante und sehr breiter, flacher Außenkante sowie 2 lateralen Incisuren dazwischen).

Die histologische Schichtung des Pericarpes ist bei den typischen *Umbelliferen* lange nicht mehr so deutlich wie bei den *Araliaceen*. Das Endocarp besteht im allgemeinen nur aus wenigen Schichten und erscheint beim primitiveren Verhalten prosenchymatisch-verholzend, beim abgeleiteteren mehr parenchymatisch und mit Übergängen ins Mesocarp. Im richtigen Zusammenhang betrachtet, darf diese Einfachheit wiederum nicht etwa als ursprünglich bezeichnet werden. Sie entstand vielmehr sekundär durch Reduktion und ist infolgedessen abgeleiteter als der kompliziertere Bau der Pyrenen bei den *Araliaceen*. *Die Progressionen sind eben häufig reduzierend, die Entwicklung führt nicht nur vom Einfachen zum Komplizierten, sondern auch wieder sekundär zu einfachen, oft der ursprünglichen Ausgangsform ähnlichen Ausbildungen.* Ein schwach prosenchymatisches, unverdicktes und wenig- bis einschichtiges Endocarp zeigen beispielsweise *Sanicula, Coulterophytum, Neogoezia, Lefeburia, Osmorhiza,* während *Apium Ammi* ein deutlich verholztes, 3—4schichtiges Endocarp ausbildet. Ein solches läßt sich bei *Bupleurum fruticosum, Lagoecia, Astrantia* und *Smyrnium Olusatrum* überhaupt nicht mehr wahrnehmen, das Pericarp besteht lediglich aus einem einheitlichen, durchgehenden Parenchym.

Die *Hydrocotyloideae* nehmen infolge verschiedener ursprünglicher Merkmale innerhalb der *Umbelliferen* eine Sonderstellung ein: Sie stellen die primitivste Unterfamilie dar und weisen stark verholzte, wie bei den *Araliaceen* vom Mesocarp wohl abgegrenzte, die Samen einschließende Putamina auf. In der Ausbildung der mehrschichtigen, verholzten Endocarpien muß gegenüber den ein- bis wenigschichtigen, unverholzten ein tiefgehender Unterschied erblickt werden, welcher die *Umbelliferen* als primäres diagnostisches Merkmal in zwei, wenn auch ungleiche, Teile trennt: Die *Hydrocotyloideae* mit holzig-prosenchymatischem, die *Saniculoideae* und *Apioideae* mit mehr parenchymatischem, nicht mehr als Pyrenen abgegliedertem Endocarp. Letztere Stufe muß als sekundär einfache Bildung, als Rest der Putaminadifferenzierungen bei den *Hydrocotyloideae* gedeutet werden. Schon innerhalb der *Hydrocotyloideae,* die infolge ihrer Pyrenen enge Beziehungen zu den *Araliaceen* aufweisen, zeigt sich die Tendenz zur Endocarpreduktion : *Trachymene glaucifolia* weist nur noch 2—3 verholzte Zellschichten, *Didiscus coeru*

leus sogar nur noch eine einzige auf. Bei *Hydrocotyle leucocephala* wird das Endocarpprosenchym kaum mehr verdickt. Anderseits zeigen aber *Hydrocotyle bonariensis, Centella virgata* und *Pozoa* wohlausgebildete, mehrschichtige, an den Kanten verdickte Putamina, bei ersteren beiden mit seitlichen Buchten, bei letzterer Gattung mit 2 collateralen, blasigen Fächern. Endocarplamellen, die wie bei *Myodocarpus* (Figur 1, Encl) in die Flügel ziehen, kommen in homologer Weise bei *Trachymene glaucifolia, Hydrocotyle, Lefeburia, Asteriscium, Pappea* und *Laserpitium* vor. Bei *Zozimia absynthifolia* entsendet das Endocarp 5 spitze Kiele unter die Fibrovasales carinales und suturales.

Wenn auch auf die Ausbildung der Pyrenen, die für die *Araliaceen* nebst dem Sarcocarp sehr typisch sind, kein allzu großes Gewicht gelegt werden darf, da sie schon innerhalb von Genera oft beträchtliche Variationen aufweist, so läßt sich doch *eine deutliche Reduktionstendenz und eine sukzessive Annäherung an Umbelliferen-ähnliches, sekundär einfaches Verhalten feststellen.*

10. Die Testa.

Die *Araliaceen* zeichnen sich durch eine einschichtige, meist sehr großzellige Testa aus, die oft dem Endocarp unter Bildung eines Spermatoderms anliegt. Geradezu riesige Testazellen, weitaus die größten des ganzen Fruchtquerschnittes, weisen *Fatsia* (Figur 25, T), *Schefflera odorata, Mesopanax capitatus, Didymopanax Claussenianum, Pseudopanax laetevirens* (Figur 26, T), *P. crassifolius, P. Lessonii* und *Acanthopanax Giraldii* auf; sie werden nur in der Raphegegend etwas kleiner. Bei *Delarbrea* erscheint die Testa (Figur 27, T) verharzt. Durch Wucherungen der Samenhaut wird bei vielen Genera das Endosperm ruminiert.

Im Gegensatz zu den *Araliaceen* wird die Testa der *Umbelliferen* von kleineren Zellen gebildet, die nur etwa die Ausdehnung der Endospermzellen aufweisen. Diese einschichtige Schale tritt mit dem Endocarp in innigen Kontakt. Auf die spezielle Spermatodermbildung von *Archangelica* wurde bereits im 8. Unterkapitel hingewiesen. Die Testa von *Sanicula* ist als Ausnahme zweischichtig. An weiteren Abweichungen wären noch zu nennen: Relativ große Zellen bei *Carum Carvi* und *Sium erectum* sowie auffällig verdickte bei *Bupleurum fruticosum.*

11. Raphe und Endosperm.

Im Gegensatz zu den *Araliaceen* (Figur 3, Rh) entwickelt die Raphe bei den *Umbelliferen* im Zusammenhang mit dem Endosperm sehr charakteristische Formen. Grenzt die Raphe flach oder nur schwach konvex gegen das Endosperm und bleibt das Funiculusbündel (Figur 4, Lf) in Commissurnähe, so entstehen die *orthospermen* Samen, wie sie die Mehrzahl der *Umbelliferen* kennzeichnen. Bei den *campylospermen Samen* bildet die Raphe (Figur 4, Rh) durch ihre massige Entwicklung

auf der Fugenseite des Endosperms eine ausgesprochene Furche, in deren Nähe sich auch das Funiculusbündel verlagert. Das Nährgewebe erscheint dann im Querschnitte eingerollt. Typisch campylosperm sind die *Caucalideae, Scandicinae* und *Smyrnieae.* Übergänge zu eher als orthosperm zu bezeichnenden Formen treten verschiedenerorts auf. Bei den *coelospermen* Samen schließlich ist das Endosperm uhrglasartig konkav gegen die Fugenfläche hin *(Coriandreae).* Diesen 3 Endospermformen darf aber nicht die primäre Unterteilung der Familie zugrunde gelegt werden, denn Ansätze zur Campylospermie treten in verschiedenen Verwandtschaftsbereichen innerhalb der *Umbelliferen* konvergent auf, auch kommen beispielsweise schon allein in der Gattung *Sanicula* ortho- und campylosperme Samen vor. Coelosperme Samenformen finden sich übrigens bereits bei abgeleiteten *Araliaceen.* So berühren sich die beiden Mericarpien von *Delarbrea* (Figur 27) nur peripher. Dazwischen liegt ein elliptischer Hohlraum, der konvex ans Nährgewebe grenzt. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Apiopetalum velutinum,* nur daß hier, infolge einer den Zentralstrang enthaltenden Mesocarplamelle, die Höhle zweigeteilt ist.

Das reichlich mit großen Öltropfen gefüllte *Endosperm* entsteht bei beiden Familien nuklear und erreicht ganz allgemein eine relativ mächtige Ausbildung (Figuren 4 und 27, En). Es besteht aus parenchymatischen, großen Zellen (Figur 29, En), bei *Polyscias pinnata* als Ausnahme eher aus kleinen.

Im Gegensatz zu den Raphebildungen der *Umbelliferen* sind es nun die *Araliaceen,* welche eine größere Mannigfaltigkeit der Endosperme aufweisen: Die einfachste Möglichkeit, für die *Araliaceen* als typisch hinzustellen, zeigen Samen mit gleichmäßigem Endosperm, die von *glattwandigen Pyrenen* eingehüllt sind (Figur 3, Enc, etwa *Pterotropia gymnocarpa* und *Schefflera Hookeriana*). Dann können die Samen im Querschnitt *Furchen und Leisten* aufweisen, welchen in umgekehrter Weise Leisten und Furchen der Pyrenen entsprechen (vgl. Unterkapitel 9, *Kissodendron, Tieghemopanax).* Natürlich lassen sich alle Zwischenformen von glatten bis stark-leistigen Pyrenen auffinden. Relativ häufig tritt dann bei den *Araliaceen* eine *echte Rumination* des Endosperms auf. Sie entsteht durch Wucherungen der Testa, die das Endosperm zerklüften (Figuren 25 und 27). Dieser Nährgewebetyp kann nun wiederum bei Genera mit glattem *(Hedera, Oreopanax)* oder gefurchtem Endocarp *(Cussonia)* auftreten. Eine weitere Möglichkeit der Formbeeinflussung des Endosperms bilden die aus dem Pericarp *vorspringenden Sekretbehälter* (Sb in Figuren 18 und 27) der *Myodocarpeae,* die das Endocarp, mitunter sogar mit carpelleigenen Leitbündeln, ins Nährgewebe vortreiben. Das Endosperm der *Umbelliferen* zeigt häufig, abgesehen von den Rapheimpressionen, eine mehr oder weniger stark *sinuose Umrißform* (Figur 4, Ens), einerseits infolge welliger Endocarpien *(Lefeburia),*

anderseits durch das flache Vorspringen der Vittae *(Smyrnium Olusatrum, Molopospermum Cicutarium).*

Die *Keimlinge* sind in beiden Familien meist klein und liegen exzentrisch im Scheitel der Endosperme (K in Figuren 2 und 17). Nur selten erreichen sie die halbe Samenlänge. Bei *Astrantia* werden sie auffälligerweise durch eine besonders differenzierte Zellschicht vom Endosperm abgegrenzt.

Die Araliaceen zeigen also dank Putamenform und Testawucherungen, die Umbelliferen wegen Raphedifferenzierungen eine größere Vielfalt des Endosperms.

12. Die Querschnittsform der Früchte.

Bei den primitiven *Araliaceen* wird das Gynoeceum von mehreren Carpellen gebildet, die Pyrenen erhalten durch gegenseitige Beeinflussung eine *seitlich zusammengedrückte Form* (Figur 3). Die ovoiden oder kugeligen, selten länglich-zylindrischen Früchte zeigen teils eine glatte Oberfläche (wenn sich das Mesocarp dickfleischig entwickelt, z. B. Figur 24, *Fatsia japonica* und *Pseudopanax laetevirens*), teils, je nach der äußeren Pyrenenform, spitze oder stumpfe Kanten in radiärer Anordnung (und zwar besonders bei den Steinfrüchten von Arten mit gering entwickeltem Mesocarp, häufig aber auch nach dem Eintrocknen des Pericarps bei stärker fleischigen Früchten). So entstehen sternförmige Querschnittsbilder, in denen die Zahl der Strahlen der Carpellzahl entspricht *(Aralia, Schefflera* usw.). Bei *Pseudopanax Lessonii* nimmt die Breite der stumpfen Putamenwülste proximal stetig zu, so daß die dazwischenliegenden Buchten schließlich zu schmalen Spalten eingeengt werden. Bei einer tricarpellaten Frucht von *Didymopanax Kuntzei* erzeugen die Pyrenen mit ihren je 3 collateralen Fächern insgesamt 9 Kanten.

Die seitlich abgeflachte Form bleibt auch bei den bicarpellaten Genera der *Araliaceen* erhalten (Figur 20), obwohl die Carpelle sich in opponierter Stellung befinden und viel seitlichen Raum zwischen sich frei lassen. Die Rückenansicht erscheint dementsprechend schmal-elliptisch; von der Seite gesehen zeigen die Früchte hingegen eine angenähert kreisförmige oder vieleckige Gestalt. Didymopanax weist Früchte mit distalen und proximalen Einrandungen auf. Die seitlich abgeflachten Früchte von *Tieghemopanax* ähneln stark denjenigen von *Hydrocotyloideae* oder *Ammineae-carinae.* Eine weitere Formdifferenzierung kann in zwei Richtungen erfolgen: Die Pyrenen verflachen einerseits extrem, bis sie im Querschnitt lineal sind *(Tieghemopanax monticola, Acanthopanax spinosus* und *Nothopanax arboreus*), oder sie erscheinen bei breitelliptischer bis rundlicher Form nur noch schwach seitlich zusammengedrückt *(Kalopanax ricinifolius, Astrotrichia ledifolia* und *Myodo-*

carpus). Cussonia paniculata besitzt zweiknöpfig-rundliche, an *Bifora* erinnernde Früchte. *Delarbrea* zeigt schließlich schwach vom Rücken her abgeflachte Mericarpien (Figur 27). Die monocarpellaten *Araliaceen* weisen entweder Früchte mit eiförmig zugespitzter *(Arthrophyllum)* oder dann stark seitlich zusammengedrückter Form auf *(Eremopanax otopyrena).*

Mit Berücksichtigung der Formen bei den *Araliaceen* müssen die seitlich abgeflachten Früchte bei den *Umbelliferen* als primitiv bewertet werden (Figur 5). Solche finden sich dann auch bezeichnenderweise bei den *Hydrocotyloideae.* Bei dieser primitiven Form ist die Commissur (Figur 5, C) im Querschnitt viel kleiner als der die beiden Rücken (Figur 5, J^d) verbindende Durchmesser. Am weitern Verhalten der Fruchtgestalt stärker abgeleiteter Genera läßt sich dann *pleiogen die Tendenz zu mehr rundlichen Formen (Figur 4) und schließlich zu vom Rücken her abgeflachten Typen (Figur 6) feststellen;* die Fugenfläche (Figur 6, C) nimmt bei dieser Entwicklung ständig an Breite zu und erscheint bei letzterer Fruchtform größer als der Abstand der beiden Rücken. Diese Querschnittsformen (jede natürlich mit einer gewissen Variabilität und durch Übergänge mit den andern verbunden) dienen nebst der Rippen- und Flügelausbildung zur Abgrenzung der *Umbelliferen*-Tribus und ihrer stufenmäßigen Anordnung. Sie stellen Formverhältnisse dar, wie sie analog beispielsweise auch bei den angusti- und latisepten *Cruciferen*-Siliculae auftreten.

Die primitivste Ausbildungsform der Früchte läßt sich bei den Hydrocotyloideae feststellen (Figur 5). Diese besitzen schmal-lineale, oft noch jederseits durch eine Furche (Figur 5, C) eingeengte Fugenflächen und im allgemeinen stark seitlich abgeflachte Teilfrüchte mit vorspringend-betonter Rückenkante (Figur 5, J^d). Die Seitenwände, bei *Hydrocotyle* noch gewölbt, erreichen bei *Didiscus coeruleus* und *Trachymene* eine ganz flache Form, ähnlich den Früchten von *Acanthopanax* und *Nothopanax.* Schmale Fugenflächen treten auch bei den *Smyrnieae-physocarpae* auf. Ihre Mericarpien wölben sich eirundlich nach außen, so daß zweiknöpfige Früchte entstehen. Auch *Sanicula,* die *Ammineae-carinae* und *Caucalinae* zeigen schwach seitlich abgeflachte, nur mit schmalen Fugenflächen zusammenhängende Mericarpien. Es kommt überhaupt relativ häufig vor, daß sich die Mericarpien an der Fugenfläche stark verschmälern, was dann lineale Commissuren zur Folge hat *(Neogoezia),* auch wenn die Querschnittsformen nur noch schwach seitlich zusammengedrückt erscheinen *(Xanthosia, Pozoa, Asteriscieae, Astrantia).*

Eine nächste Stufe in dieser Progressionsreihe der Fruchtform nehmen die *Mulineae* ein. Ihre Teilfrüchte besitzen abgerundete Rücken und breitere Commissuren. Auch viele *Saniculoideae* gehören in diese Kategorie.

Die zwischen den beiden extremen und konträren Abflachungsmöglichkeiten vermittelnden Fruchtformen finden sich in den rundlichen Querschnitten (Figur 4) von *Fürnrohria, Chaerophyllum, Conium* usw., die bald von der Seite, bald vom Rücken her schwach abgeflacht sind. Es kommen auch polygon-fünfeckige Formen vor, so bei *Heteromorpha, Elaeoselinum* und *Laserpitium peucedanoides,* bei letzterer Art mit deutlich eingeengter Commissur. Die pseudomonomeren *Umbelliferen* besitzen Nüßchen rundlichen Querschnittes. Wenn die Mericarpien halbkreisförmig sind, mißt die Breite der Fugenfläche doppelt soviel wie der Abstand vom Rücken bis zur Fuge. Dies trifft häufig für *Seselinae* zu, nur wird die Commissur öfters von den randständigen Rippen verbreitert.

Stark vom Rücken her abgeflachte Mericarpien charakterisieren die Gruppe der *Peucedaneae* (Figur 6). Ihre sehr verbreiterten Fugenflächen erscheinen durch Randrippen oder Randflügel (Figur 6, Fl) noch vergrößert. So kommen flache, scheibenförmige Früchte zustande *(Lefeburia, Zozimia, Pappea, Heracleum),* die in der Rückenansicht breit elliptische bis rundliche, von der Seite her aber lineal-schmale Formen zeigen. Auch *Artedia,* eine *Dauceae,* zeigt diese Gestalt der Früchte, welche ganz allgemein als abgeleitet interpretiert werden muß.

Die *Länge* der Früchte steht in einer gewissen Beziehung zur Querschnittsform. Sie ist bei knopfigen Früchten kaum größer als die Breite eines Mericarps *(Coriandrum),* ebenso bei stark seitlich abgeflachten *(Hydrocotyle, Trachymene)* und vom Rücken her zusammengedrückten *(Malabaila).* Bei rundlichen Querschnittsformen dürfte das für die *Umbelliferen* typische Verhalten etwa bei (1—)$1^1/_2$—3mal größerer Länge als Breite bestehen. Durch länglich-zylindrische, proximal die Samen enthaltende und apical (analog den *Brassiceae* der *Cruciferae)* geschnäbelte Früchte zeichnen sich die *Scandicinae* aus. Im Gegensatz zu dieser Ausbildung steht die an *Rapistrum (Cruciferae)* erinnernde Fruchtform von *Enanthiophylla, Osmorhiza, Coulterophytum* und auch *Myodocarpus* (Figur 22), bei der sich die Samen apical in einem Fruchtgehäuse befinden, während sich die Frucht basal in einen Stiel, das *Carpopodium,* verschmälert. Diese sterilen Abschnitte hängen nach der Spaltung wie Schwänze an den Mericarpien *(Osmorhiza).*

Die Umrißformen der *Samen* entsprechen weitgehend denjenigen der Früchte, natürlich ohne die Rippen und Flügel. Sie erscheinen demzufolge bei primitiven Genera seitlich zusammengedrückt, häufig mehr oder weniger halbkreisförmig, bei abgeleiteteren Formen vom Rücken her abgeflacht und meist dann auch campylosperm.

Die seitlich abgeflachten, für die Araliaceen und Hydrocotyloideen typischen primitiven Fruchtformen wandeln sich also, mit mannigfaltigen Übergängen und pleiogen, bei den Apioideae zu mehr rundlichen und endlich vom Rücken her abgeflachten, abgeleiteten Formen um.

13. Die Schizocarpbildung.

Für die *Araliaceen* stellen *Drupae* (Figur 3) die charakteristische Fruchtform dar. Die meist seitlich abgeflachten Pyrenen stoßen, von mehreren oder wenigeren (bei *Schefflera digitata* z. B. 1—2) Schichten Mesocarp getrennt, mit breiter Fläche aneinander (Figur 3, C) und können sich beim Zerfall der äußeren fleischigen Pericarpschichten abgefallener Früchte voneinander lösen. In einigen wenigen Fällen fehlt das separierende Mesocarpparenchym; die Pyrenen besitzen dann direkten Kontakt miteinander und bleiben dauernd verbunden *(Schefflera odorata, Sch. octophylla, Dendropanax japonica).* Die *Araliaceen*-Früchte mit weichhäutigem Endocarp (Figuren 25 und 26) verhalten sich nach der Reife ähnlich wie Beeren.

Die bicarpellaten *Araliaceen* zeigen, im Gegensatz zu den polycarpellaten, Pyrenen, die nicht mehr seitlich, sondern nur noch mit ihren verbreiterten Innenkanten aneinanderstoßen (Enc in Figuren 19 und 28). In der dadurch entstehenden Commissur treten die Pyrenen gar nicht selten in direkten Kontakt miteinander oder sind nur noch durch wenige Mesocarpschichten getrennt (Figur 28, C).

Bei weiter abgeleiteten *Araliaceen*-Früchten verschmälert sich teilweise die Commissur immer mehr. Dazu wird sie oft noch von längs verlaufenden Furchen eingeengt *(Tieghemopanax elegans,* Figur 18, C). Im Zusammenhang mit der Xerocarpbildung begünstigt dies ein Entzweibrechen wesentlich. Es ist deshalb nicht verwunderlich, wenn dermaßen ausgebildete Früchte gelegentlich und unorganisiert in Hälften zerfallen *(Panax, Astrotrichia, Tieghemopanax).* Dies braucht jedoch nicht so zu sein; beispielsweise halten die Mericarpien von *Kalopanax* und *Acanthopanax* trotz sehr schmaler Commissuren doch gut zusammen.

Die Schizocarpbildung wird bereits innerhalb der Araliaceen mit ihrer ersten, Biscutella (Cruciferae) entsprechenden Stufe konstant bei Myodocarpus (Figur 23) und (von mir unkontrolliert, für *Boerlagiodendron trilobum* und viele andere Arten sicher nicht zustimmend) bei *Boerlagiodendron* p. p. und *Harmsiopanax* (= *Horsfieldia).* Dieselbe Stufe nehmen unter den *Umbelliferen* die *Hydrocotyloideae* ein. Ihre Früchte zerfallen meist in einzelne Mericarpien; diese bleiben aber noch nicht organisiert apical am sich isolierenden Procarpophor hängen. Das Procarpophor ist beispielsweise bei *Trachymene* — entgegen allen Behauptungen in der Literatur ! — sehr deutlich ausgebildet.

Die Entstehung eines Schizocarpes steht im Zusammenhang mit dem Einsamigwerden der Mericarpien, mit dem Austrocknen des Pericarpes und der seitlich abgeflachten Pyrenenform, deren schmale Commissur die Trennung erleichtern kann (Figur 10, C). Erst wenn die organisierte Spaltung fest im Bauplan der Frucht verankert ist, treten wieder breitere bis sehr breite Mericarpien auf (Figur 4, C), die sich

dann aber trotzdem leicht trennen können. Bisweilen kommen seitlich des Carpophorbündels Hohlräume vor *(Delarbrea, Johrenia polyscias, Heracleum)*, so daß die Mericarpien nur durch zwei schmale periphere Gewebebänder und das Carpophor selbst miteinander verbunden bleiben. Nach der Spaltung verweilen die nuciformen Teilfrüchtchen beim typischen Verhalten der *Umbelliferen (Apioideae)* noch eine Zeitlang apical am Carpophor.

Die Fähigkeit zur Spaltung geht *Umbelliferen*-Früchten pleiogen sekundär wieder verloren. Trotz Ausbildung des Carpophorgewebes bleiben die Teilfrüchte von *Coriandrum* und anderer kleiner Genera vereint. Auch die pseudomonomeren *Umbelliferen* isolieren ihr Carpophor natürlich nicht mehr.

Schon bei den Drupae von *Trevesia, Didymopanax Kuntzei* und *Apiopetalum* ziehen Schichten von Kristallzellen den Pyrenenwänden entlang. Solche treten dann wieder bei *Myodocarpus* auf und bilden auch bei den *Saniculoideae* und den *Scandicinae* typische Trennungsgewebe. So spalten die Früchte von *Sanicula* sehr leicht und organisiert mittels einer streng lokalisierten Kristallschicht in der eingeengten Commissur, obwohl das Carpophorgewebe vollständig fehlt. Die Mehrzahl der *Umbelliferen*-Früchte teilt sich hingegen ohne das Mitwirken von Kristallzellen. Die Commissur besteht meist aus lockerem Gewebe, das durch die beim Austrocknen der Früchte entstehenden Gewebespannungen leicht zerreißt. Der Abschluß der Commissur nach außen wird also bei den Teilfrüchtchen nicht etwa von einer Epidermis gebildet, sondern von mesocarpalem, oblitiertem Parenchym, das vor der Fruchtdehiszenz den Zusammenhang der Carpelle bewerkstelligte.

Auch die schrittweise Entstehung des typischen Apioideen-Schizocarpes aus den Steinfrüchten der Araliaceen heraus, über die Stufe von Myodocarpus, bildet ein treffliches Beispiel einer typologischen Progressionsreihe, wie sie für eine phylogenetische Betrachtung nicht schöner gewünscht werden kann.

14. Das System der Leitbündel.

Weil die Fruchtknoten unterständig sind, müssen beim Leitbündelsystem zwischen carpelleigenen Strängen und solchen unterschieden werden, die, durch das Pericarp hinaufziehend, die äußeren Blütenkreise versorgen. Letzteren kommt insbesonders bei den Früchten der *Umbelliferen* eine große morphogene Bedeutung zu (die entsprechend bei hypogenen Gynoecien, z. B. der *Cruciferen*, die sonst ähnliche Gestaltungsverhältnisse zeigen, wegfällt). Die Sepal- und Petalbündel (Figur 3, L_{1-10}) liegen in den mittleren Schichten des Pericarps, distal oft mehr peripher, und werden meist stärker ausgebildet als die von ihnen nach innen abzweigenden carpelleigenen Stränge (Figur 3, Ced und Cel). Die Kelchbündel versorgen auch die Stamina.

Bei den durchwegs isomer gegliederten *Araliaceen*-Blüten des Typs K_n C_n St_n Cp_n (in den meisten Fällen pentamer) läßt sich die Zuordnung der Bündel leicht vornehmen, denn ihre Verteilung ist sehr regelmäßig: In der Medianebene der Carpelle, radial-außerhalb der Putamenkanten, liegen die Petalbündel (Figur 3, L_1, L_3, L_5, L_7 und L_9), welche die Kronblätter versorgen; in den Buchten zwischen den Pyrenen ziehen, oft als echte Rippen (Figur 3, R) schwach vorspringend, die Sepalbündel (Figur 3, L_2, L_4, L_6, L_8 und L_{10}) in die Kelch- und Staubblätter. Es finden sich demnach *n* Fibrovasales carinales und *n* Fibrovasales suturales vor, entsprechend der Alternanz der Kelch- und Kronblätter stetig miteinander abwechselnd. Die decameren Blüten von *Schefflera digitata* und *Gastonia cutispongia* besitzen also insgesamt 20 Bündel, die octomeren Blüten von *Schefflera Stuhlmannii* 16, die hexameren von *Schefflera odorata* und *Sch. arborica* 12, die pentameren (Figur 3), für sehr viele *Araliaceen* charakteristisch, 10.

Fatsia japonica zeigt im Blütenstiel 10 komplexe, mehr oder weniger separierte Bündel, die sich beim Übergang in den Fruchtknoten aufspalten. 10 immer noch zusammengesetzte Stränge ziehen divergierend gegen die Peripherie, 10 weitere verschmelzen paarweise zu den 5 Ventralmediani (Figur 24, Cev). Erstere stellen die Fibrovasales carinales und suturales dar. Aus ihnen entspringen carpelleigene Bündel: Lateralia, die sich seitlich an die Pyrenenwände lagern, Dorsalmediani, aus Petalbündeln, die über den Putamenkanten dahin ziehen (Figur 24, L_{1-10}, Cel, Ced).

Carpelleigene Bündel kommen fast bei allen untersuchten *Araliaceen* vor. Ihre Bildung resp. Ausgliederung steht im Zusammenhang mit der relativ starken Entwicklung des Pericarps. Sie fehlen bei den dünnwandigen Früchten von *Aralia foliolosa, Didymopanax Kuntzei, Tieghemopanax elegans* und auch der meisten *Umbelliferen,* wo sich dann eben nur die 10 Kelch- und Kronblattbündel vorfinden (Figur 4). Nur bei einigen *Hydrocotyloideae* mit besser entwickelter Fruchtwand zweigen sie vereinzelt noch ab. Zu den carpelleigenen Bündeln gehören auch die Zentralstränge (Figur 3, Cev, Figur 4, Cz), über die im nächsten Unterkapitel bei der Besprechung des Carpophors das Nötige mitgeteilt wird.

Schließlich können die Fibrovasales carinales und suturales nur schwach ausgebildet oder in reifen Früchten überhaupt nicht mehr feststellbar sein, wie dies für *Acanthopanax Giraldii, Mesopanax capitatus, Schefflera octophylla, Apiopetalum velutinum, Tieghemopanax monticola* und *T. simabaefolia,* auch für *Pappea capensis* und *Hydrocotyle leucocephala* mehr oder weniger zutrifft.

Isomer-tetramere Blüten von *Hedera Helix* zeigen selbstverständlich die 8 Fibrovasales regelmäßig angeordnet; hingegen wird die Verteilung ziemlich labil bei heteromer gebauten Blüten, beispielsweise bei tetra- oder

tricarpellaten mit pentameren äußeren Kreisen (tricarpellige Variationen von *Tieghemopanax, Pseudopanax laetevirens, Fatsia japonica,* auch *Didymopanax Kuntzei).* Es treten dann eben mehr Petalbündel als Putamenkanten, mehr Sepalbündel als Buchten auf.

Bei den bicarpellaten Formen finden sich in einem ersten, seltenen Ausbildungstyp pro Mericarp noch mehr als 5, unregelmäßig gelagerte Leitbündel *(Centella Chamissonis* 7—9, netzaderig verbunden). Dann wird die Zahl der Stränge auf die 10 Fibrovasales carinales und suturales beschränkt, sie verteilen sich jedoch vorerst noch ziemlich ungleich *(Didymopanax Claussenianum, Kalopanax ricinifolius, Tetraplasandra Waimeae, Nothopanax arboreus).* Bei den abgeleiteteren *Araliaceen,* insbesondere bei *Myodocarpus* (Figur 18), *Delarbrea collina, Astrotrichia ledifolia, Tieghemopanax, Acanthopanax spinosus* sowie bei den primitiven *(Hydrocotyle, Didiscus, Trachymene)* und allen typischen *Umbelliferen,* nehmen schließlich die 10 Fibrovasales eine *konstante und charakteristische Lagerung* ein, wie sie bereits im I. Teil, Kapitel V, für *Myodocarpus* beschrieben wurde. Die *Umbelliferen*-Blüten sind tetrazyklisch-pentamer gebaut mit bicarpellatem Gynoeceum. Kelch-, Kron- und Staubblattkreis stehen in sukzessiver Alternanz und verteilen sich auf die beiden Carpelle in der Weise, daß das äußere 2 Kelch-, 3 Kron- und 2 Staubblätter, das innere umgekehrt 3 Kelch-, 2 Kron- und 3 Staubblätter trägt. Kelch- und Staubblätter werden von den Sepalbündeln Nrn. 2, 4, 6, 8 und 10 (Figur 4) versorgt. Die Petalbündel Nrn. 1, 3, 5, 7 und 9 ziehen in die Buchten zwischen den Kelchblättern zu den Kronblattinsertionen. Die Hauptaufgabe dieser 10 Fibrovasales liegt aber wohl weniger in der Versorgung der reduzierten Sepala (die sogar ohne Anschluß sein können) und der zarten Petala, sondern viel eher in derjenigen der Stamina und, an Stelle der carpelleigenen Bündel, die sie nicht mehr abzweigen, insbesondere des Pericarps. Jedes Carpell enthält 5 Fibrovasales (Figuren 2 und 4), welche als Grundlage der Hauptrippenbildung dienen. Eine Teilfrucht besitzt entweder 3 carinale und 2 suturale, oder 2 carinale und 3 suturale Fibrovasales (Figuren 1 und 6), ohne sonstige äußerliche Unterschiede. Petal- und Sepalstränge verteilen sich also ungleich auf die Mericarpien (Figur 15, verschiedene Lage und Anzahl), ergänzen sich aber durch identische Ausbildung, so daß die Symmetrie gewahrt bleibt, die Mericarpien spiegelbildlich gleich erscheinen. Als Beispiel dieser Tatsache sei darauf hingewiesen, daß das Rückenjoch des einen Carpells von dem Petalbündel Nr. 1 (Figur 5, J^d), das andere von dem Sepalbündel Nr. 6 gebildet wird.

Die 10 Stränge verteilen sich beim typischen Verhalten regelmäßig auf den Fruchtquerschnitt. Jedoch können sich auch die 2 lateralen Bündel dem dorsalen nähern und dann durch große Abstände von den 2 marginalen, an der Fuge liegenden, getrennt sein. Die Bündel treten hie und da nur schwach in Erscheinung *(Sanicula, Fürnrohria)* oder

fehlen bei der Reife völlig *(Coriandrum)* oder partiell (mit Ausnahme der starken marginalen Stränge: *Malabaila).*

Die monocarpellaten Früchte von *Eremopanax otopyrena* enthalten 10 Hauptstränge und viele carpelleigene Bündel, diejenigen von *Arthrophyllum* 10 Haupt- und 10 carpellzugehörige Fibrovasales. Die pseudomonomeren Früchte von *Lagoecia* und *Petagnia* besitzen 8 Stränge, nämlich das fertile Carpell 5, wie bei den bicarpellaten Genera, das reduzierte hingegen nur 3.

Die Betrachtung des Leitbündelsystems besitzt eine große Bedeutung, insbesondere im Zusammenhang mit der Rippen- und Flügelbildung, so daß die Ableitung des fixierten Umbelliferen-Bauplanes mit seinen 10 charakteristischen Fibrovasales aus den Araliaceen, die mühelos möglich und durch alle Zwischenformen belegbar ist, zu den wichtigsten vermittelnden Progressionsreihen gehört.

15. Die Entstehung des Carpophors.

Der Blütenstiel von *Fatsia japonica* entläßt in die Peripherie des Pericarps und ins Zentrum des Fruchtknotens je 10 Bündel (ähnlich Figur 14). Letztere stellen seitlichste carpelleigene Lateralia dar. Sie verschmelzen bald zu Ventralmediani (Figur 24, Cev), die, in Fünfzahl auftretend, den inneren Pyrenenkanten opponiert, im Fruchtzentrum apicalwärts ziehen. Eine der Carpellzahl entsprechende Anzahl Ventralmediani, die ringförmig angeordnet, zentral vor den Putamina liegen, fand ich auch bei vielen andern *Araliaceen,* beispielsweise 10 bei *Schefflera digitata,* 9—8 bei *Schefflera Stuhlmannii,* 6 bei *Schefflera odorata,* 5 bei *Aralia foliolosa, A. nudicaulis, Acanthopanax Giraldii, Mesopanax capitatus, Dendropanax japonicus, Tetraplasandra Waimeae* und 4—3 bei *Pseudopanax laetevirens.* Am Ende des schlauchförmigen Teiles der Carpelle spalten diese *n* Ventralmediani wieder in *2n* Lateralia auf, zweigen die Funiculusbündel ab und ziehen paarweise seitlich der Dorsalmediani in die Griffel hinauf. Seltener verschmelzen die Ventralmediani mehr oder weniger seitlich *(Hedera, Pterotropia Kavaiensis).* Löst man die Pyrenen vertrockneter Steinfrüchte mit Gewalt voneinander, so lassen sich die zentralen Bündel als einheitlicher, säulchenförmiger Gewebekomplex oft gut isolieren *(Aralia foliolosa, Acanthopanax Giraldii* usw.). In der reifen Frucht von *Fatsia japonica* löst sich das zwischen den Putamina liegende Mesocarp weitgehend auf, und der verholzte Gewebekern bleibt mit 5 getrennten Bündeln (Figur 25, Cph) isoliert stehen.

Bei den bicarpellaten *Araliaceen* läßt sich die sukzessive Entstehung eines *Procarpophors* schön verfolgen. Es gibt Fälle, in denen die 4 Lateralia in der Commissur paarweise genähert, aber noch deutlich getrennt vorkommen oder nur schwach miteinander verschmelzen. Dann können je zwei verschieden-carpellige Bündel zu einem einheitlichen

Strang verwachsen, so daß 2 Bündel collateral in der Commissur liegen *(Astrotrichia ledifolia, Didymopanax Morototoni, Kalopanax ricinifolius, Acanthopanax spinosus, Tieghemopanax monticola* und *T. simabaefolia* Figur 28, Cph). Bei *Tieghemopanax sessiliflora* werden sie sogar durch die zentral zusammenstossenden innern Putamenleisten voneinander getrennt, bei *Didymopanax Claussenianum* reduziert und mit dem Endocarpgewebe vereint. Oft verwachsen die beiden Bündel zu einem einheitlichen, komplexen Zentralbündel. Diese Ausbildung findet sich bei *Myodocarpus* (Figur 19, Cz), *Didymopanax Kuntzei* und *Apiopetalum velutinum,* bei letzterer Art ist das Carpophorbündel in einer Mesocarplamelle, die durch zwei collaterale Höhlen begrenzt wird. Bei *Delarbrea collina* bleibt eine entsprechende Höhle ungeteilt, dafür erscheint das Carpophorgewebe wieder serial in die beiden Ventralmediani aufgespalten und leicht isolierbar an den Höhlenwänden (Figur 27, Cz, Figur 29, Cph). Ein einheitliches, mehr oder weniger tief in seine beiden Ventralmediani gespaltenes Zentralbündel ist auch für die *Umbelliferen* charakteristisch. Im syncarpen Abschnitt spaltet es wieder in die einzelnen Lateralia auf. Struktur und Verwachsung der Carpophorstränge wechseln je nach dem Fruchtabschnitt beträchtlich, besonders auffällig erscheint die starke und plötzliche Massenabnahme am Ende des schlauchförmigen Teils der Carpelle. Bei *Myodocarpus,* einigen *Tieghemopanax*-Arten, *Apiopetalum, Hydrocotyloideae* und *Scandicinae* ist das Carpophorgewebe von Kristallzellen umgeben.

Das Carpophor im eigentlichen Sinne stellt eine Struktur der reifen Umbelliferen-Früchte dar, welche im Zusammenhang mit der Dehiszenz und der Dissemination steht. Es setzt sich aus der ventralsten Partie beider Carpelle zusammen und geht aus den zwei Ventralmediani, eventuell noch aus verholztem umgebendem Parenchym hervor. Der Anteil des Leitgewebes kann sekundär auch sehr gering sein. Isoliert stellt das Carpophor ein fädliches, in der Fortsetzung des Fruchtstieles stehendes Säulchen dar, an dessen Spitze die Mericarpien mittels der Funiculusstränge noch eine Zeitlang haften. Das Carpophor erscheint bei den *Hydrocotyloideae* oft undeutlich ausgebildet *(Hydrocotyle leucocephala).* Ist es vorhanden, so bleibt es meistens beim Zerfall der Frucht an einem der Mericarpien haften, kann sich aber auch wie bei *Myodocarpus* (Figur 23) lösen, dann aber die Mericarpien nicht wie bei den typischen *Umbelliferen* an der Spitze tragend *(Trachymene, Didiscus, Xanthosia, Schoenolaena, Pentapeltis).* Letzteres ist jedoch der Fall bei *Asteriscium, Mulinum* und *Azorella.* Bei den *Saniculoideae* tritt das Carpophorgewebe teils in 4 Bündeln, mit Beziehungen zu den Strängen Nrn. 3, 4, 8 und 9 auf, teils zweispaltig *(Astrantia)* oder mehr oder weniger stark reduziert *(Eryngium).* Es fehlt vollständig in der Frucht von *Sanicula europaea,* die dennoch leicht spaltet. Bei den *Apioideae* erreicht das Carpophor seine höchste Organisation. Es besitzt eine rundliche

(Carum) oder mehr flache Querschnittsform *(Cachrys)*, erscheint ungeteilt *(Conium)*, gegabelt *(Osmorhiza)* oder tief zweispaltig und spreizend *(Angelica)*. Es hält die Mericarpien elastisch-biegsam fest. Trotz guter Entwicklung des Carpophorgewebes kommt es vor, daß sich Früchte doch nicht spalten *(Coriandrum, Bifora, Oenanthe)*. Bei einer tricarpellaten Frucht von *Smyrnium Olusatrum* wurde das Carpophor dreieckig und drei Ventralmediani enthaltend, vorgefunden. Auch die pseudomonocarpe Frucht von *Lagoecia* besitzt Carpophorgewebe an der Grenze des fertilen gegen das sterile Carpell.

Es können auch Lateralia, die von den zehn peripheren Fibrovasales abzweigen und bei *Myodocarpus* noch isoliert neben dem Procarpophor dahinziehen, oberwärts an der Carpophorbildung beteiligt sein, wie das G. Jackson (32) für *Osmorhiza longistylis* darstellt: Aus dem Blütenstil kommend, ziehen beim Übergang in den Fruchtknoten die Bündel 10, 1 und 2 ins eine, 5, 6 und 7 ins andere Mericarp. Zwei große komplexe Stränge bleiben übrig. Aus ihnen zweigen wenig höher die Bündel 3, 4, 8 und 9 ab. Im Innern verbleiben, im Gegensatz zu *Myodocarpus*, 4 Bündel (je zwei seitlichste Lateralia pro Carpell), $Celx^1$, $Cely^1$, Celx und Cely, die sich ins Zentrum verlagern und gegenseitig verschmelzen, wobei die 4 Hadromgruppen, zwei Ventralmediani entsprechend, auf die Seiten der Fruchthöhle wandern. Diese Struktur wird nun die Frucht hinauf, soweit diese schlauchförmig gebaut ist, beibehalten. Oben vereinigen sich je die beiden Hadromstränge der Carpellhälften und treten seitlich in Verbindung mit den die Commissur begrenzenden Bündeln Nrn. 3 und 9, resp. 4 und 8. Dann erfolgt eine Aufspaltung in 4 Stränge, nämlich in 3 + Celx, 9 + $Celx^1$, 4 + Cely und 8 + $Cely^1$. Wenig höher nehmen die Ovulabündel aus Celx und $Cely^1$ ihren Ursprung. Die 4 Stränge enden unvermittelt; nur schwache Verlängerungen ziehen in die Kron- und Staubblätter, die gering entwickelten Kelchblätter bleiben ohne Anschluß. Im Hinblick auf die vorliegenden Untersuchungen ist es nicht mehr möglich, die Leitbündelnatur des Carpophors zu bestreiten, wie das sogar Drude (15) noch tat.

Auch die typologische Phylogenie des Carpophors läßt sich Stufe für Stufe innerhalb der Araliaceen und Hydrocotyloideae verfolgen, von zentralen Gewebesträngen der Drupae über das Procarpophor von Myodocarpus bis zu seiner höchsten Ausbildung bei den Apioideae. Die Carpophorbildung steht im Zusammenhang mit der schlauchförmigen Gestalt der Carpelle und der eufrangenten Spaltungsweise. Die Leitbündelstruktur des Fruchthalters zeigt, noch innerhalb der Apioideae, verschiedene Stufen: Vier getrennte Lateralia, zwei separierte Ventralmediani, ein komplexes Bündel mit vier mehr oder weniger deutlichen Hadromgruppen oder schließlich die Tendenz zur Reduktion.

16. Die Rippen und Flügel.

Bei den meisten *Araliaceen* wird das Mesocarp fleischig ausgebildet, die Leitbündel treten im allgemeinen *nicht* als Rippen in Erscheinung *(Fatsia japonica* Figur 24, M, auch *Hedera, Pseudopanax, Schefflera Nono, Tieghemopanax Pancheri)*. *Dünn-fädliche Rippen* lassen sich bei den dickfleischigen Früchten nach der Reife beim Austrocknen des

Mesocarps feststellen (Figur 3, R, *Eremopanax Balansae, Kalopanax ricinifolius, Aralia nudicaulis,* div. *Schefflera*-Spezies), bei Arten mit gering entwickeltem Fruchtfleisch oft schon früher *(Nothopanax arboreus, Didymopanax Morototoni, Acanthopanax spinosus, Tieghemopanax Schlechteri).* Bei *Delarbrea* treten trotz des dünnen Pericarps keine echten Rippen vor, die Leitbündel sind nur schwach ausgebildet, und längs verlaufende Zellzüge des Exocarpes (Figur 27, E) täuschen *falsche Rippen* vor, ähnlich wie bei *Coriandrum.* Sehr deutlich und früh sichtbar erscheinen jedoch die *Rippen* bei den wenigen xerocarpen *Araliaceen*-Früchten (Figur 18, R). *Flügelbildungen* treten nur ganz vereinzelt auf. So besitzen die Früchte von *Apiopetalum velutinum* (ähnlich angedeutet auch bei *Schefflera combouinensis)* dorsale und seitliche, einfache oder gespaltene dickliche Mesocarpwülste von noch unfixierter, polymorpher Form, die bis 4 mm breit werden und ohne konstante Beziehungen zu bestimmten Leitbündeln stehen. Die marginalen Flügel nähern sich einander nach Art der *Angelicinae.* Neben *Astrotrichia pterocarpa* wären dann noch besonders die geflügelten Früchte von *Myodocarpus* zu nennen, wie sie im I. Teil, Kapitel V, beschrieben sind.

Wenn viele, hauptsächlich mehrcarpellige *Araliaceen*-Früchte grob und ausdrücklich gerippt erscheinen (Figur 3, 2 Rippen bei *Didymopanax,* 5 bei *Aralia, Dendropanax,* bis 14 bei *Schefflera),* so hat dies seine Ursache im Vorstehen der äußeren Kanten der seitlich zusammengedrückten Pyrenen (Figur 3, Enc), welche das Mesocarp vorwölben, und zwar bei fleischigen Früchten insbesonders nach der Reife beim Eintrocknen, bei schwächer ausgebildetem Mesocarp während der ganzen Entwicklung. Diese groben Rippen dürfen natürlich nicht mit den echten Hauptrippen, die ein Leitbündel als Grundlage besitzen, oder mit mesocarpalen Nebenrippen homologisiert werden. Sie sollen deshalb zum Unterschied als *Putamenkanten* (Figur 3, Ptk) bezeichnet werden. Ebensowenig entsprechen auch die Buchten zwischen ihnen den Tälchen der *Umbelliferen* (Figur 4, Val); letztere stellen Einbuchtungen zwischen den Kelch- und Kronblattbündeln dar. Auch die Formen der bicarpellaten *Araliaceen*-Früchte werden von den Pyrenen bestimmt. Dazu können jedoch, wie auch bei mehrcarpelligen Früchten, über den Pyrenenkanten und in den Buchten echte Rippen auftreten (Figur 3, R und J^I, *Aralia nudicaulis, Schefflera, Astrotrichia).*

Rippen und Flügel werden bei den *Umbelliferen*-Früchten sehr verschieden ausgebildet und stellen die Hauptkomponente jener minutiösen Merkmale dar, welche die äußerliche Unterscheidung überhaupt erst ermöglichen.

Bei den *Hydrocotyloideae* kommen noch *Araliaceen*-ähnliche Putamenkanten mit einer Betonung der dorsalen Joche vor (Figur 5, J^d). Die Leitbündel können primär oder sekundär im Zusammenhang mit

einer stärkeren Mesocarpentwicklung oder infolge schwacher eigener Ausbildung als Rippen nicht in Erscheinung treten. Eine ganz beträchtliche Zahl von *Umbelliferen* besitzt *rippenlose* Früchte, obwohl gut entwickelte Leitbündel oft direkt unter der Oberfläche des Pericarps liegen. Bei *Chaerophyllum aureum* fehlen die Rippen wohl sekundär infolge der starken tangentialen Abflachung der Fibrovasales. *Die primitivste echte Rippenbildung* besteht darin, daß die verholzten Fibrovasales carinales und suturales, dem Endocarp aufliegend, bei dünnem Mesocarp aus der Ebene der Fruchtoberfläche hervortreten (Figur 20, R, *Myodocarpus, Hydrocotyle, Trachymene, Tieghemopanax).* Die Rippen bestehen äußerlich aus geraden, selten geschlängelten Leistchen (Figur 23, J^{I}). *Anthriscus,* mit basal nicht prominenten, nur apical sichtbaren Rippen, bildet den Übergang zum ungerippten Fruchttyp.

Es wurde bereits früher bei der Besprechung des Leitbündelsystems (siehe Unterkapitel 14) dargelegt, daß sich die typischen *Umbelliferen*-Früchte durch 5 in jedem Mericarp bogig verlaufende Fibrovasales auszeichnen (Figur 4). Nur selten treten mehr Nerven auf. Als gelegentliche Modifikation können durch Verzweigung auch überzählige Rippen entstehen. Jene *Umbelliferen,* bei denen sich die Rippen und Flügel nur über den 10 Leitbündeln entwickeln, wurden früher zu der künstlichen, die Vertreter einer identischen Entwicklungsstufe umfassenden Sammelgruppe der *Haplozygieae* vereint (Figur 4, z. B. alle *Ammineae-carinae-genuinae).* Ganz allgemein werden bei der sehr viele Genera umfassenden Gruppe der *Ammineae-carinae* die Rippen weniger stark ausgebildet als bei den *Seselinae,* die auch Übergänge zu Flügeln aufweisen.

Die Hauptrippen besitzen entweder einen runden oder aber scharf gekielten Rücken, sie können ferner mehr wulstig oder vor allem durch Flächenwachstum flügelig werden. Die *primitivste Flügelbildung* besteht darin, daß der Fibrovasalstrang in der Flügelperipherie außen dahinzieht. Es sieht dann aus, als hätte das Leitbündel das Mesocarp (Figur 5, Fl), eventuell auch das Endocarp (Figur 1, Encl) ausgezogen. Bei dem für die *Umbelliferen typischen Flügelbau* bleibt hingegen das Leitbündel im Fruchtgehäuse oder an der verbreiterten Flügelbasis. Deshalb fehlen dann auch die Endocarplamellen oder werden funktionell durch mesocarpale Sclerenchymfaserplatten ersetzt. Den Flügeln, die aus Nebenrippen entstehen (Figur 6, J^{II} und Fl), liegt überhaupt kein Leitbündel zugrunde. Es geht also nicht an, kurzweg die Fibrovasales als Ursache der Rippen- und Flügelbildungen hinzustellen, es kann, muß aber nicht so sein.

Die Flügel können, als primitive Stufe wie bei *Myodocarpus,* nur dorsal auftreten (Figur 5, *Hydrocotyle, Trachymene*). Es ist aber auch möglich, daß alle 10 Rippen zu Flügeln auswachsen, oder daß ungleiche, aber in beiden Mericarpien symmetrische Ausbildungen vorkommen. So

bestehen die 4 Fruchtflügel von *Asteriscium* nur aus den Juga lateralia (Figur 4, J^l, während die Juga marginalia und dorsalia, Figur 4, J^m und J^d, nur als Rippen vortreten), bei *Laretia* hingegen aus den Juga marginalia. Die Randjoche sind häufig gefördert. Bei *Pichlera* stehen die Juga lateralia gar nicht vor, so daß dreirippige Mericarpien entstehen. *Ferula angulata* zeigt eine von den Rücken- über die Seiten- zu den Randjochen ständige Zunahme der Flügelgröße. Sie bildet den Übergang zu *Peucedanum,* wo ebenfalls die Juga marginalia geflügelt, die Juga lateralia und dorsalia nur als Rippen auftreten. Letztere fehlen bei *Coloptera,* während sie bei *Polytaenia* mit den Seitenjochen verschmelzen.

Selten tritt *Heteromericarpie* auf. Bei *Heteromorpha* entwickeln sich nur jene Hauptrippen zu Flügeln, in denen ein Kelchbündel steckt. Weil sich aber die Fibrovasales carinales auf die beiden Mericarpien nicht spiegelbildlich verteilen, trägt das eine 3 (einen rücken- und 2 randständige), das andere nur 2 (seitenständige) Flügel. Die Fibrovasales suturales erscheinen nur als schwache Rippen. *Annesorhiza* besitzt, neben den zwei Randflügeln, auf dem einen Mericarp bloß einen Rücken-, auf dem andern zwei Seitenflügel.

Als weitere Komplikation können zwischen den Hauptrippen an Stelle der Tälchen (Figur 4, Val) *Nebenrippen* in einer stets geraden Anzahl entstehen, und zwar pro Mericarp 2 oder meistens 4 (Figur 6, J^{II}). Diese besitzen in ihrer Basis keine Leitbündel, sie stellen lediglich flächenhafte Mesocarpemergenzen dar, welche jedoch öfters sogar die Hauptjoche (Figur 6, J^I) an Größe überragen. In der typischen und fixierten Ausbildung kommen Nebenrippen nur bei den *Apioideae* vor. Zu den 5 Hauptrippen treten dann noch pro Mericarp 4 Nebenrippen, so daß nun insgesamt 9, allerdings nie identisch ausgebildete Joche vorhanden sind (Figur 6, J^I und J^{II}). Diese Früchte wurden früher in die künstliche Sammelgruppe der *Diplozygieae* gebracht. Die *Ammineae-carinae-novemjugatae* gehören u. a. hieher. Die Juga secundaria können teils als Rippen *(Silerinae),* teils als Flügel *(Elaeoselinae* mit campolytropen, *Thapsinae* mit orthotropen Samen) in Erscheinung treten (vergleiche Figur 6, J^{II} und F^l). Bei *Artedia* entwickeln sich nur die lateralen Nebenjoche zu eingekerbten Flügeln, die dorsalen Nebenjoche und die Hauptjoche bleiben Rippen. *Daucus, Ammodaucus* und die *Caucalinae* zeigen in Stachelreihen aufgelöste, oft zweiteilige Nebenrippen. Während bei den neunrippigen Früchten von *Siler* die Haupt- und Nebenjoche noch ähnlich ausgebildet werden, überragen letztere bei den *Laserpitieae* die Hauptrippen als breite Flügel. *Elaeoselinum* bildet nur die Juga secundaria lateralia als Flügel aus, *Margotia* hingegen dazu noch die Juga secundaria dorsalia. Bei einzelnen *Laserpitium*-Arten fehlen äußerlich die Hauptjoche ganz, so daß zwischen den vier geflügelten Nebenjochen *Pseudovalleculae* entstehen.

Es wurde bereits auf die *Tendenz der Förderung der Randjoche und der Verbreiterung der Commissur* hingewiesen (vgl. C in Figuren 5, 4 und 6). Wachsen die Juga marginalia zu Flügeln aus, so lassen sich drei Stufen und entsprechende Gruppen feststellen: Bei den *Angelicinae* klaffen die Flügel noch auseinander, bei den *Ferulinae* bilden sie durch enges Aneinanderschmiegen einen Doppelflügel, und bei den *Tordylinae* schließlich verkleben sie und verdicken sich peripher wulstig, so daß bikonkave Formen entstehen *(Malabaila, Zozimia). Tordylium* zeigt rosenkranzförmige Randanschwellungen, *Pappea* läßt überhaupt nur noch die blasig aufgetriebenen Randflügel erkennen, die übrigen Joche fehlen.

Die vorerwähnten aufgeteilten Nebenrippen von *Daucus* bilden den Übergang zu andern, mehr *borstlich-haarförmigen Emergenzen,* wie sie mit vielen Abwandlungen bei *Araliaceen (Tetrapanax, Didymopanax Morototoni* usw.) und *Umbelliferen* vorkommen. Besonders die Pericarpien der *Saniculoideae* zeichnen sich durch schuppige, blasige oder stachelige Trichome aus. So zeigen beispielsweise die rippenlosen Früchte von *Sanicula* reihig geordnete Stacheln über den Tälchen, diejenigen von *Astrantia* einzellschichtige Mesocarpsäcke in der Lage der Hauptrippen (vergleiche auch die *Eryngia* iso- und heterophlyctica). Bei *Torilis nodosa* var. *dimorpha* und *Daucus gummifer* tritt Heteromericarpie auf, indem das eine Teilfrüchtchen viel stärker entwickelte Borstenbesätze aufweist. Weichere, teilweise einzellige Haare finden sich schließlich in den verschiedensten Verwandtschaftsbereichen *(Didiscus eriocarpus, Pappea, Athamanta* usw.).

Damit erschöpfen sich die Möglichkeiten der Formgestaltung noch lange nicht. Es bleibt weiteren genauen Fruchtanalysen vorbehalten, noch viele interessante Details aufzudecken. Bei den *Umbelliferen* können nun die oben erwähnten Möglichkeiten der Rippen- und Flügelbildung mehr oder weniger frei kombiniert werden mit den verschiedenen Querschnittsformen (rundlich, seitlich oder vom Rücken her abgeflacht), den verschiedenen Endosperm- und Vittaetypen (Unterkapitel 11, 12 und 18). Führt man diese zahlreichen Merkmalskombinationen theoretisch durch (ähnlich etwa wie beim Fruchtsystem der *Cruciferen* von De Candolle) so läßt sich interessanterweise feststellen, daß ein großer Teil der herauskommenden Merkmalskonstellationen innerhalb der *Umbelliferen* auch tatsächlich verwirklicht wird. In dieser Weise geschieht die stufenmäßige Abgrenzung der Genera und kann auf die verwandtschaftlichen Beziehungen geschlossen werden.

Bei den *Umbelliferen*-Früchten tritt also eine Formenmannigfaltigkeit sondergleichen, eine Abwandlung und Durchkombination nach allen theoretisch möglichen Ausbildungsrichtungen auf. Es darf in dieses Formenspiel kein Sinn in bezug auf die Umwelt gelegt werden. Ökologisch kommt es beispielsweise auf dasselbe heraus, ob ein Flügel morpho-

logisch ein Haupt- oder Nebenjoch darstellt, ob eine oder viele Vittae in den Tälchen liegen. *Die Mannigfaltigkeit der Organbildung ist größer als ihre Aufgabe, das Formenspiel geht über die Zweckmäßigkeit hinaus.*

Während die mehrcarpelligen Araliaceen neben den Putamenkanten erst Ansätze zu echten Rippen zeigen, weisen die bicarpellaten Früchte von Myodocarpus bereits rippige und flügelige Hauptjoche auf. Ähnlich verhalten sich auch die Hydrocotyloideae, indes die Apioideae sich durch eine riesige Vielfalt in der Ausbildung der Haupt- und Nebenjoche auszeichnen, wobei deutlich primitive und abgeleitetere Stufen unterschieden werden können.

17. Die Harzkanäle.

Die Harzkanäle entstehen, wie bei *Myodocarpus* (I. Teil, Kapitel V) geschildert, schizogen und werden von einem flachzelligen Endothel ausgekleidet. Sie ziehen mit den Leitbündeln von den Blütenstielen her ins Pericarp hinein. Am häufigsten treten sie als Außenkanäle auf, begleiten also die Fibrovasales auf ihrer morphologischen Unterseite, *extravasal* (Ske in Figuren 1 und 15). Sie finden sich selten in Mehrzahl, meistens nur einzeln und sehr regelmäßig radial außerhalb der Bündel gelagert (Figur 15, so viele *Araliaceen).* Dicht unter der Epidermis bogig durch das Fruchtgehäuse ziehend, lassen sich extravasale Harzkanäle auch bei verschiedenen *Hydrocotyloideae* und *Saniculoideae* feststellen *(Hydrocotyle leucocephala, Centella virgata, Asteriscium,* unter den Luftsäcken von *Astrantia,* in unreifen Früchten von *Sanicula,* Figur 5, Ske), während sie bei der Mehrzahl der *Apioideae,* obwohl der Anlage nach stets vorhanden, gegenüber der Vittae zurücktreten und in reifen Früchten oft oblitieren.

Seltener treten die Harzkanäle auf der morphologischen Oberseite der Leitbündel als Innenkanäle auf *(intravasal,* Figur 3, Skia). Auch seitliche Lagen in Leitbündelnähe kommen vor. Durch Verzweigung oder Neubildung können auch Harzkanäle zwischen den Fibrovasales zerstreut auftreten *(intervasal,* Figur 3, Skie). *Schefflera Nono* besitzt extra-, intra- und intervasale Sekretkanäle.

Während die einen abgeleiteten Formen an der Lage und Anzahl der Harzkanäle festhalten (Figur 1, Ske), zeigen andere Genera eine unkonstante, teilweise oder gänzliche Reduktion der Harzkanäle, so daß solche nur noch vereinzelt auftreten oder in den reifen Früchten ganz fehlen (Figur 18, auch viele *Apioideae).*

18. Die Ölstriemen.

Von den Harzkanälen, die sich ins vegetative System hinab fortsetzen und meist im Zusammenhang mit Leitbündeln stehen, müssen die *Ölstriemen (Vittae)* wohl unterschieden werden. Sie entstehen wie die Harzkanäle auch schizogen, aber erst später und frei in den Tälchen

des Mesocarps. Vittae und Harzkanäle schließen sich nicht aus, so kommen bei *Myodocarpus, Delarbrea, Elaeoselinum, Seseli* usw. beide Bildungen nebeneinander vor.

Als primitivste Ausbildungsstufe der Vittae balsamiferae müssen die *Sekretzellen* betrachtet werden, die vereinzelt im Mesocarp von *Araliaceen,* sehr zahlreich im hypodermalen Parenchym der *Hydrocotyloideen*-Früchte auftreten (Figur 5, S). Sie häufen sich besonders in den Tälchen und fehlen meistens in der Commissur (Ausnahme: *Hydrocotyle bonariensis);* ordnen sich aber noch nicht durch reihenweises Auftreten oder Verschmelzen.

Eine nächste typologische Entwicklungsstufe nehmen die rundlichen *Sekretbehälter* ein (Sb in Figuren 2, 18 und 27), die bei *Myodocarpus, Delarbrea* und *Porospermum* (den *Myodocarpeae)* rings um die Fruchthöhle herum in größerer Zahl auftreten und das Endocarp ins Endosperm vorwölben. Große Sekretlücken zeigen auch die Früchte von *Mesopanax capitatus* und *Pseudopanax laetevirens* im Mesocarp (Figur 26, Skie). Diese Stufe kann sekundär auch bei den *Umbelliferen* wieder auftreten, so bei *Pappea,* bei der sich mehrere rundliche Sekreträume in der breiten Basis der Randflügel vorfinden, eigentliche Vittae aber fehlen.

Bei den *Saniculoideae* und besonders den *Apioideae* treten dann die *Vittae* (Figur 4, V) in ihrer charakteristischen Ausbildung als lineale Gänge auf, die basal etwa mit den Fruchthöhlen beginnen und apical im Stylopodium enden. Wenigstens der Anlage nach fehlen sie nie und geben nach ihrer Anzahl ein wichtiges klassifikatorisches Merkmal ab.

Die Vittae treten, entsprechend ihrer Ableitung von den Sekretbehältern, zunächst in *Vielzahl* und ziemlich unregelmäßig gelagert auf, ordnen sich dann aber bald in den innern Mesocarpschichten zu einem geschlossenen Ring (Figur 6, Vv). Die Zahl der Vittae variiert um artspezifische Häufigkeitsmaxima. Bei *Sanicula, Pimpinella Anisum* und *P. peregrina* kommen pro Mericarp bis 40 Gänge vor.

Die nächste Stufe der gesetzmäßigen Anordnung besteht in der örtlichen *Beschränkung der Vittae auf die Valleculae und die Commissur.* So finden sich 5, 4, 3—2 oder 2 Vittae pro Tälchen. Die Zahlen sind artspezifisch, variieren aber oft schon innerhalb von Genera beträchtlich. So lassen sich beispielsweise bei *Tordylium* plurivittate und univittate Spezies unterscheiden.

Aus der Mannigfaltigkeit der Vittae wird schließlich bei den *Apioideae* die Anzahl pro Tälchen auf 1 reduziert, sowie die Lage zwischen den Leitbündeln fixiert (Figur 4). Es liegen also 2 Ölstriemen im Rücken, 2 weitere in den Seiten, sowie 2 commissural. *Der Typus 4 Vittae valleculares und 2 Vittae commissurales wird bei vielen Spezies verwirklicht* (Figur 4, Vv und Vc). Sehr groß und dreieckig, in der Flügelbasis der Nebenjoche liegend, finden sich Vittae valleculares bei *Laserpitium, Daucus* und *Elaeoselinum.* Bei *Zozimia* verbreitern sie sich zu Bändern,

die den ganzen Raum zwischen den Hauptjochen einnehmen; bei *Malabaila* führen sie in der Flügelbasis ringsherum. Als Atavismen treten gelegentlich bei normalerweise univittaten Früchten 2—3 valleculäre Striemen auf. Wenn sich überzählige Hauptjoche bilden, so entstehen in den neuen Tälchen auch neue Vittae. Die pseudomonomere Frucht von *Lagoecia* weist im fertilen Carpell 4 kleine, im reduzierten hingegen 2 stark vergrößerte Vittae auf.

Die Reduktion geht schließlich noch weiter. Unter Beibehaltung des Types 4 Vittae valleculares + 2 Vittae commissurales tritt *pleiogen eine Verkürzung* der sonst die ganze Fruchtlänge einnehmenden Ölstriemen ein. So reichen sie bei *Heracleum* nur bis ungefähr halb hinunter und endigen mit einer keulenförmigen Verdickung. Diese weitlumigen Gänge sind auch äußerlich in der Fruchtwand als glänzenddunkelbraune Streifen gut sichtbar. Auch bei *Pastinaca* und *Sison* erscheinen die Striemen verkürzt, verdicken sich aber nicht. Bei *Malabaila* werden lediglich die beiden rückenständigen Ölstriemen unregelmäßig verkürzt.

Manche *Apioideae* zeichnen sich, ohne nähern verwandtschaftlichen Zusammenhang, durch das *vollständige Verschwinden* einzelner oder sämtlicher Vittae in den reifen Früchten aus, obwohl viele oder 4 bis 2 Gänge in der Anlage im jungen Fruchtknoten vorhanden waren. So fehlen bei *Molopospermum* und einigen orientalen *Heracleum*-Spezies die Vittae commissurales, umgekehrt bei *Coriandrum* und *Fürnrohria* die Vittae valleculares. Bei *Aegopodium, Osmorhiza* usw. oblitieren alle Vittae.

Vittae und Harzkanäle zeigen die folgende *Ontogenese:* Einzelne Zellen des mesocarpalen Parenchyms werden durch kreuzweise sich schneidende Teilungen zu Mutterzellen der Kanäle. Solche Quadranten finden sich, zu Reihen vereint, in der Längsrichtung der Fruchtknoten. Sie runden sich später ab und weichen schizogen auseinander. Oblitierende Kanäle bleiben öfters schon auf diesem Quadrantenstadium stehen. Die sich weiterentwickelnden Gänge machen radiale Teilungen durch und bilden antiklinal ein Endothel aus. Letzteres fällt, wie auch häufig die ganzen Kanäle, zur Fruchtreife in sich zusammen. Der vom Endothel sezernierte Inhalt besteht aus ätherischen Ölen, mit Schleimen vermengten Balsamen und Gummiharzen.

Viel klarer als bei den Harzkanälen lassen sich bei den Vittae bezüglich Ausbildung, Anzahl und Lagerung eine Reihe verschiedener phylogenetischer Stufen festlegen, die den Apioideen-Typus ableiten lassen.

19. Die Wandlung des Fruchttyps.

Die typischen Früchte der *Araliaceen* (Figur 3) sind *drupaeforme Coenocleistocarpia* (aus echt verwachsenen Carpellen gebildete Steinfrüchte). Diese können einerseits, durch Reduktion der Carpellzahl bis

auf eines, zu *Monocleistocarpia drupaeformia (Arthrophyllum, Cuphocarpus, Eremopanax),* anderseits durch Reduktion der Endocarpien zu *baccaeformen,* durch Xerocarpbildung zu *nuciformen Coenocleistocarpia* werden. Zu letzteren gehören *Delarbrea* und die sekundär nicht mehr spaltenden Umbelliferen-Früchte (*Coriandrum* und die pseudomonomeren Genera). Die typischen Früchte der *Umbelliferen* spalten sich wie *Myodocarpus* (Figur 23) in Längsrichtung bei der Reife in geschlossen bleibende, Carpellen entsprechende Teilfrüchtchen und gehören deshalb zu den *Schizocarpia eufrangentia* mit trockenem Pericarp.

Die Früchte der *Umbellifloren* entstehen ganz allgemein nur aus dem Gynoeceum einer einzigen Blüte, sie sind also monanthocarp. In ein paar wenigen Fällen bilden mehrere Gynoecien ökologische Verbreitungseinheiten, *Inflorescenticarpia* (bei *Strobilopanax* seitlich verschmolzene Steinfrüchte, bei *Echinophora* Nüsse, seitlich mit den verholzten Stielen männlicher Blüten verwachsen).

Wie die vorgängigen Kapitel zeigten, entstanden die eufrangenten Schizocarpien der Umbelliferen sukzessive aus den Coenocleistocarpia drupaeformia der Araliaceen, wobei Myodocarpus und die Hydrocotyloideae interessante Zwischenglieder darstellen. Im progressiven Sinne können sich jedoch eufrangente Schizocarpien auch durch Reduktion aus Kapseln mit mehrsamigen, u. a. scheidewandspaltigen Fächern ableiten.

III. Die Ableitung der Umbelliferen-Frucht aus den Araliaceen.

Die Fruchttypen der *Araliaceen* und *Umbelliferen* wurden im I. Kapitel des II. Teiles festgelegt. Im II. Kapitel kamen sodann jene Merkmale zur Untersuchung, bezüglich derer sich diese beiden Fruchttypen im wesentlichen unterscheiden. Dabei wurde ersichtlich, daß sich die Merkmale der *Umbelliferen*-Früchte teils mittels linearer typologischer Progressionsreihen aus den *Araliaceen* ableiten lassen, daß teils aber auch aus der Formenmannigfaltigkeit der *Araliaceen* eine bestimmte Ausbildungsstufe gewählt, fixiert und ausgebaut wurde. Im ersten Falle fehlen die *Umbelliferen*-Merkmale den *Araliaceen,* im letzteren stellen sie einen Spezialfall der *Araliaceen* dar.

In großen Zügen wird die *Phylogenie des Umbelliferen-Fruchttyps,* in Wirklichkeit natürlich ein sehr komplexer Vorgang, im typologischen Sinne ungefähr folgendermaßen stattgefunden haben: Ausgehend von einer oberständigen, polycarpellaten und disseminanten Kapsel entstand durch Reduktion der Samenzahl, Wegfall der Öffnung und Differenzierung des Pericarps die mehrcarpellige Steinfrucht der typischen *Araliaceen,* mit einsamigen Pyrenen und einer regelmäßigen Verteilung der Fibrovasales carinales und suturales (Figur 3), sowie aus ihren Vorstufen die bicarpellate, nuciforme Spaltfrucht von *Myodocarpus* und der

Umbelliferen. Dies erfolgte durch eine sukzessive Versenkung des Fruchtknotens, durch eine Reduktion der Carpellzahl, durch eine sekundäre Vereinfachung des Endocarpes und des Mesocarpes. Die Bildung der Schizocarpien steht jedenfalls im Zusammenhang mit der Bicarpellität, der Ausdifferenzierung von Ventralmediani oder komplexer Zentralbündel und der seitlich abgeflachten Querschnittsform sowie mit der ehemaligen Dehiszenzart der Kapseln. Da die äußeren Kreise ihre pentamere Gliederung beibehalten, verteilen sich die 10 entsprechenden Fibrovasales carinales und suturales sehr charakteristisch unsymmetrisch auf die beiden Carpelle. Bezeichnend ist schließlich auch die Weiterentwicklung der Sekretbehälter zu Ölstriemen ganz bestimmter Anzahl und Lagerung.

Nebst diesen *Organisationsmerkmalen* ließen sich weiter auch noch die typologischen Ableitungen mehrerer *Ausbildungsmerkmale* aufdecken. Dies betrifft vor allem die große Mannigfaltigkeit der Rippen und Flügel, aber auch die Testa, Raphe und Endosperm. In der Natur finden sich die verschiedensten Möglichkeiten der Jochausbildung, der Querschnittsform, des Endosperms und des sekretorischen Systems miteinander kombiniert.

Im Sinne der Aszendenz leiten sich sowohl die Araliaceen-Steinfrüchte wie die Umbelliferen-Schizocarpien durch Reduktionen von Kapseln ab. Die Tatsache, daß typologisch alle Übergänge zwischen Steinfrüchten und Spaltfrüchten auffindbar sind, beruht auf dem gemeinsamen Ursprung beider Familien, die als Fruchttypen zwei verschiedene Stufen reduzierter Kapseln besitzen.

Daß bei der Wandlung von Bauplan und Organisation der Früchte sich bald der eine, bald der andere Merkmalskomplex zuerst weiterentwickelt, muß hier besonders betont werden. So kommt es auch zustande, daß eine Frucht bezüglich der einzelnen Organsysteme sehr verschieden stark abgeleitet sein kann. *Die Entwicklungstendenzen greifen eben ineinander, so daß eine Verzahnung der Entwicklungshöhen entsteht. Auch äußern sie sich natürlich pleiogen und geben zu vielen parallelen und konvergenten Entwicklungszügen Anlaß.* In diesem Zusammenhang genügt jedoch die generelle und abstrakte Erfassung der Progressionen, der *tiefliegenden Entwicklungstendenzen der Evolution.* Noch sei darauf hingewiesen, daß, wenn auch auf anderen morphologischen Grundlagen beruhend, im Angiospermensystem konvergente, sehr ähnliche Reduktionsreihen vorkommen. Schon mehrmals wurde auf die *Cruciferen* verwiesen. Auch die *Rosaceen* und *Leguminosen* und viele andere natürliche Verwandtschaftsgruppen zeigen zahlreiche parallele, analoge und homologe Erscheinungen. Eine Überarbeitung der *Araliaceen-* und *Umbelliferen-Systeme,* insbesonders im Hinblick auf eine natürlichere Gattungsabgrenzung und Tribusbildung nach diesen Gesichtspunkten, muß vorläufig als wünschenswerte, künftige Arbeit hingestellt werden.

III. Teil:

Myodocarpus, ein intermediäres Genus.

Im vorangehenden Teil dieser Arbeit wurde die typologische Ableitung der *Umbelliferen*-Früchte von den *Araliaceen* durch viele intermediäre Organausbildungen dargestellt. Nun sollen vorerst Merkmale des vegetativen Systems und der Infloreszenzen sowie einige weitere Blütenmerkmale, die im Zusammenhang mit der Fruchtableitung nicht zur Behandlung gelangten, untersucht werden. Es liegt dabei wieder das Bestreben vor, einerseits für die differentiellen Merkmale beider Familien Ausnahmen, vor allem Zwischenformen und Übergänge aufzudecken, anderseits die für die betreffende Familie als typisch hinzustellenden Ausbildungen herauszufinden. Mit Hilfe einer Tabelle, welche aus dem II. und III. Teil die wichtigeren gemeinsamen und unterschiedlichen Merkmalsausbildungen der *Araliaceen* und *Umbelliferen* enthält, läßt sich dann die intermediäre Stellung von *Myodocarpus* und einigen weiteren Genera sowie die Abgrenzung beider Familien aufs Anschaulichste darstellen.

I. Die Unterschiede zwischen den Araliaceen und den Umbelliferen.

Von den Blüten und Früchten kamen bereits im II. Teil eine große Zahl von Unterschieden zwischen den beiden Familien zur einläßlichen Behandlung. Sie sollen hier natürlich nicht wiederholt werden, finden sich jedoch am Ende dieses Kapitels nochmals kurz in Tabellenform zusammengestellt.

Naturgemäß zeigen das vegetative System und auch die Infloreszenzen größere Unterschiede als Blüten und Früchte, da sie ganz allgemein *umweltlabiler* und in Wechselwirkung mit der Peristase viel eher zu Abwandlungen der Anpassungsmerkmale neigen. Die folgende Darstellung muß sich auf die wesentlichen Züge des Baus, die für die Phylogenetik von Bedeutung sind, beschränken. Die Aufzählung vieler Einzelheiten und ihrer Vertreter erscheint in diesem Zusammenhang nicht notwendig. In der Tat ließen sich, nach Abstraktion von vielen Anpassungsmerkmalen, konstitutionelle Bildungen auffinden, die Hinweise auf die Verwandtschaft der *Araliaceen* mit den *Umbelliferen* geben.

1. Die Wuchsform.

Als Wuchsformen werden die verschiedenen Ausbildungstypen innerhalb einer Lebensform (im Falle der Umbellifloren also der kormophytischen) bezeichnet.

Für die Araliaceen ist die verholzte, polyakanthe Wuchsform sehr charakteristisch. Sie stellt mit ihrer speziellen Ausbildung einfacher oder wenig verzweigter Stämmchen mit endständigen Schöpfen großer ausdauernder Blätter sowie den racemösen Infloreszenzen beinahe eine *Konstitutionsform* dar. Während einzelne Genera nur baumförmige Vertreter aufweisen, kommen bei vielen andern Baum- und Strauchformen vor, erstere häufig mit dem Aspekte primitiver Schopfbäume. Die Infloreszenzen stehen terminal (Figur 8). Im Gegensatz zu den Stämmchen treiben bei ihnen alle Achselknospen aus. Die Achsen der vegetativen Region weisen einen sympodialen Bau auf, denn nach dem Abfallen der Blütenstände erfolgt das Weiterwachstum aus einer Seitenknospe. Sehr viele *Araliaceen*-Genera schließlich umfassen nur strauchige Vertreter.

Im Gegensatz dazu zeichnen sich die typischen Umbelliferen durch krautige Wuchsformen aus. Während die *Hydrocotyloideae* und die *Saniculoideae,* ihrem größern erdgeschichtlichen Alter entsprechend, meist einen typischen Gattungshabitus aufweisen, ist das für die Mehrzahl, d. h. für alle nicht speziell-epharmotische Merkmale aufweisenden *Apioideae* nicht der Fall. Ihr vegetatives System erscheint trotz einer riesigen Artenzahl sehr uniform, eine sichere Bestimmung kann häufig nur mit den Früchten vorgenommen werden.

Das familientypische Verhalten besteht also für die Araliaceen in verholzten, für die Umbelliferen in krautigen Wuchsformen. Es gibt jedoch Ausnahmen und Übergänge: So zeigen zum Beispiel verschiedene *Araliaceen*-Genera die Tendenz zur Reduktion der Verholzung, und die in kalt-temperierten Klimaten vorkommenden Vertreter von *Panax* und *Stilbocarpa* stellen richtige ausdauernde Kräuter dar. Bei den *Umbelliferen* kommen nebst Ephemerophyten, annuellen, zwei- und mehrjährigen hapaxanthen Kräutern (letztere stellen den Familientypus dar) auch Stauden, seltener polycarpische Halbsträucher, Sträucher und sogar *Araliaceen*-ähnliche Bäumchen vor.

Die Wuchsform steht im Zusammenhang mit der Chorologie der beiden Familien: Die *Araliaceen* besiedeln vorzugsweise Gebiete feuchttropischer Klimate, welche dauernd wachsende und verholzende, polyakanthe Pflanzen fördern. Kräuter hingegen entwickeln sich mehr in gemäßigten Zonen, wie es für die *Umbelliferen* charakteristisch ist. Die Mehrzahl der verholzten *Umbelliferen* erweisen sich als spezialisierte Xerophyten arider Standorte. Besonders innerhalb der weitverbreiteten, ökologisch sehr verschiedene Milieux besiedelnden Genera *Eryngium* und *Bupleurum* kommen sehr viele differente Wuchsformen und ihre Übergänge zur Ausbildung.

2. Das vegetative System.

Das vegetative System umfaßt Wurzel, Achse und Laubblätter. Angaben über die *Wurzeln* finden sich in der Literatur nur in wenigen Fällen, auch fehlen diese Pflanzenteile allermeistens dem Herbarmaterial. Soweit untersucht, konnten darin, wie in Achse und Blättern, bei beiden Familien schizogene Harzkanäle festgestellt werden.

a) Die Achse.

Die meist sympodialen und verholzten Achsen der *Araliaceen* sind solid und ohne ausgesprochene Nodien gebaut (Figur 8). Ähnlich liegen die Verhältnisse bei einigen verholzten *Hydrocotyloideen,* während im Gegensatz dazu die typischen *Apioideen*-Stengel durch blättertragende Knoten mit Septen und hohle Internodien charakterisiert werden. Dieser Typus entsteht sukzessive bei den *Hydrocotyloideae* und den *Saniculoideae,* bei denen teils solide, teils durchgehend hohle oder noch unge-

gliederte Stengel vorkommen. Das Mark kann schizo-, lysi- oder rhexigen schwinden.

Viele *Araliaceen* besitzen in der Achse eine *geschlossene Scheide* von Sclerenchym und im Zusammenhang damit eine ungefurchte Oberfläche. Dies kommt auch bei einigen *Saniculoideen* vor. Bei den typischen *Umbelliferen* jedoch teilt sich das Collenchym in der primären Rinde in *halbmondförmige Bänder* auf, welche, oft zu sclerotischem Bast verholzend, in der Stengeloberfläche Rippen erzeugen. Dies ist auch der Fall bei den einjährigen Infloreszenzachsen von *Myodocarpus*.

Bei den *Araliaceen* häufiger als bei den *Umbelliferen* finden sich sowohl rinden- wie markständige Leitbündel vor. Letztere können normal, invers oder unregelmäßig orientiert sein. Während bei ersterer Familie eine kreisförmige Anordnung der häufig bicollateral gebauten Bündel vorherrscht, kommen bei gewissen *Umbelliferen* auch monocotyloide Verteilungen vor.

Schizogene Harzkanäle treten bei beiden Familien auf. Meistens liegen sie zwischen dem Collenchym resp. Sclerenchym und dem Leptom, also extravasal, seltener im Mark zerstreut oder intravasal, dem Hadrom benachbart. Jedoch zeigen die *Araliaceen* meist nur je einen großen Harzkanal mit 3 bis 8 Endothelzellen im Querschnitt, die *Umbelliferen* hingegen eher ein paar kleinere mit weniger sezernierenden Zellen.

b) Die Blätter.

Die Blattstellung.

Araliaceen und *Umbelliferen* besitzen gemeinsam eine alternierende Blattstellung (Figur 8). Nur selten nähern sich die Blattinsertionen in der reproduktiven Region durch Verkürzung der Internodien, so daß mehr oder weniger opponierte Stellungen entstehen. Einige wenige *Umbelliferen* zeigen normalerweise gegenständige Blätter, *Panax* tri- bis heptamere Quirle. Wirtelig stehen auch die Hochblätter, welche das Involucrum und das Involucrellum bilden.

Der Blattgrund.

Der Blattstiel ist bei sehr vielen *Araliaceen* und *Umbelliferen* ganz oder partiell *monofacial* gebaut. Er geht proximal nicht direkt in die Achse über, es schaltet sich noch das Unterblatt dazwischen, welches als Anschwellung, oder wenn stärker ausgebildet, als eigentlicher Blattfuß (Figur 8), Stipeln oder Vagina in Erscheinung tritt. Die in sehr charakteristischer Weise massig entwickelten und seitlich stark ausgedehnten *Blattfüße* stellen ein für die Diagnostik der *Araliaceen* (auch der fossilen) äußerst wertvolles synthetisches Merkmal dar. Sie können schwach scheidig verlängert sein, umfassen aber die Achse nur selten vollständig, nach Art der *Umbelliferen*. Beim Abfallen der Blätter hinterlassen sie

eine große, von oben eingeknickt-dreieckige Narbe mit artspezifischer Form und Zahl durchtretender Leitbündel. Intrapetiolar (oberhalb des Blattgrundes beim Übergang in den Stiel) und lateral bildet der Blattgrund bei fast sämtlichen *Araliaceen* Cristae aus, die sich öfters in Ligulae verlängern. Diese liegen dann den Achsen über der Blattinsertion eng an und erzeugen auf ihrer Oberfläche Impressionen. Hier befinden sich auch die Achselknospen. Bei *Myodocarpus* beispielsweise bedecken zwei auf die Hauptachse verschobene kleine Niederblätter einen nackten Vegetationskegel. Selten nehmen die Cristae mehr nebenblattähnliche Formen an oder spalten in Fransen auf. Vom Blattgrund freie Stipeln fehlen aber den *Araliaceen.*

Durch Auswachsen des breit-umfassenden Blattfußes unter Bildung anliegender Stipeln entstehen dann die eigentlichen Scheiden. Diese sind typisch für die *Apioideen,* teils oberwärts offen mit übereinandergreifenden Rändern, teils auch röhrig verwachsen ausgebildet.

Die *Hydrocotyloideae* stellen bezüglich des Blattgrundes die interessanteste Gruppe der *Umbelliferen* dar, weil oft schon innerhalb eines einzigen Genus die unerwartetsten Extreme zusammentreffen. Bei einigen Vertretern ist die Scheidenbildung im progressiven Sinne weiter fortgeschritten als bei den *Apioideae* (wo eine den ganzen Stengel umfassende, offene Scheide die Regel ist), indem sie oft röhrig verwachsen und einen geschlossenen Zylinder bilden. Daneben treten aber wieder Spezies mit einfachen, völlig scheidenlosen Blättern und sogar schmal inserierendem Stiele auf. Durch seitliches Auswachsen entstehen Stipularbildungen: Freie echte Stipeln, Scheiden mit freien Seitenlappen, auf Leisten oder Borsten reduzierte Nebenblätter.

Die *Saniculoideae* besitzen meist ausgesprochene Scheiden, die oft nicht ganz stengelumfassend erscheinen und bei *Hacquetia* den Eindruck enganliegender Nebenblätter machen.

Bei den *Apioideae* schließlich sind die Insertionsstellen der Scheiden in der Regel vollkommen *stengelumfassend* und erzeugen dadurch an den Achsen die bekannten *Nodien.* Die Vaginae, schon an den Primärblättern auftretend, sind bei *Angelica, Ferula* usw. auffällig bauchig erweitert, bei *Oreosciadium* röhrig verwachsen. Seitliche Lappen oder fiederige Anhänge kommen vor. Sie werden unten an den formentwickeltsten Blättern deutlicher ausgebildet als oberwärts, was übrigens auch für die intrapetiolaren Ligulae der *Araliaceen* zutrifft. Besonders in den Infloreszenzen kommen bei *Umbelliferen* mehr oder weniger spreitenlose, assimilierende Vaginae vor. Bei einigen Genera treten sie allein als phylloide Assimilatoren auf.

Gliederung und Randzerteilung.

Die Blattspreiten der *Umbellifloren* besitzen eine enorme Variabilität und Anpassungsfähigkeit, welche eine Festlegung phylogenetischer Zu-

sammenhänge sehr erschweren. In verschiedenen verwandtschaftlichen Bereichen treten konvergent äußerst ähnliche Formen auf.

Bei den *Araliaceen* herrschen gefingerte Blätter vor, neben denen einfache, gelappte oder gefiederte von geringerer Häufigkeit sind. Die Randzerteilung kann schon innerhalb eines einzigen Genus beträchtlich wechseln. So besitzt *Myodocarpus* Arten mit einfachen und solche mit gefiederten Blättern (Sect. *Simplicifoliae* und *Pinnatifoliae).* Eine vermittelnde Stellung nehmen die gelappten Jugendblätter von *Myodocarpus crassifolius* ein (Däniker, 8), die Art besitzt adult ganzrandige Blätter. Die einfachen Blätter zeigen entweder eine finger- oder fiederförmige Textur. Durch eine entsprechende, immer tiefer eindringende Randzerteilung entstehen alle Übergänge zu finger-, resp. fiederteiligen Blättern, von denen sich die ganzrandigen scheinbar ableiten. Solche können aber auch aus gefiederten entstehen, indem durch eine Reduktion der Abschnittzahl über die ternate Stufe *(Panax)* schließlich nur noch die abgegliederte Endfieder übrigbleibt. Häufig treten bei solchen Formen während der *atavistischen Jugendperiode* noch gefiederte Blätter auf. Wie die fingerteiligen, so weisen auch die einfachen, doppelt- bis mehrfach unpaarig-gefiederten Blätter oft eine durch knotige Verdickungen gegliederte Rhachis auf, von der sich die Teilblättchen einzeln ablösen und die auch leicht in die einzelnen Glieder zerfällt.

Die *Umbelliferen* zeigen von einfachen Blättern über alle möglichen Grade der Lappung und Fiedersegmentierung bis zu mehrfach zusammengesetzten Blättern alle Übergänge.

Die *Hydrocotyloideae* besitzen im allgemeinen einfache bis wenig zerteilte Blätter, mit oder ohne Vagina. Bekannt sind die Schildblätter von *Hydrocotyle vulgaris,* deren Jugendstadien gefiedert sind und deren seicht-lappige bis sekundär ungeteilte Adultform durch *Hemmung der Fiederung* zustande kommt. In derselben Gattung treten weiter deutlich lappige oder bis zum Stiel geteilte Spreiten auf. Diese Arten zeigen selten als Atavismen eine marginale Insertion des unifacialen Stiels. Daneben kommen aber auch Vertreter mit normalerweise *latent-peltaten* Laminae vor.

Auch die *Saniculoideae* werden durch handnervige, wenig geteilte, öfters ganzrandige oder fingerig 3- bis 7-lappige Blätter charakterisiert. Eine gegen die *Apioideae* gehende Fiederung weisen *Lagoecia* und die *Saniculae pinnatae* auf. Sehr auffällig und abweichend sind die parallelnervigen, monocotyloiden Rhachisblätter von *Eryngieen* mit ihren als Fiederrudimente zu interpretierenden Randdornen.

Stärker zerteilte Laminae müssen als typisch für die *Apioideae* hingestellt werden. Die einfach gefiederten Blätter zeigen alle möglichen Übergänge zu mehrfach gefiederten, durch Reduktion der Fiederzahl zu ternaten oder scheinbar einfachen, durch weniger tiefe Einschnitte zu bloß fiederteiligen oder fiederschnittigen Laminae. Häufig nimmt der

Zerteilungsgrad distalwärts ab. Arten mit schwächer gefiederten Adultblättern zeigen oft während der *atavistischen Jugendperiode* differenziertere Primärblätter. Überhaupt tritt sowohl bei *Araliaceen wie Umbelliferen häufig Heterophyllie auf*. Die Rhachis zeigt meist monofaciale Struktur, so daß auch intralaminare Fiederteile auftreten können. Durch Hemmung der Fiederausbildung und transversale Verbreiterung der Rhachis entstehen die scheidenlosen Blätter von *Bupleurum*, die nur bei einigen Arten, jedoch an den Keimpflanzen und bei der nahe verwandten Gattung *Nirarothamnus* Stiele aufweisen. Einige weitere *Apioideen* besitzen binsenförmige Rhachisblätter oder Phyllodien.

Das *zweigliedrig* zusammengesetzte Blatt, wie es bei den *Araliaceen* schon sehr typisch mit breitem Blattfuß einerseits, Stiel und Spreite anderseits auftritt, muß innerhalb der *Umbelliferen* als ursprünglich angesehen werden. Bei den phylogenetisch jungen *Apioideen* wurde sodann, innerhalb der beiden andern Unterfamilien in ihrer typologischen Entstehung durch alle Übergänge verfolgbar, die Gliederung des Phylloms in Scheide und gefiederte Spreite zur Regel und fixiert. Die ontogenetische Entwicklung dieser beiden Abschnitte geht ziemlich getrennt vor sich; so entsteht bei *Angelica* zuerst die Scheide und erst nachträglich, aus einem terminalen Vegetationspunkt, die Lamina. Bei den *Hydrocotyloideen* der ariden australen Gebiete besteht die Tendenz zur Blattreduktion, und zwar verschwinden entweder die ganzen Blätter (*Trachymene-Arten* mit Phyllocladien), die Spreiten oder nur die Vaginae. In den beiden letzteren Fällen verschwindet die Zweigliedrigkeit sekundär wieder.

3. Das reproduktive System.

Bei den ausdauernden *Araliaceen* gliedert sich das reproduktive System meist deutlich vom vegetativen ab und zeigt diesem gegenüber mehrere *charakteristische Ausbildungsunterschiede*. So verdünnen sich beispielsweise bei *Myodocarpus* die verholzten, laubblatttragenden Stämmchen, die nur langsam weiterwachsen, apical plötzlich in die einjährigen Rispenstiele, mit denen nach der Fruktifikation die terminalen Infloreszenzen als Ganzes abfallen. Im Gegensatz zum vegetativen System verläuft die Infloreszenzbildung rasch, strecken sich alle Internodien und wachsen sozusagen alle Knospen der Hochblattachseln zu Seitenachsen aus. Bei Arten mit gefiederten Blättern erscheinen die unteren Hochblätter noch laubblattähnlich; bei den obern tritt sukzessive Verminderung der Abschnitte ein, so daß schließlich ternate oder meist einfache Blätter zustande kommen. Ganz allgemein zeigen die Hochblätter distalwärts Reduktionserscheinungen der Spreiten und sind deshalb vaginaler Natur.

Die Hauptachse einer fertilen *Araliacee* besteht demzufolge meistens aus einem sympodialen Stämmchen, auf dem, einjährig und mono-

podial, Rispenstiel und Rispenrhachis mit seitlichen Ästen stehen. Ähnlich wie bei den *Araliaceen* liegen die Verhältnisse bei den verholzten *Umbelliferen*. Oft kommen neben endständigen auch seitenständige Infloreszenzen vor.

Beim *Apioideen*-Typus hingegen läßt sich eine reproduktive Region überhaupt nicht oder nur undeutlich von einer vegetativen unterscheiden, — wohl im Zusammenhang mit der krautigen Wuchsform. Seitenblütenstände nehmen oft schon aus den untersten Blattachseln ihren Ursprung. Dazu bestehen im allgemeinen auch jene auffälligen Unterschiede der Verzweigung und Internodienlänge nicht. Auf die große Anzahl spezieller Abwandlungen soll hier nicht näher eingetreten werden.

a) Die Infloreszenzen.

Als charakteristische *Gesamtinfloreszenzen der Araliaceen* müssen mehr oder weniger reich verzweigte Rispen mit doldigen Partialblütenständen hingestellt werden. Sie gehören also zu den racemösen Typen, ausgezeichnet durch das theoretisch unbegrenzte Wachstum der Hauptachse, die Ausgliederung von basiton geförderten, schwächer als die Hauptachse entwickelten Seitenachsen in unbestimmter Zahl, das zentripetale Aufblühen und das Vorhandensein von Terminalblüten. Seltener kommen als Abwandlungen infolge anderer Internodiengestaltung die Partialinfloreszenzen in zusammengesetzten Ähren, etagierten Trauben oder Doppeldolden vor.

Bei den *Umbelliferen* finden sich alle Übergänge von racemösen zu cymösen Gesamtverzweigungen. Neben rein monopodialen Sproßsystemen tritt häufig die Erscheinung ein, daß die Haupachse mit einer in cymöser Weise zuerst erblühenden Hauptdolde abschließt und die Seitendolden entweder schwächer oder aber übergipfelnd und di- oder monochasial verzweigend ausgebildet werden.

Die *Partialinfloreszenzen der Araliaceen* erscheinen in homotaktischer Weise auch racemös gebaut, *wobei die besondere Gestaltung wiederum von der Internodienlänge abhängt.* So kommen *Trauben* vor, die öfters durch partielle Stauchung der Rhachis *etagiert* oder doldenähnlich werden. Die *einfachen Dolden* leiten sich also deutlich und mit allen Übergängen von gestauchten Trauben ab; nicht selten finden sich noch einzelne Blüten etwas am Doldenstiel herabgerückt. Verkürzen sich schließlich noch die Blütenstiele, so entstehen aus Trauben *ährige* Partialblütenstände, bei einem Dickerwerden der Rhachis auch *Kolben,* ferner aus Dolden *Köpfchen. Doppeldolden,* oft mit Übergängen zu traubiger Anordnung einfacher Dolden, finden sich, mit Involucrum und Involucrellum versehen, natürlich pleiogen bei mehreren *Araliaceen*-Genera. Die Internodienausbildung ist sehr labil, so lassen sich beispielsweise schon innerhalb der Gattung *Tieghemopanax* die Arten nach ihren

Partialinfloreszenzen zu den Gruppen der *Racemosae, Spicatae, Umbellatae* und *Capitulatae* zusammenfassen.

Die einfachen Dolden der *Araliaceen* zeigen, wie übrigens auch diejenigen von *Hydrocotyle,* noch einen primitiv-rundlichen Umriß. Bei den *Apioideen* erreichen die Doppeldolden eine viel höhere Stufe der Ausbildung. Der ungemein zierliche und regelmäßige Gesamtaufbau, der bedingt, daß die Blüten in einer ebenen oder nur schwach gewölbten Fläche angeordnet werden, hat seine Ursache in der pleiochasoiden Verzweigung mit einer Förderung der peripheren Stiele. Die Blütenstiele sind nicht nur ungleich lang, sondern meist auch verschieden gebaut, die innern radiär, die äußern dorsiventral und abgeflacht, auch stehen sie in ungleichen Winkeln vom Doldenstiel ab und variieren in ihrer Anzahl um ein artspezifisches Optimum. Im Gegensatz zum vegetativen System mit großer Konstanz und spezifischer Ausbildung auftretend, waren es ja auch die Dolden, welche den *Umbelliferen* seit langem ihre Bezeichnung gaben.

Neben den für die *Apioideen* typischen Doppeldolden kommen, wie bei den *Araliaceen* infolge der Internodiengestaltung, Abwandlungen vor. In Doppeldolden können teratologisch einerseits statt Blüten Döldchen auftreten, was dreifach zusammengesetzte Dolden zur Folge hat, anderseits aber auch die Döldchen durch Einzelblüten ersetzt werden, so daß dann einfache Dolden entstehen. Solche treten normalerweise in allen drei Unterfamilien der *Umbelliferen* auf, ebenso *Köpfchen,* die besonders bei *Eryngieen* sogar Übergänge zu *Körbchen* mit Spreuschuppen aufweisen. Während sich die Verzweigungsart der Partialblütenstände im allgemeinen innerhalb einer Gattung in den Grenzen geringer unwesentlicher Variabilität um einen bestimmten Haupttypus hält, kommen z. B. bei *Hydrocotyle* sozusagen alle in diesem Zusammenhang überhaupt möglichen Formen mitsamt ihren Übergängen vor, von einzelnen, achselständigen Blüten über Trauben, etagierte Trauben, einfache und zusammengesetzte Dolden bis zu Köpfchen.

Die Infloreszenzen zeigen also bei den *Araliaceen* und den primitiven *Umbelliferen* entsprechend ihrem höheren Alter eine größere Variabilität als bei den jungen *Apioideen,* welche Doppeldolden als konstitutionelles Merkmal fixiert haben.

An dieser Stelle sei auch die Weiterdifferenzierung der Dolden in Richtung von *Pseudanthien* erwähnt. Wenigstrahlige Trauben oder Dolden mit relativ großen Blüten mögen ein primitives Verhalten darstellen. Schon bei den *Araliaceen* erscheinen die Blüten aber klein und zu wohlbegrenzten Partialinfloreszenzen zusammengefaßt. Bei den *Umbelliferen* treten die Einzelblüten noch mehr zurück, und ihre Stelle wird von Blütenständen (teils Köpfchen oder *Compositen*-ähnlichen Körbchen, teils stark durchorganisierten, reichstrahligen Doppeldolden) eingenom-

men, so daß, trotz monomorpher Blüten, bereits ein sehr einheitlicher Aspekt entsteht. Bei den polymorphen Dolden treten dann die eigentlichen Vorstufen der Pseudanthienbildung auf. Einmal werden in den peripher liegenden Blüten die Kronblätter *exotroph* gefördert, wodurch die Gesamtheit der dicht stehenden Blüten einer Doppeldolde immer mehr Aussehen und Funktion einer *Blume* erhält. Dahin wirkt ferner auch die Tendenz der *sexuellen Differenzierung,* die sich in der Ausbildung von peripheren männlichen oder gar sterilen, und zentralen zwitterigen Blüten ausprägt sowie in der Verminderung der monoklinen resp. weiblichen Blüten, bis schließlich nur noch eine einzige fertile Terminalblüte übrigbleibt, mit deren Fruchtknoten die Stiele der umstehenden männlichen Blüten verwachsen können *(Petagnia, Echinophora).*

Das *Involucrum* wird von herkunftsgemäßen Hochblättern vaginaler Natur gebildet. In ihren Achseln erfolgt die Weiterverzweigung der Infloreszenzen. Das primitive Verhalten, wonach jedem Doldenstrahl oder Blütenstiel ein Tragblatt zugeordnet werden kann, tritt aber nur noch und wohl sekundär in armblütigen Dolden auf, ist übrigens aber schon bei den *Araliaceen* verloren gegangen. Die Hülle beschränkt sich dann auf einen Kranz mehr oder weniger reduzierter Hochblätter, die also in geringerer Anzahl als Doldenstrahlen auftreten. In Doppeldolden bildet das Involucrum am Grunde der Doldenstiele die Tragblätter der Partialinfloreszenzen zweiter Ordnung, der Döldchen, das *Involucrellum* diejenigen der Blütenstiele. Oft fehlen das erstere, das letztere oder beide. Seltener erscheinen die Hüllblätter noch mit laubblattartigen Randzerteilungen, die äußern sogar hie und da exotroph gefördert, meistens sind sie jedoch reduziert-bracteoid, lineal, oft häutig berandet, teilweise caduc abfallend. Eine spezielle Differenzierung in Richtung der Pseudanthien erfahren sie durch Vergrößerung und petaloide Färbung. Die jungen Infloreszenzen stecken öfters in Hüllscheiden; die Hüll- und Hüllchenblätter können dem Kelch analoge Funktionen ausüben. Vorblätter fehlen den Blütenstielen.

b) Blüten und Früchte.

Die Blüten und Früchte geben die sichersten Hinweise auf verwandtschaftliche Beziehungen, da sie in ihrer Ausbildung umweltstabil und konservativ sind. Sie stellen deshalb auch die wichtigsten Organkomplexe für die phylogenetische Systematik dar. Die Blüten der *Umbellifloren* erscheinen abgeleitet und teilweise infolge verschiedener Reduktionen sekundär wieder einfach. Es gibt wenig große Pflanzenfamilien, welche solch einförmige Gestaltungsverhältnisse der Blüten aufweisen wie die *Umbelliferen.* Alle Merkmale und ihre verschiedenen Ausbildungen, die Beziehung zur Fruchtentwicklung haben, wurden bereits im II. Teil eingehend besprochen und finden sich im nächsten

Unterkapitel nochmals tabellarisch zusammengestellt. Vorher müssen aber noch als Ergänzung die wesentlichsten Unterschiede der Entwicklungsgeschichte, der Knospenlage und Kronblätter kurz zur Analyse kommen.

Was die *Ontogenie* der Blüten betrifft, so muß die auffällige Übereinstimmung der Entwicklung von *Myodocarpus* (siehe I. Teil) mit derjenigen von *Eryngium planum* (Leinfellner, 40) hervorgehoben werden. Es betrifft dies besonders die homologe Entwicklung und Gliederung des unterständigen Fruchtknotens. *Myodocarpus stellt eine der wenigen Araliaceen dar, deren Entwicklungsgeschichte von Blüten und Früchten nunmehr bekannt ist.* Es bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten, die entsprechenden Analysen anderer Genera auszuführen.

Bei den *Araliaceen* und *Umbelliferen* mit deutlich entwickelten Kelchblättern werden diese in den Blütenanlagen als erste Anthophylle ausgegliedert (Figur 8, Kb). Die Mehrzahl der *Umbelliferen* weist jedoch stark reduzierte Sepala auf, es treten dann die Petal- oder Staminalprimordien zuerst in Erscheinung. Die Kelchblätter werden in diesen Fällen nicht nach der genetischen Spirale, sondern erst nachträglich gebildet (Figur 12, Kb, Cb und St). Sehr auffällig ist bei den *Umbelliferen* auch eine starke Verbreiterung der Achse (Figur 10), wie sie bei den *Araliaceen* lange nicht so ausgeprägt eintritt. Die Stylopodien entstehen erst spät.

Nach der *Knospenlage* der Blütenhülle wurden von Harms (29) innerhalb der *Araliaceen* zwei große Tribus unterschieden, die *Schefflereae* mit klappiger, die *Aralieae* mit dachiger Aestivation. Erstere weisen meist schmale, fleischige Kronblätter mit dicklichem Rand auf, zu letzteren gehören alle Vertreter mit stärker entwickelten, seitlich weiter ausgedehnten und infolgedessen imbricaten Petala. Aber auch innerhalb der *Schefflereae* kommen Arten mit dünnen, am Rande geflügelten oder häutig berandeten Perianthblättern vor; bei diesen treten dann alle Übergänge bis zur deutlichen Deckung auf. Valvate und imbricate Blüten finden sich beispielsweise innerhalb der Genera *Fatsia, Cussonia* und *Acanthopanax.* Es kann diesen beiden Tribus nur eine praktisch-klassifikatorische Bedeutung zugemessen werden; vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus unterscheiden sie sich lediglich durch ein unwesentliches Ausbildungsmerkmal, das Flächenwachstum der Kronblätter. Die Homogenität einerseits, die kontinuierlichen Übergänge der Merkmalsausprägungen anderseits erschweren eine natürliche Tribus-Bildung innerhalb der *Araliaceen.* Viguier (58 und 59) hat aus den *Schefflereae* und den *Aralieae* insgesamt 9 Tribus aufgestellt, die sich besonders um die Typen *Plerandra, Polyscias, Schefflera, Aralia, Pseudopanax,*

Hedera und *Panax* gruppieren. Jedoch wurden dabei verschiedentlich nahverwandte Genera auseinandergerissen, so daß, nebst den bereits früher erkannten *Mackinlayeae,* nur die *Plerandreae, Meryteae* und *Myodocarpeae* mit Vorteil beibehalten werden.

Innerhalb der Umbelliferen tritt bezeichnenderweise bei den primitiven *Hydrocotyloideae* gar nicht selten noch eine imbricate Aestivation auf. Weiter lassen sich wiederum alle Übergänge zur valvaten oder aperten Deckung feststellen (letztere für die *Apioideae* typisch).

Die Petala der eine Spitzenentwicklung darstellenden Umbellifloren sind eleuteropetal. Es wurde darauf hingewiesen, daß bei ihren meist kleinen Blüten die ökologisch oft bedeutsame Eigenschaft der Gamopetalie wohl ziemlich gleichgültig sei.

Die Kronblätter der *Araliaceen* erscheinen in der typischen Ausbildung meist derb-dicklich, wenig auffällig und fast sepaloid. Es sind kleine, schuppenförmige, mit breitem Grunde angeheftete Gebilde, in ihrer Medianen oft mit einer Crista interna, apical abgerundet, zugespitzt oder mit kurzem Anhängsel. Bei der Anthese breiten sie sich meist aus. Seltener verkleben sie bei Vertretern mit imbricater Ästivation postgenital zu *Calyptren,* die teils als Ganzes caduc abfallen, teils sich noch partiell öffnen. In einigen Fällen treten durch congenitales Verwachsen nahtlose Mützen oder *gamopetale,* an *Rubiaceen* erinnernde Kronröhren auf. Nur die *Mackinlayeae* zeigen eine genagelte Basis der Petala. Diese Ausbildung wird durch *Delarbrea* und *Myodocarpus,* welche beide basale Verschmälerungen aufweisen, mit der üblichen breiten Form der übrigen *Araliaceen*-Kronblätter verbunden. Zudem erscheinen bei dieser austro-caledonischen Tribus die Spitzen der Petala lang ausgezogen und einwärts geschlagen, wodurch ein *Apioideen*-ähnliches Aussehen zustande kommt.

Von nicht zu unterschätzender klassifikatorischer Bedeutung ist die Ausgestaltung der Kronblattspitzen bei den *Umbelliferen.* Ein einfaches, *Araliaceen*-ähnliches Verhalten zeigen viele *Hydrocotyloideae,* auch *Smyrnieae-heterosciadeae,* bei denen die Kronblätter, primitiver als bei den *Mackinlayeae,* etwas hohl und rundlich-stumpf oder spitz erscheinen. Bei andern Vertretern verlängern sich die Spitzen und rollen nach innen ein. Ist die lange Spitze durch hypotrophes Wachstum nicht nur nach innen gekniet, sondern auch durch zwei tiefe Ausrandungen als selbständiger Lappen abgegliedert, so entstehen die für die *Apioideen* typischen Formen. Die Kronblätter entspringen dann einer schmalnagelförmigen, unter dem Stylopodium eingefügten Basis und bilden zwei seitliche Flügel aus, die zurückgeschlagen sein können oder die Antheren bergende Taschen darstellen. In vielen Fällen erscheint die Spitze nicht mehr als solche, sondern als kleines, innerseits auf der Mitte der tiefausgerandeten Kronblätter eingefügtes Anhängsel. Offenbar ist

dann das Längenwachstum in der Region der Mittelnerven stark gehemmt, während das Randwachstum ungeschmälert bleibt.

In höher durchorganisierten Dolden tritt eine zygomorphe Ausbildung der peripheren Kronblätter (*Orlaya*-Typ) oder eine gesamthafte Vergrößerung in den randlichen Döldchen (*Coriandrum*-Typ) auf; selten erscheinen sie reduziert.

4. Zusammenfassende Tabelle.

In der folgenden Tabelle werden aus dem II. und III. Teil die wichtigsten der aufgedeckten typologischen Progressionsreihen und differentiellen Ausbildungen der *Araliaceen* und *Umbelliferen* zusammengestellt, um im nächsten Kapitel für die merkmalstatistische Verwandtschaftsforschung in Anwendung zu gelangen.

In der Kolonne « *Umbelliferen-Typ* » stehen jene Merkmalsausprägungen, wie sie charakteristisch für die ganze Familie oder wenigstens die *Apioideae* gelten. Von ihnen lassen sich meist ohne weiteres noch differenziertere Merkmale ableiten, wie sie bei einzelnen Vertretern vorkommen und in der Kolonne « *abgeleitete Stufe* » auftreten. Details darüber finden sich in den vorangehenden Unterkapiteln des II. und III. Teils.

In der Kolonne « *Araliaceen-Typ* » stehen jene Merkmale, die das charakteristische Verhalten der *Araliaceen* kennzeichnen. Da sich die Ausprägungen vieler Merkmale in der Tabelle von links nach rechts im Sinne von Progressionen abwandeln, müssen die *Umbelliferen* stufenmäßig über die *Araliaceen* gestellt werden. Vorausgesetzt, die letzteren wären als typologische Vorfahren der *Umbelliferen* noch nicht bekannt gewesen, so wäre man zwangsläufig auf sie geführt worden, indem sich beim Zurückverfolgen der typischen *Umbelliferen*-Merkmale auf primitivere Stufen vorerst eine *Araliaceen*-ähnliche Merkmalskonstellation ergeben hätte. Diese Methode gibt auch Aufschluß über die Vorfahren der *Umbellifloren* überhaupt, welche ungefähr Merkmalsausbildungen aufgewiesen haben, wie sie in der Kolonne « *primitive Stufe* » erscheinen. *Die Tabelle bietet eine Präzisierung der Familiengrenze, wie sie erstmalig in solch genauer Form dasteht.* Zwischen dem typischen Verhalten beider Familien steht schließlich noch eine Kolonne, welche die « *gemeinsame Ausbildung* » enthält. Es betrifft dies insbesondere die Blütenorganisation, während die Unterschiede mehr im vegetativen System und in den Früchten liegen.

Jene Merkmalsausbildungen, welche bei den *Umbelliferen* konstant auftreten, aber vom Familientypus abweichen, wurden in der Tabelle durch Unterstreichen (____) hervorgehoben. Dies trifft hauptsächlich für *Hydrocotyloideen* zu, die dann auch typologisch die Verbindung der *Apioideen* mit den *Araliaceen* bewerkstelligen. Jene Merkmale, welche

Tabelle 1.

Merkmal	Primitive Stufe	Araliaceen-Typ	Gemeinsame Ausbildung	*Umbelliferen*-Typ	Abgeleitete Stufe
Achse	verholzt	verholzt +°		krautig	
Gliederung	fehlt	fehlt +°		vorhanden	sekundär reduziert
Mark	bleibend	bleibend +°	vorhanden	schwindend	spez. Differenzierungen
Collenchym-Sclerench.		geschlossene Scheide +	vorhanden	einzelne Bänder +°	spez. Differenzierungen
Sekretorisches System	fehlend	1 großer Kanal pro Bündel +	vorhanden	mehrere kleine Kanäle	sekundär reduziert
Blätter	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	sekundär reduziert
Stellung	spiralig	spiralig	spiralig +°	spiralig	opponiert, quirlig
Gliederung	gering °	deutlich zweigliedrig	zweigliedrig +	zweigliedrig	sek. eingliedrig
Blattgrund	schwach °	Blattfuß +	vorhanden	offene Vagina	Röhre
Stipularbildungen	fehlen	Cristae +	vorhanden	Vaginalstipeln	spez. Formen
Randzerteilung	gering	gering +°	zerteilte Lamina	stark zerteilt	
Infloreszenz			Infloreszenzen +°		
Reproduktion	polyakanth	polyakanth +°		hapaxanth	spez. Diff.
Abgliederung	gering	stark +°		schwach	spez. Diff.
Verzweigung	racemös	racemös	racemös +°	racemös-cymös	spez. Diff.
Partialinfloreszenz	Traube, Ähre	einfache Dolde +°	Dolden	Doppeldolden	Kopf, Korb
Involucrum	vollständig	reichblättrig +°	vorhanden	armblättrig	spez. Diff., caduc, red.
Extraflor. Schauapp.	fehlt	fehlt	fehlt +°	fehlt	vorhanden
Pseudanthien	fehlen	fehlen	fehlen +°	fehlen	in Differenzierung
Blüte					
Anlage	Kelch zuerst	Kelch zuerst +		Corolla zuerst	Stamina zuerst
Achsenkrug	fehlt	schmal +	vorhanden	breit	spez. Diff.
Carpellverwachsung	gering	stark	stark +°	stark	vollständig
Aestivation	imbricat +	valvat	valvat °	valvat	imbricat, apert.
Wirtelglieder	pleio- bis pentamer	pentamer-isomer	pentamer	pentamer-oligomer +°	oligomer
Anordnung	spiralig, hemizyklisch	zyklisch	zyklisch +°	zyklisch	zyklisch
Beziehung der Perianthb.	eleuteropetal	eleuteropetal	eleuteropetal +°	eleuteropetal	gamopetal
Wirtelzahl	poly- bis pentazyklisch	tetrazyklisch	tetrazyklisch +°	tetrazyklisch	trizyklisch
Perianth	homochlamydaeisch	heterochlamydaeisch	heterochlamydaeisch +°	heterochlamydaeisch	homochlamydaeoid
Kronblattzahl	viele bis 5	5	5 +°	5	4—3—0
Staubblattzahl	viele, x + x + x + , 5 + 5	5	5 +°	5	4—3—0
Carpellzahl	viele bis 5	5		2 +°	1½—1—red.
Symmetrie	radiär	radiär		verdeckt zygomorph +°	zygomorph
Geschlechtsverteilung	zwitterig	zwitterig	zwittrig +°	zwitterig	funkt. männl.-1 geschl.
Kelch	ausdifferenziert	reduziert	reduziert +°	reduziert	fehlend oder spez. Diff.
Kronblattbasis	breit	breit +°		genagelt	Nagel
Kronblattspitze	rund	rund +°		abgegliederter Lappen	spez. Formen
Fruchtknotenstellung	hypogyn	perigyn	perigyn +°	perigyn	epigyn
Samenanlagen					
Insertion	zentralwinkelständig	zentralwinkelständig	zentralwinkelständig +°	zentralwinkelständig	parietal (monomere Fr.)
Orientierung	orthotrop	epitrop	epitrop +°	epitrop	
Integument	bitegmisch	unitegmisch	unitegmisch +°	unitegmisch	red.
Nucellus	crassinucellat	tenuinucellat	tenuinucellat +°	tenuinucellat	
Endosperm	gering	stark, nukleär,	stark, nukleär +°	stark, nukleär	spez. Formen
Stylopodium	fehlt	verwachsenes Kissen	vorhanden	zweilappig +°	2 Drüsen, red.
Griffel	frei	verwachsen		frei +°	
Frucht					
Samenzahl	viele bis 2	1	1 +°	1	1—red.
Mesocarp	parenchymatisch	Sarcocarp	parenchymatisch	Xerocarp +°	spezielle Differenz.
Endocarp	weich	krustig °	vorhanden	weich-prosenchymatisch +	parenchymat.—red.
Testa	glatt	großzellig-glatt	glatt	kleinzellig, glatt +°	Wucherungen
Raphe	schwach	schwach +	gering	gering °	stärker
Endosperm	glatt	glatt	glatt +°	sinuos	ruminant, campylo-coelosp.
Carpellform	seitlich abgeflacht	seitlich abgeflacht °		rundlich +	vom Rücken zusammengedrückt
Leitbündelsystem		primitiv		spezialisiert-fixiert	
Achsenbündel	viele bis 2n	2n	vorhanden	10 +°	± red.
Carpelleigene Bündel	viele	vorhanden +		fehlend °	
Zentralbündel	Lateralia	Ventralmediani	Procarpophor +°	Carpophor	Carpophor mit Achsenbd. oder red.
Rippen und Flügel		primitiv		differenziert	
Vorkommen	fehlen	Putamenkanten +°	vorhanden	echte Rippen +°	
Bündellage	peripher	peripher +°		basal	
				Hauptrippen	Nebenrippen
Ausbildungen				fädlich +°	wulstig, flügelig +
				gleich °	ungleich +
Harzkanäle	fehlen	1 großer pro Bündel +°	vorhanden	viele kleine pro Bündel	red.
Ölstriemen	fehlen	Sekretzellen °	Sekretbehälter +	Ölstriemen, viele oder 4—2	spez. Diff. oder red.
Fruchttyp	disseminante Kapsel	Coenocleistocarpium drupaeforme		Schizocarpium eufrangens +°	Pseudomonomere Nuß

Legende: Synthetische, familientypische Merkmale der *Araliaceen* und *Umbelliferen* sowie ihre Abwandlungen (primitivere und abgeleitetere Bildungen), ferner die innerhalb der *Umbelliferen* (——) und *Araliaceen* (– – –) konstant bei einzelnen Genera auftretenden Abweichungen vom Familientypus und gelegentliche Variationen oder teratologische Abnormitäten der *Umbelliferen* (–·–·–) und *Araliaceen* (·····). + = *Myodocarpus*, ° = *Trachymene*.

sich bei gewissen *Araliaceen* konstant ausbilden, aber vom charakteristischen Verhalten der Familie abweichen, sind mit einer gestrichelten Linie (_____) versehen. Gelegentliche Variationen oder teratologische Abweichungen, soweit von phylogenetischem Interesse, werden für *Umbelliferen* strichpunktiert (_._._._), für *Araliaceen* punktiert (.....).

Man meinte früher, es sei möglich, die *Araliaceen* mit verschiedenen rein diagnostischen Merkmalen von den *Umbelliferen* abgrenzen zu können, wobei besonders die Früchte beigezogen wurden, indem als sicherstes Merkmal die *Drupae* einerseits, die *nußartig-trockenen Schizocarpien* anderseits hingestellt wurden. *Doch seit der Kenntnis von Myodocarpus erhält auch dieser Familienunterschied eine schwerwiegende Ausnahme. Die Araliaceen weisen effektiv in den Früchten alle Übergänge zu den Umbelliferen auf.* Diese Tatsache, welche die Klassifikation sehr erschwert, ist für die phylogenetische Systematik viel aufschlußreicher, als wenn die beiden Familien durch einen ausgeprägten Hiatus getrennt wären. Diese vermittelnde Stellung nehmen besonders die *Araliaceen mit umbelliferoiden Früchten und die atavistischen Hydrocotyloideae ein,* und zwar überschreiten meist nur einzelne wenige Merkmale die Familiengrenze, indes die übrigen die Familienzugehörigkeit relativ leicht erkennen lassen.

II. Die phylogenetische Stufe von Myodocarpus.

Nachdem nun einerseits für die *Araliaceen,* anderseits für die *Umbelliferen* die familientypischen Merkmalsausprägungen statuiert und durch phylogenetische Reihen verbunden wurden, läßt sich die intermediäre Stellung von *Myodocarpus* an Hand seiner in Tabelle 1 angekreuzten (+) Merkmale sehr genau analysieren. Als weitere Grundlage sei aber vorerst noch kurz einiges über die Einordnung von *Myodocarpus* im *Araliaceen*-System mitgeteilt.

1. Die Stellung von Myodocarpus im Araliaceen-System.

Die Einordnung von *Myodocarpus* in den Zusammenhang der übrigen *Araliaceen* geht zur Hauptsache bereits aus dem II. Teil, II. Kapitel, 5. Unterkapitel hervor, wo dargelegt wurde, daß die sich hauptsächlich um *Plerandra* gruppierenden polystemonen und polycarpellaten Genera als primitive Vertreter der Familie dastehen. Von diesen, resp. ihren Vorfahren, leiten sich *polyphyletisch* die verschiedenen ebendort aufgezählten Typen der Blütenorganisation ab. *Insbesonders muß festgehalten werden, daß wohl sämtliche viel- oder fünfcarpelligen Araliaceen im Laufe der Phylogenie Genera mit weniger Carpellen durch Reduktion abgezweigt haben, so daß die bi- und monocarpellaten Formen nicht zu natürlichen Gruppen vereint werden können, vielmehr die verwandtschaftlichen Beziehungen in Richtung der Reduktionsreihen liegen.*

Dies Vorgehen rechtfertigt sich durch die Resultate, die es der allgemeinen Theorienbildung über die phylogenetische Entwicklung liefert, der Aufdeckung *genereller Entwicklungstendenzen* und typologischer Progressionsreihen, erschwert aber die Klassifikation zu praktischen Zwecken wesentlich. Der Blütenbauplan der *Umbelliferen* wird verschiedentlich von *Araliaceen* erreicht, zu ihnen gehört auch *Myodocarpus*. Wenn dieses Genus auch bezüglich der Carpellzahl stufenmäßig von den monocarpellaten Formen überholt wird, so muß es doch zufolge seiner gar nicht mehr *Araliaceen*-haften Fruchtorganisation als stark abgeleitet und nebst den *Mackinlayeae* an den Schluß der Familie gestellt werden. So liegt die Situation bezüglich der phylogenetischen Stufe.

Die diagnostische Abgrenzung von Myodocarpus läßt sich eindeutig und leicht vornehmen, sobald Früchte vorliegen. Vorerst trennt die imbricate Aestivation der Kronblätter *Myodocarpus* von der großen Mehrzahl der *Araliaceen*, dann grenzen die Textur der Laubblätter und das Vorhandensein von Gliederstellen gegen weitere Genera ab, so daß schließlich noch *Aralia, Myodocarpus, Delarbrea* und *Porospermum* zu unterscheiden sind. Erstere Gattung besitzt im Pericarp keine Sekretbehälter, wohl aber die übrigen, die Tribus der *Myodocarpeae* bildenden. Jedoch treten bei *Delarbrea* und *Porospermum* die Leitbündel nicht vor, während sie bei *Myodocarpus* Rippen, die Rückenjoche sogar überaus charakteristische Flügel bilden.

2. Die intermediäre und bifamiliäre Ausbildung von Myodocarpus.

Verschiedene *Araliaceen*-Früchte weisen vereinzelte Merkmale auf, die an Bildungen bei den *Umbelliferen* erinnern. Bei der Untersuchung, wo sich solche *umbelliferoide Merkmale* besonders häufen, tritt sofort *Myodocarpus* in den Vordergrund. Ja, ständen die geflügelten Spaltfrüchte nicht auf einem für die *Araliaceen* typischen vegetativen System, so würden sie nicht nur bei den primitiven, mit Putamina versehenen Früchten der *Hydrocotyloideae* eingeordnet, sondern sogar im jüngsten Zweig der *Umbelliferen*, bei den *Apioideae*. Bei ihrer Aufstellung im Jahre 1861 durch Brongniart und Gris wurde das Genus auch folgerichtig den damaligen Kenntnissen entsprechend den *Umbelliferen* eingereiht. *Myodocarpus darf jedoch, trotz seiner Fruchtbildung, niemals als direkter Vorfahre der Umbelliferen bezeichnet werden, gibt aber im typologisch-phylogenetischen Sinne die wertvollsten Hinweise für die Ableitung des Umbelliferen-Fruchttyps. Die Kenntnis dieses seltsamen, intermediären Genus ermöglichte es überhaupt erst, die längst vermutete Verwandtschaft der Araliaceen mit den Umbelliferen durch ein wirkliches Zwischenglied zu belegen. Es ist eine sehr bemerkenswerte und für das Entwicklungsgeschehen bezeichnende Tatsache, daß, isoliert von den eigentlichen Umbelliferen, innerhalb der Araliaceen wiederum eine Umbelliferen-Frucht entstehen konnte. Die Früchte von Myodo-*

carpus beweisen aufs Deutlichste das Wirken genereller Entwicklungstendenzen, die sich durch Parallelentwicklungen (Figur 7 ⇒) polyphyletisch auswirken und besonders bei gleichen morphologischen Grundlagen zu ähnlichen Ausbildungen führen. Und da sich ferner die Früchte, im Gegensatz zu den übrigen Pflanzenteilen, insbesonders zum vegetativen System, recht stabil und konservativ verhalten, muß angenommen werden, daß *Myodocarpus* ein sehr altes und reliktisches Genus darstellt.

In Tabelle 1 erscheinen die Merkmalsausbildungen von *Myodocarpus* mit einem Kreuzchen (+) hervorgehoben. Verfolgt man nun das besonders gehäufte Auftreten dieses Zeichens in den verschiedenen Kolonnen, so läßt sich *die aufschlußreiche Feststellung machen, daß Myodocarpus bezüglich des vegetativen Systems und der Infloreszenzen eine typische Araliacee darstellt, sich im Blütenbau indifferent verhält, hingegen effektive Umbelliferen-Früchte besitzt.* Tabelle 2 zeigt dies merkwürdige Verhalten schematisch dargestellt: In der Blütenorganisation nähern sich die *Araliaceen* (– – – –) und *Umbelliferen* (———) einander am weitgehendsten, während sie sich sonst in ihrer charakteristischen Ausbildung sowohl im vegetativen System wie in den Infloreszenzen und Früchten deutlich unterscheiden. *Myodocarpus (+) hingegen wechselt — und damit haben wir eine phylogenetisch äußerst wichtige Erscheinung festgestellt — von den Araliaceen zu den Umbelliferen hinüber.*

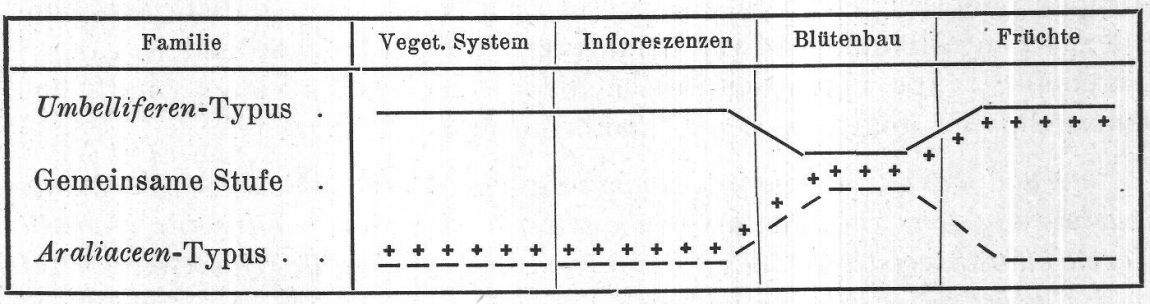


Tabelle 2.

Schematische Darstellung der Familiengrenzen zwischen den *Araliaceen* und den *Umbelliferen* sowie der bifamiliären Ausbildung von *Myodocarpus.*

——— = typisches Verhalten der *Umbelliferen,*
– – – = typisches Verhalten der *Araliaceen,*
+ = Zuordnung der Organsysteme von *Myodocarpus.*

Aus der Besprechung der einzelnen differentiellen Merkmale im II. und III. Teil sowie aus der Tabelle 1 geht hervor, daß bei *Myodocarpus,* dem für die *Araliaceen* typischen Verhalten entsprechend, die sympodiale Achse verholzt und mit einem persistierenden Mark gefüllt bleibt, die sichelförmigen Sclerenchymbänder in den ausdauernden Partien zusammenhängen, in der reproduktiven Region jedoch aufgeteilt bleiben und die Leitbündel auf ihrer Außenseite von je einem großen Harzkanal begleitet werden. Ferner entwickeln sich die Blattfüße kräftig

und gliedern Cristae aus. Die Laminae erscheinen gering zerteilt oder ganzrandig. Die Pflanzen sind polyakanth, mit abgegliederten, racemösen Gesamtinfloreszenzen, die einfache Dolden tragen. Die Blütenorganisation der *Araliaceen* inklusive *Myodocarpus* gleicht in ihrem Bauplan weitgehend derjenigen der *Umbelliferen.* Sie besteht in tetrazyklischen, pentameren, resp. im Gynoeceum oligomeren Kreisen, heterochlamydaeisch-eleuteropetalen Perianthblättern und aktinomorphen, resp. verdeckt zygomorphen, zwittrigen Blüten mit ± rudimentären Sepala, introrsen Antheren und epigynen Fruchtknoten. Auch Zahl, Plazentation, Orientierung und Bau der Samenanlagen stimmen in beiden Familien weitgehend überein. Als mehr *Araliaceen*-ähnlich müssen bei *Myodocarpus* hingegen die imbricate Aestivation, die wenig verschmälerte Kronblattbasis sowie die undifferenzierte Spitze der Petala bezeichnet werden.

Die Früchte von Myodocarpus weisen hingegen stark umbelliferoide Züge auf: Insbesonders ist das Stylopodium zweilappig, das parenchymatische Mesocarp trocken, mit Übergängen ins prosenchymatische Endocarp, dem die kleinzellige Testa anliegt, die Querschnittsform seitlich zusammengedrückt bis rundlich, die Dehiszenz eufrangent. Die beiden Carpelle weisen die bezeichnende unsymmetrische Verteilung der Kelch- und Kronblattbündel auf, über denen sich aber symmetrisch Rippen oder Flügel ausdifferenzieren. Die Commissur enthält ein komplexes Zentralbündel. Etwas primitiver sind die freiwerdenden, carpelleigenen Stränge, eigentlich intermediär besonders die vielen rundlichen, unregelmäßig angeordneten Sekretbehälter im Mesocarp.

Myodocarpus erscheint demzufolge in bezug auf seine Merkmalsausbildung teils intermediär, teils mit für Araliaceen oder für Umbelliferen charakteristischen Eigenschaften, also bifamiliär. Das Genus stellt mit dieser seltsamen Kombination der Merkmale das wichtigste Zwischenglied der beiden Familien dar.

3. Verwandte und andere intermediäre Genera.

Delarbrea und *Porospermum* bilden mit *Myodocarpus* zusammen die Tribus der *Myodocarpeae,* charakterisiert durch bicarpellate Früchte mit Sekretbehältern. Die Bedeutung von *Delarbrea* liegt darin, daß diese Gattung einerseits die mit den Früchten stark abweichenden *Myodocarpus* mit den typischen *Araliaceen* verbindet, anderseits mit ihren coelospermen Samen selbst noch stark *umbelliferoid* ist. Auch die *Mackinlayeae* zeigen sowohl im Fruchtbau wie in den genagelten Petala eine starke Anlehnung an die *Umbelliferen. Alle diese Genera zählen eben zu den weitest differenzierten Araliaceen, die polyphyletisch zur Stufe der Umbelliferen-Früchte hintendieren.*

Eine weitere *Araliacee,* die früher schon einmal bei den *Hydrocotyloideae-Xanthosiinae* eingeordnet wurde, stellt *Astrotrichia* dar. Ihre bicarpellaten, pyrenenhaltigen, trockenen Früchte spalten sich sehr leicht.

Intermediäre Umbelliferen finden sich naturgemäß vor allem bei den *Hydrocotyloideae* mit ihren ölstriemenlosen, seitlich zusammengedrückten, putaminahaltigen Früchten. *Dabei bildet besonders Trachymene zu Myodocarpus eine geradezu verblüffende homologe Konvergenz.* Die Merkmale von *Trachymene* finden sich in Tabelle 1 mit einem Kreis (°) gekennzeichnet und stimmen in ihrer Mehrzahl mit denjenigen von *Myodocarpus* (+) überein. Insbesondere interessieren natürlich die Früchte, die sogar durch das Fehlen deutlicher Flügel und größerer Sekretbehälter noch primitiver als bei *Myodocarpus* ausgebildet erscheinen und eine große Ähnlichkeit mit dünnfleischigen Früchten etwa von *Tieghemopanax* oder *Didymopanax* aufweisen. Auch die Infloreszenzen und Blüten stimmen im wesentlichen völlig überein, ebenso der Wuchsformentyp. Die Differenzierung des Blattgrundes erscheint bei *Trachymene* sekundär wieder einfacher, da wohlausgebildete Blattfüße oder Stipularbildungen fehlen.

Weiter sei hier auf eine Mittelblüte einer Terminaldolde von *Hydrocotyle bonariensis* verwiesen, die ich im Herbarium generale der Universität Zürich entdeckte. Ihr Gynoeceum besteht nämlich aus 5 anstatt 2 Carpellen und kann mit ihrem fleischigen Fruchtmesocarp und den 5 Putamina kaum von einer *Araliaceen*-Frucht unterschieden werden. *Es stellt dies eine atavistische Variation von großem phylogenetischem Interesse dar.*

Waren bisher die verglichenen Früchte einander auch in der Form homolog, so sei zum Schlusse noch auf einen Fall *konvergenter Analogie* der Fruchtform und Flügelbildung hingewiesen. Die Früchte von *Prangos anatolica* zeigen ganz den Aspekt derjenigen von *Myodocarpus:* Oberwärts ein längliches Fruchtgehäuse und basal davon die Flügel. Während aber bei letzterer Gattung die Flügel von den Rückenjochen gebildet werden, stellen sie bei *Prangos* die Juga marginalia dar, welche, je zu zweit eng aneinander liegend, auf analoger Grundlage eine äußerlich gleiche Form erzeugen.

IV. Teil:

Zur Phylogenie der Umbellifloren.

Nachdem nun induktiv die notwendigen morphologischen Grundlagen erarbeitet wurden, sollen, weil in den vorgängigen Kapiteln meist nur angedeutet, noch einige allgemeinere Bemerkungen über die *Verwandtschaft der Araliaceen mit den Umbelliferen* und über die *Phylogenie der Umbellifloren* überhaupt folgen, wobei vorerst, nebst der Morphologie, auch noch kurz die Chorologie und die Chromosomengrundzahlen zur Berücksichtigung gelangen.

I. Die Verwandtschaft der Araliaceen mit den Umbelliferen.

Um eine Verwandtschaft festzustellen, gibt es nur eine einzige *direkte Methode, die phytopalaeontologische.* Wohl sind einige fossile *Araliaceen* bekannt (Blätter aus der Kreidezeit, Früchte aus dem Miozän), aber teils ist ihre Zahl noch viel zu gering, teils die Bestimmung zu ungewiß, als daß damit phylogenetisch gearbeitet werden könnte. Zudem eignen sich die krautigen *Umbelliferen* schlecht zur Fossilisation, weshalb sie denn auch bis heute fossil sozusagen unbekannt blieben. Da es fraglich erscheint, ob je genügend Fossilien zusammen kommen, müssen *indirekte Methoden* beigezogen werden. *Dabei handelt es sich um die morphologisch-anatomisch-entwicklungsgeschichtliche, die chorologische und cytologische Arbeitsweise. Ihnen allen ist gemeinsam, daß die Untersuchungsobjekte dem rezenten Niveau angehören* (Figur 7); sie stellen vorübergehende Realisationen von Entwicklungszügen dar, welche parallel zur Koordinate, also senkrecht zum rezenten Niveau, verlaufen (Figur 7).

1. Die morphologischen Beziehungen.

Auch heute kommt der morphologischen Arbeitsweise im weitesten Sinne in der phylogenetischen Systematik die Hauptbedeutung zu, da sie über die Beziehungen größerer Gruppen noch Schlüsse zuläßt. *Sie beruht auf der Analyse der verschiedenen Ausbildungsmöglichkeiten homologer Organe und in ihrer Anordnung in Progressionsreihen nach der Theorie der phylogenetischen Stufen.* Die Formabwandlungen können dabei sowohl komplikativer wie reduktiver Natur sein, und es kann Schwierigkeiten bereiten, letztere sekundär oft wieder einfache Bildungen von wirklich primitiven Stufen zu unterscheiden. Nach der größern oder geringern Ähnlichkeit möglichst vieler homologer Merkmale läßt sich dann im Zusammenhang mit Progressionsreihen auf den Grad der Verwandtschaft schließen.

Beim Vergleich homologer Organe rezenter Pflanzen handelt es sich ganz prinzipiell um ein typologisches Vorgehen, weil die untersuchten

Objekte derselben Zeitstufe angehören (Figur 7). Es sind jedoch Rückschlüsse auf die Aszendenz möglich und auch theoretisch begründbar. Ganz allgemein erlaubt man sich auch, einen Analogieschluß zu ziehen und die im rezenten Niveau, auf der Abszissenebene (Figur 7) aufgedeckten typologischen Organogenesen einfach auf das chronologische Geschehen der Ordinatenebene umzudeuten, d. h. *die typologische Phylogenie reell-phylogenetisch im Sinne von Organaszendenzen zu interpretieren.* Nach den heutigen Ansichten über die Evolution muß diese auch tatsächlich ähnliche Bahnen durchschritten haben. Ganz generell braucht aber nicht jede typologisch klassifizierbare Entwicklungsreihe homologer Organe auch reell-phylogenetisch zu sein, dies hängt u. a. davon ab, wie weitgehend die untersuchten Pflanzen zusammen eine natürliche Gruppe bilden.

Die feststellbare Verwandtschaft der *Araliaceen* mit den *Umbelliferen* beruht auf drei verschiedenen Grundlagen. Einmal besitzen beide Familien *gemeinsame Merkmale,* und zwar im allgemeinen die Kormophyten-Angiospermen- und Dicotyledonen-Eigenschaften, im speziellen Harzkanäle, alternierende Insertion der zweigliedrigen Blätter, im Bereich der Blüten der tetrazyklische, aktinomorphe, zwittrige, eleuteropetale und heterochlamydaeische Bau, der epigyne Fruchtknoten mit identischer Zahl, Orientierung und Bau der Samenanlagen. Dann können aber auch homologe Organe in beiden Familien *typisch verschieden ausgebildet, aber durch Progressionsreihen miteinander verbunden sein. Diese synthetischen Merkmale sind es, welche es ermöglichen, die Araliaceen einer primitivern phylogenetischen Stufe beizuordnen und von ihnen typologisch die Umbelliferen, die einer höhern Stufe angehören, abzuleiten.* Solche sukzessive Übergänge der Merkmale von *Araliaceen* in diejenigen von *Umbelliferen* gehen in großer Zahl aus der Tabelle 1 hervor. Besonders aufschlußreich sind sie bezüglich der Differenzierung des Blattgrundes, der Infloreszenzen und der Kronblattform sowie der Entstehung des *Umbelliferen*-Fruchttyps aus den Drupae der *Araliaceen* heraus (Reduktion der Carpellzahl, des Endocarpes, Bildung des Xerocarpes, von Schizocarpien, Carpophor, Rippen, Flügeln und Vittae). Die dritte Möglichkeit besteht schließlich darin, daß *die Araliaceen bezüglich eines Organes sehr verschiedene Ausbildungsstufen aufweisen und die Umbelliferen aus dieser Mannigfaltigkeit einen bestimmten Typus fixieren, oligomorph aufweisen und meist sekundär seine Ausbildung variieren.* Dies trifft für den Blüten- und Fruchtbau ganz allgemein zu. Einzelheiten gehen aus den Kapiteln des II. und III. Teiles hervor, in denen die diesbezüglichen Merkmale jedes für sich behandelt wurden.

Die Beziehungen der *Araliaceen* zu den *Umbelliferen* sind in sämtlichen Bereichen des Pflanzenkörpers sehr eng, beide Familien stellen als Ganzes eine morphologisch kontinuierliche Serie und natürliche

Gruppe dar. Die nahe Verwandtschaft äußert sich darin, daß sozusagen kein einziges Merkmal nennbar ist, das alle Vertreter der einen Familie von der andern trennt. Sie lassen sich vielmehr nur durch bestimmte *Merkmalskonstellationen* unterscheiden. Besonders weil sich fast sämtliche Merkmale, hauptsächlich diejenigen der Blüten und Früchte, durch oft hiatuslose Progressionsreihen verbinden lassen, wäre es vom streng phylogenetischen Standpunkte aus sogar gerechtfertigt, dem Vorgehen Calestani's (6) zu folgen und die beiden Familien zu vereinigen. Da jedoch in diesem Falle die *Araliaceen* in ihrem bisherigen Umfang einfach als *Aralioideae* weiterbestehen, jedoch die Diagnose der *Apiaceae* sehr erweitern und komplizieren würden, darf, jedenfalls für die mehr praktischen Zwecken dienenden Bestimmungswerke, ein Zusammenschluß unterlassen bleiben. Auch wäre es im Falle einer Vereinigung wesensmäßiger, die *Araliaceen* beizubehalten, stellen doch die *Umbelliferae* eigentlich bloß eine reich entwickelte Tribus dieser Familie dar.

2. Cytologische Hinweise.

Die Resultate der cytologischen Untersuchungen (gesammelt bei Wanscher, 60) über die *Grundzahlen* (x) der Chromosomensätze zusammenfassend, läßt sich für die *Araliaceen* als Hauptgrundzahl $x = 12$ angeben. Die *Umbelliferen* weisen zwei relative Häufigkeitsmaxima auf, das eine liegt bei $x = 8$, das andere bei $x = 11$. Die Grundzahl 8 charakterisiert die meisten *Hydrocotyloideae* und *Saniculoideae*, bei den *Apioideae* kommen 8 und 11 vor, letztere Zahl konstant bei den *Coriandreae* und *Seselinae* sowie der *Smyrnium-*, *Angelica-*, *Ferula-*, *Tordylium-*, *Siler-* und *Thapsia*-Gruppe. Auffällig erscheint bei den *Umbelliferen* mit verminderter Grundzahl die Tatsache und Korrelation, daß bei diesen abgeleitete Fruchtformen, häufig auch Rippenreduktionen vorkommen.

Die *haploide Chromosomenzahl* (n) beträgt bei den *Araliaceen* am häufigsten $n = 12$ oder $n = 24$, seltener $n = 48$. Bei den *Umbelliferae* variiert sie zwischen 6 und 48. Bezüglich der Grundzahlen treten also di-, tri-, tetraploide, häufig sogar noch hexa- oder octoploide Arten auf. Öfters sind innerhalb eines Genus die einen Arten diploid, die andern tetraploid. So zeigen *Didiscus coeruleus* $n=11$, *D. pilosus* $n=22$, ebenso *Cicuta virosa* var. univalens $n = 11$, *C. virosa* var. *bivalens* $n = 22$, *Pimpinella saxifraga* ssp. *nigra* $n = 9$, *P. saxifraga* ssp. *eusaxifraga* $n = 18$, *Astrantia major* $n = 7$, eine großwüchsigere Form $n = 14$ Chromosomen. *Hedera Helix* var. *typica* und var. *conglomerata* besitzen $n = (43)—44—(47)$ Chromosomen, *H. Helix* var. *hibernica* hingegen $n = 88—(98)$. Die eingeklammerten Zahlen geben die bei Polyploiden häufig auftretenden Unregelmäßigkeiten an. Die *Hydrocotyloideae* haben die Haploidzahlen $n = 12$ oder $n = 24$ mit den *Araliaceen* gemeinsam.

Es liegen Anhaltspunkte vor, daß $x = 4$ die ursprüngliche Grundzahl der ganzen natürlichen Gruppe der *Umbelliflorae* darstellt (vgl. Figur 7). $2n = 8$ konnte ich an zwanzigjährigem Herbarmaterial in einer somatischen Teilung des Fruchtknotengewebes von *Myodocarpus crassifolius* Dub. et Vig. feststellen. *Myodocarpus* stellt also auch diesbezüglich ein seltenes und wichtiges Relikt dar. Von $x = 4$ leiten sich durch stufenmäßige Duplikation der ganzen Chromosomengarnitur als Polyploide die Grundzahlen 8 und 12 ab, von letzterer 11 als Hypoploidform (eventuell durch Non-Disjunction). Auch die Chromosomenzahlen entstanden bestimmt polyphyletisch. Eines wird jedenfalls aus den vorgängigen Zahlenangaben klar: *Es geht nicht an, die Umbelliferen kurzwegs von den Araliaceen abzuleiten, es muß auf gemeinsame Vorfahren zurückgegriffen werden.* Noch ist zu bemerken, daß in beiden Familien Bastarde nur selten vorkommen.

3. Die Chorologie der Umbellifloren.

Die *Araliaceen,* insgesamt 70 Genera mit ungefähr 700 Spezies, kommen auf allen Kontinenten vor. Sie häufen sich der Gattungs- und Artenzahl nach speziell in den tropischen Waldgebieten Oceaniens, Südostasiens und Südamerikas, unter Bevorzugung isolierter alter Reliktgebiete, insbesondere von Inseln. Häufig besitzen sie den Charakter von reliktischen Palaeoendemismen mit sehr kleinem Areal. Auffällig erscheint die fast ausnahmslose Meidung der ausgesprochenen Trockengebiete. Amerika besitzt 12 Genera (davon 5 endemische) mit 150 Spezies. Europa weist nur die Gattung *Hedera* auf, welche zugleich die weitest verbreitete *Araliacee* darstellt. Die heute nur schwach besiedelten Gebiete von Nordamerika und Europa führen relativ viele fossile *Araliaceen.* Afrika und die umliegenden Inseln, insbesondere Madagaskar, besitzen 10 Genera (5 endemisch) mit 85 Spezies. Asien hingegen birgt 37 Genera (20 endemisch) mit 135 Spezies, insbesondere im östlichen Indien bis China und auf den Sunda-Inseln. Am artenreichsten treten jedoch Oceanien und Australien hervor mit 300 Spezies aus 41 Genera (31 endemisch). Dabei beschränken sich die *Araliaceen* in Australien auf die feuchten nordöstlichen und östlichen Randgebiete. Von Oceanien müssen besonders hervorgehoben werden Neu-Guinea, Neu-Seeland, Tahiti, Hawaii und vor allem Neu-Caledonien.

Die südwestpazifische Gebirgsinsel Neu-Caledonien, an der Südgrenze der Tropenzone, seit langem isoliert und seit der oberen Kreide landfest, wird von einer höchst seltsamen reliktischen Tertiärflora besiedelt. Sie besitzt nicht nur eine im Verhältnis zu ihrer Größe (die Hälfte der Schweiz) einzigartig dastehende Artenzahl an *Araliaceen* (106 Spezies aus 14 Genera, wovon 70 Spezies und 8 Genera endemisch, 4 weitere Genera zur Hauptsache in Neu-Caledonien vorkommen), sondern dazu noch unter diesen eine Reihe ganz eigentümlicher und isolierter Formen. Genera, die Neu-Caledonien und andere Gebiete besiedeln, jedoch teilweise mit anderen

Spezies, sind: *Schefflera* (18 in Neu-Caledonien, viele weitere pantropisch), *Polyscias* (4, weitere in Südostasien, Madagaskar usw.), *Nothopanax* (1, auch auf Neu-Seeland), *Tieghemopanax* (29, andere in Australien, Madagaskar usw.). *Meryta* (9, Neu-Guinea, Samoa, Tahiti usw.) und *Delarbrea* (6, Neu-Guinea). Nur auf Neu-Caledonien kommen vor die Genera *Schizomeryta* (1 Spezies), *Strobilopanax* (3), *Myodocarpus* (12), *Apiopetalum* (3), *Pseudosciadium* (1), *Eremopanax* (6), *Octotheca* (1) und *Dizygotheca* (12). Die *Araliaceen* spielen in Neu-Caledonien vegetationsmäßig eine geringe Rolle. Ihre Standorte befinden sich weniger an der Küste, mehr in den Buschvegetationen der höheren Lagen, im Unterwuchs des Urwaldes, auch in der Baumschicht des Nebelwaldes (vergl. Däniker, 11). Sie werden an Artenzahl jedoch nur noch von den *Rubiaceen, Orchidaceen, Myrtaceen* und *Euphorbiaceen* überragt. Von den insgesamt etwa 2500 Arten der neu-caledonischen Flora stellen über 1800 Endemismen dar (darunter eine Menge alter Gymnospermen). Im Gegensatz dazu erscheinen die *Umbelliferen,* die *Cruciferen* und weitere, hauptsächlich krautige, in gemäßigten Zonen stark entwickelte Familien nur sehr schwach vertreten. Über das Vorkommen und den Standort der verschiedenen Arten von *Myodocarpus* geben die Herbaretiketten Däniker's (8) willkommenen Aufschluß. Die Gattung ist nur mit wenigen Arten weiter verbreitet *(Mc. crassifolius, Mc. involucratus* und *Mc. fraxinifolius,* letztere beiden öfters Flußläufen entlang), während die übrigen Spezies ausgesprochen stenoecisch sind. Sie besiedeln teils den mesophilen Wald, teils in lockerer Vegetation im Süden die ariden, an Endemismen reichsten Serpentinmassive und zeigen dann Sclerophyllencharakteren.

Innerhalb der *Araliaceen* stehen 51 typisch endemische Genera 29 weiter verbreiteten gegenüber. Von Interesse sind einige Großdisjunktionen, insbesondere zwischen Amerika einerseits, Asien-Oceanien anderseits, deren zonale Beschränkung sofort auffällt (z. B. *Pseudopanax* in Chile und Neu-Seeland). Im Hinblick auf die teilweise noch problematischen Gattungsabgrenzungen innerhalb der *Araliaceen* muß die Interpretation dieser Disjunktionen im Zusammenhang mit der Entwicklungsgeschichte der Kontinente noch zurückgestellt werden.

Im Gegensatz zu den pantropischen *Araliaceen* bevorzugen die *Umbelliferen,* unter Bildung zahlreicher Neoendemismen mit kleinen Arealen, mehr die Trockengebiete der gemäßigten Zonen sowie in geringem Maße auch die tropischen Gebirge. Ihr Areal vikariiert also mit demjenigen der *Araliaceen.* Die *Umbelliferen* enthalten schätzungsweise gegen 300 Genera mit über 3000 Spezies und zeigen endemismenreiche Massenzentren in Australien (endemisch die *Xanthosiinae, Trachymene* und andere *Hydrocotyloideae),* Chile (13 endemische *Mulineae,* auch sonst reich an *Hydrocotyloideae* und *Saniculoideae),* Südafrika *(Centella),* Naher und Mittlerer Osten, insbesondere Persien, mittleres Nordamerika und westliches Mittelmeergebiet mit den Canaren.

Die *Hydrocotyloideae* (34 Genera) besitzen ihren Schwerpunkt auf der südlichen Hemisphäre, nur *Hydrocotyle* besitzt Arten bis in boreale Breiten der nördlichen Erdhälfte. Die *Saniculoideae* (9 Genera) sind austral-boreal verbreitet. Besonders *Sanicula* und *Eryngium* kommen pankontinental vor, während die anderen Genera zum größten Teil nur

sehr eng umgrenzte Gebiete besiedeln. Die *Apioideae* mit 260 Genera finden sich ausgesprochen auf der nördlichen Hemisphäre, subtropisch bis subarktisch. Nur 15 Genera können der Artenzahl nach als wirklich tropisch bezeichnet werden, sie besiedeln jedoch dort nur höhere Lagen. Nur 9 Genera (2 endemisch) kommen in Australien und Neu-Seeland vor. Auch Südamerika ist arm an *Apioideae*. Amerika besitzt 90 (65 endemisch), Europa 100 (35), Afrika 55 (20), Asien 130 (60) Genera. Auf 180 endemische Genera kommen 80 weiter verbreitete. Großdisjunktionen bestehen ebenfalls besonders zwischen Amerika und Asien-Oceanien.

Es würde zu weit führen, die rezente Arealgestaltung mit epiontologischen Theorien zu verbinden.

Die *Arealtypen* der beiden betrachteten Familien weisen auffallende Verschiedenheiten auf. *Die in den Tropen beheimateten Araliaceen strahlen nur schwach in die gemäßigten Zonen aus.* Ihr Vorkommen mit vielen Endemismen in den südostasiatischen und pazifischen insularen Gebieten spricht für ein hohes Alter der Familie. *Demgegenüber besiedeln die Umbelliferen bipolar die gemäßigten Zonen,* teils boreal bis boreal-subtropisch *(Apioideae),* teils austral *(Hydrocotyloideae* und *Saniculoideae)* und zeigen Reste in den tropischen Gebirgen. Die bipolare Arealgestaltung der *Umbelliferen* läßt sich durch die Annahme erklären (Vester, 57; E. Schmid, mündl. Mitteilung), daß die Besiedlung der beiden extratropischen Zonen aus den Tropen heraus (vielleicht polyphyletisch) erfolgt sei. Diesen tropischen Arealtypus besitzen nun gerade die *Araliaceen,* deren Vorfahren, als Ausgangspunkt der *Umbelliferen-Bildung,* ihre Deszendenten sowohl nach Norden wie nach Süden ausstrahlen ließen und die dann an die kälteren Klimate angepaßt wurden. Der nach Süden früh abgezweigte *Hydrocotyloideen*-Stamm wurde dabei in den australen Gebieten abgeschnitten und konserviert, die *Saniculoideen* blieben im Süden und Norden erhalten, während die *Apioideae* in den großen Störungsgebieten der nördlichen Hemisphäre ein weites Feld für ihre riesige Entwicklung fanden.

II. Phylogenetische Zusammenhänge.

Zusammenhängendes muß aus raumzeitlichen Gründen neben- und nacheinander dargeboten werden. So liegen denn auch in den üblichen graphischen Darstellungen der Systeme die einzelnen Familien hintereinander, und zwar primitiverweise sogar meist linear. Zum Beispiel werden ganz allgemein die *Umbelliferen,* weil abgeleitetere Bildungen zeigend, aber doch eng mit den *Araliaceen* verwandt und sich von ihren Vorfahren ableitend, über die letztere Familie gestellt. Ungenauerweise sagt man dann auch, die *Umbelliferen* leiten sich von den *Araliaceen* ab. Dies ist jedoch eine grobe Verfälschung der Wirklichkeit, die teils

aus Mangel an Spezialkenntnissen, teils aus praktischen Gründen gemacht wird.

Tatsächlich liegt die Situation aber ganz anders. Niemals können sich die *Umbelliferen* im phylogenetischen Sinne von den heutigen *Araliaceen* ableiten. Jedoch ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, und das wurde hauptsächlich für die Blüten und Früchte durch das Aufdecken der Progressionsreihen und generellen Entwicklungstendenzen bekräftigt, daß die Vorfahren der *Umbelliferen* eine Ausbildung der in Frage stehenden Merkmale besessen haben, die sie *Araliaceen*-ähnlich erscheinen ließen. Fossile *Pro-Umbelliferen* würden heute stufenmäßig bei den *Araliaceen* eingereiht. *Da die Systematik nach Möglichkeit ein Abbild der vergangenen Entwicklung geben will,* ist es unumgänglich, in den schematischen Darstellungen der Verwandtschaften in einem Koordinatensystem, in der Ordinatenebene, wenn auch häufig mangels fossiler Funde nur prinzipiell, die geologischen Zeiten einzubeziehen, während die Abszissenebene Entwicklungshöhe und phylogenetische Stufe, eventuell kombiniert mit chorologischen Daten, enthält.

In Figur 7 wurde versucht, die Zusammenhänge zwischen den *Araliaceen* und den *Umbelliferen* einerseits, diejenigen innerhalb der einzelnen Familien anderseits, wenigstens prinzipiell (schematisch und einfachste Entwicklungsvorgänge vorausgesetzt) darzustellen. Die Ordinate enthält die letzten erdgeschichtlichen Zeiten, allerdings nicht in adäquaten Abständen. Die Ebenen senkrecht dazu, parallel zur Abszissenachse, stellen Zeitniveaux dar, in Figur 7 das untere anfangs Tertiär, das obere rezent. Die phylogenetische Entwicklungshöhe nimmt in positiver Richtung der Abszisse zu, die *Araliaceen* finden sich deshalb eine Stufe tiefer als die *Umbelliferen.*

Vor Schluß der Kreidezeit waren die *Araliaceen* bereits, wie Fossilien zeigen, weit verbreitet. Die Vorfahren der *Umbelliferen* müssen sich noch früher abgezweigt haben. Die Ausgliederungsstellen resp. Verzweigungen einigermaßen reell darzustellen, erscheint unmöglich, sie sollen nur schematisch, allerdings unter Berücksichtigung der Chromosomengrundzahlen (x-Werte in Figur 7), die Aufteilung im Tertiär andeuten. Die umgrenzten Felder im rezenten Niveau stellen natürliche Gruppen dar (größere Genera oder Verbände nahverwandter Genera gemeinsamen Ursprungs, Tribus), die sich teilweise noch in Untergruppen aufteilen lassen. Die genetischen Zusammenhänge solcher Gruppen finden sich auf der Abszissenebene in drei nebeneinander verlaufenden Reduktionsreihen dargestellt, es betrifft dies beispielsweise die Anzahl der Carpelle, die bei primitiven Genera ∞, dann 5, bei abgeleiteten 2 oder 1 beträgt (Figur 7). Wie sich diese Typen auseinander ableiten, wird für eine dieser Reihen in der Ordinatenebene veranschaulicht. Statt der Carpellzahlen könnte irgendeine andere generell und polyphyletisch wirkende Entwicklungstendenz herausgegriffen wer-

den, wie die Versenkung des Fruchtknotens, die Differenzierung der Kronblätter oder die umbelliferoide Fruchtausbildung. *Klar soll dabei nur werden, daß die Entwicklungszüge mehrmals wiederholt nebeneinander liegen, daß die Verwandtschaft in Richtung dieser Reduktionsreihen verläuft* (Figur 7 ⟷) *und nicht quer dazu* (⟵⟶), wie es in der bis heute gebräuchlichen Klassifikation nach Stufen angewandt wurde. Es muß als durchaus unnatürlich bezeichnet werden, wenn aus diesen Entwicklungsreihen beispielsweise die bi- oder monocarpellaten Formen herausgenommen, in eigene Genera gestellt und mit andern Genera gleicher Carpellzahl als näher verwandt angegeben werden als mit den zugehörigen penta- oder polycarpellaten Formen.

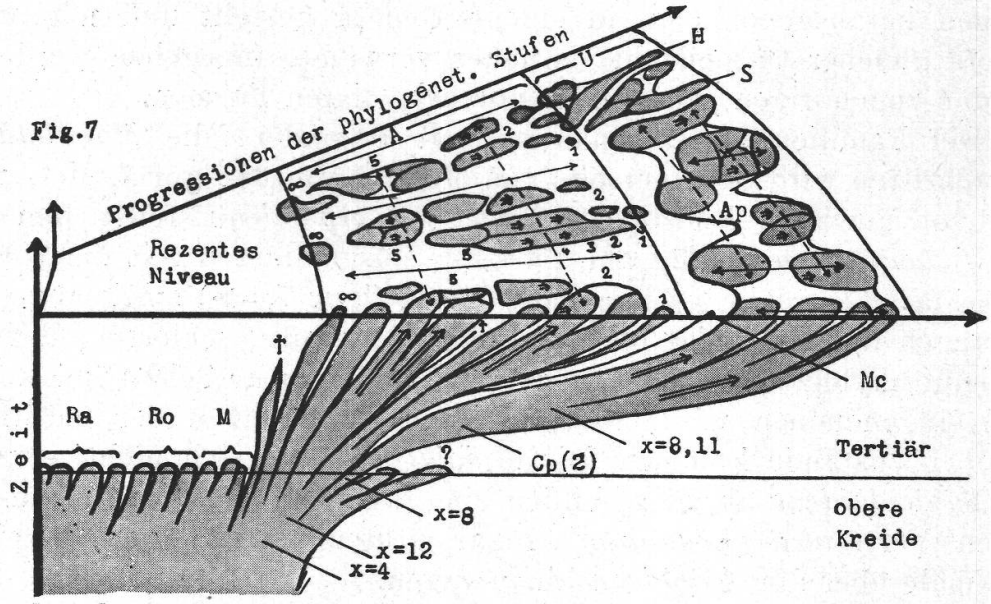
Der Familiengrenze genähert sind besonders die *Mackinlayeae*, überschritten wird sie einerseits von *Myodocarpus* (Figur 7, Mc), anderseits von gewissen *Hydrocotyloideae*. Die *Apioideae* stellen den jüngsten, jedoch zahlenmäßig am stärksten ausgebildeten Ast der *Umbellifloren* dar. Es treten bei ihnen pleiogen (Figur 7, ⇒) stark abgeleitete Bildungen auf, auch ist es prinzipiell nicht ausgeschlossen, daß eine spezielle phylogenetische Stufe von zwei oder mehr Seiten her konvergent eingenommen wird, wodurch Überschneidungen der natürlichen Gruppen zustande kommen. Die *Apioideae* leiten sich nicht etwa von den *Saniculoideae* ab, diese bilden eine Nebenentwicklung, die mit einzelnen Vertretern *(Eryngium)* sogar stufenmäßig bezüglich einiger Merkmale über die *Apioideen* hinausragen.

Das Schema ermöglicht ein klares Auseinanderhalten der drei verschiedenen Arten der Verwandtschaft: Die gestrichelten Pfeile (⟵⟶) geben die Richtung an, in denen Stufenverwandtschaften vorliegen, die ausgezogenen Pfeile (⟷), ebenfalls noch im rezenten Niveau verlaufend, zeigen die typologische Verwandtschaft, die in Richtung der Entwicklungsreihen liegt, während die Doppelpfeile (⇒) in der Ordinatenebene die reelle Verwandtschaft (Aszendenz) angeben.

Die Vorfahren der *Umbelliferen* müssen ungefähr eine Ausbildung der Merkmale aufgewiesen haben, wie sie die Kolonne «*primitive Stufe*» der Tabelle 1 wiedergibt. Sucht man unter den rezenten Familien eine ähnliche Merkmalskombination, so trifft dies am ehesten für *Myrtales*- oder *Rosales*-Typen zu. In diesem Falle würden sich also die *Umbellifloren* von *Pro-Myrtales* resp. *Pro-Rosales* ableiten, die ihrerseits wieder enge Beziehungen zu *Pro-Ranales* aufweisen. *Es muß betont werden, daß als Vorfahren nicht möglichst ähnliche Formen gesucht werden dürfen, sondern eher solche, die bezüglich der sich in Progressionsreihen abwandelnden synthetischen Merkmale primitiver ausgebildet erscheinen.* Da besonders die Blüten der *Umbellifloren* sekundär relativ einfach gebaut und die prinzipiellen Baumöglichkeiten beschränkt sind, muß es weiter nicht erstaunen, wenn dieselben generellen Reduktionstendenzen besonders bei *Celastrales, Rhamnales* und *Terebinthales* zu sehr ähn-

lichen Blüten geführt haben (ausführliche Diskussion dieser als Verwandtschaft interpretierten Erscheinung bei Hakansson, 26).

An die *Umbelliferen* lassen sich, als relativ junge Gruppe, keine andern Familien näher anschließen. Die *Cornaceen,* früher als Seitenentwicklung der *Araliaceen* betrachtet, fallen auch noch trotz der Abtrennung der *Nyssaceae, Alangiaceae* und *Garryaceae* immer noch stark aus dem Rahmen der für die *Araliaceen* und *Umbelliferen* aufgedeckten



Figur 7.
Schematische Darstellung der Verwandtschaft zwischen den *Araliaceen* und *Umbelliferen.* (Vergleiche Text.)

Abszissenebene	= rezentes Niveau	A	= *Araliaceen*
Ordinatenebene	= geologische Zeiten	Mc	= *Myodocarpus*
←- - - - →	= Stufenverwandtschaft	U	= *Umbelliferen*
←——→	= typologische Verwandtschaft	Ap	= *Apioideae*
═══▶	= reelle Verwandtschaft (Aszendenz)	H	= *Hydrocotyloideae*
⇒	= parallele Entwicklungszüge (homologe Variation)	S	= *Saniculoideae*
∞, 5, 4, 3, 2, 1	= Reduktionsreihen der Carpellzahlen	M	= *Myrtales*-Typen
○	= Genus oder Tribus	Ro	= *Rosales*-Typen
x	= Chromosomengrundzahlen	Ra	= *Ranales*-Typen

phylogenetischen Zusammenhänge. Die Blüten und Früchte weisen gewisse konvergente Ähnlichkeiten auf, aber das Fehlen des sekretorischen Systems (exklusive *Mastixia*), der Unterblattdifferenzierungen, das Auftreten von cymösen Infloreszenzen und Samenanlagen mit dorsalen Raphen lassen doch auf tieferliegende Unterschiede schließen. Bei einer künftigen Auflösung der polyphyletischen Sympetalae werden die *Cornaceae* wohl am besten in die Nähe der *Caprifoliaceae* gestellt.

Die *Umbellifloren,* seit längerer Zeit an den Schluß der Dialypetalae gestellt, weisen insbesonders im Bau der Samenanlagen und in der Embryologie stark abgeleitete Ausbildungen auf, wie sie hauptsächlich bei sympetalen Familien vorgefunden werden. Dies braucht aber nicht ein Zeichen der Zusammengehörigkeit zu sein und hat seinen Grund darin, daß, besonders bei reduzierten Typen, die Gestaltungsmöglichkeiten prinzipiell beschränkt sowie die abgeleiteten Merkmale eben *Ausdruck allgemeiner Spitzenentwicklung sind und polyphyletisch erreicht werden. Auch choripetale Dicotyledonen- und Monocotyledonen-Familien können Spitzenentwicklungen darstellen. Die Gamopetalie, als vielfach konvergente und oft schon früh in der Phylogenie innerhalb der Angiospermen auftretende Stufe, wurde bis jetzt bei den Dicotyledonen ganz allgemein überwertet.*

III. Differenzierte Entwicklung.

Zum Schluß sei auf eine *phylogenetische Erscheinung von großer Bedeutung für die Evolution* hingewiesen, die nach Däniker (12) als *differenzierte Entwicklung* bezeichnet wird.

Auf einer bestimmten Stufe der *Umbellifloren*-Phylogenie müssen alle Vertreter noch als *Pro-Araliaceen* taxiert werden. Diese stellen eine *Mannigfaltigkeit* dar, wie sie teilweise heute noch mit einigen Überresten in Erscheinung tritt. Es kamen beispielsweise Formen mit mehr- oder einsamigen Carpellen, ober- oder unterständigen Fruchtknoten, poly- oder pentameren Kreisen, poly-, penta- oder bicarpellaten Gynoecien, fleischigen oder mehr trockenen Mesocarpien, stark oder schwach ausgebildeten Endocarpien usw. vor (vgl. darüber II. Teil, II. Kapitel). Während sich nun die Mehrzahl der Entwicklungszüge relativ spärlich in weitere Genera differenzierte, die heute reliktischen und endemischen Charakter besitzen oder teilweise natürlich bereits ausgestorben sind, erwies sich ein bestimmter Stamm (Figur 7, $Cp[\frac{}{2}]$) mit bicarpellaten Schizocarpien als Durchbrenner. Innert geologisch relativ kurzer Zeit entstand explosionsartig, wahrscheinlich weniger aus erdgeschichtlichen Ursachen als aus internen Gründen, die riesige Formenfülle der *Apioideae,* 260 Genera, sozusagen kontinuierlich miteinander verbunden, mit einer zehnfachen Anzahl an Spezies. Die Grundlage, zwei verwachsene Carpelle mit unterständigem Fruchtknoten, wurde dabei bezüglich des Leitbündelsystems, des sekretorischen Systems und der Dehiszenz fixiert, Form und Rippenausbildung in einer Art und Weise abgewandelt, die (innerhalb gewisser Grenzen) das allseitige Mutieren der Gene kennzeichnet.

Im streng systematischen Sinne stellen die Umbelliferen lediglich eine besonders stark entwickelte Tribus der Araliaceen dar. Ähnliche Situationen bestehen (Däniker, 12) *im Verhältnis der Cruciferen*

zu den Capparidaceen, der Pedaliaceen, Martyniaceen usw. zu den Scrophulariaceen. Die Umbelliferen stellen einen Organisationstyp dar, welcher sich dem Bereich der Araliaceen-Typen ohne weiteres einordnet. Die große Vielfalt der *Umbelliferen* besteht nur in sekundären Ausbildungsmerkmalen, insbesondere des vegetativen Systems und der Früchte, die stammesgeschichtliche Stufe bleibt sich aber im großen gesehen gleich.

In viel geringerem Maße haben sich auch bestimmte *Araliaceen* (nämlich die Tribus der *Schefflereae* s. str.) sowie die *Eryngieae* als besonders dynamisch herausgestellt. Schließlich ist es auch nicht unmöglich, daß einige heute reliktische Genera Überreste früher reicherer Entwicklungen darstellen.

Unter der differenzierten Entwicklung versteht man nun in diesem Zusammenhang die Erscheinung (es ist nicht der ganze Umfang des Begriffes), *daß die Phylogenie aus einer natürlichen Gruppe, die viele Organisationstypen umschließt, einen oder auch mehrere Typen bezüglich bestimmter Organsysteme besonders erfaßt, wobei neue Eigenschaften entstehen, diese fixiert und sekundär abwandelt, indes andere Organsysteme oder Pflanzentypen von der Phylogenie sozusagen vernachlässigt bleiben.*

Diese grundlegende Tatsache des stammesgeschichtlichen Entwicklungsgeschehens läßt auch die *büschelige Deszendenz,* die in einem künftigen System eine ausschlaggebende Rolle spielen wird, zwangslos erklären. Das Prinzip der differenzierten Entwicklung steht in einem grundsätzlichen Gegensatz zu den bisherigen Ansichten linearer Entwicklungsfolgen.

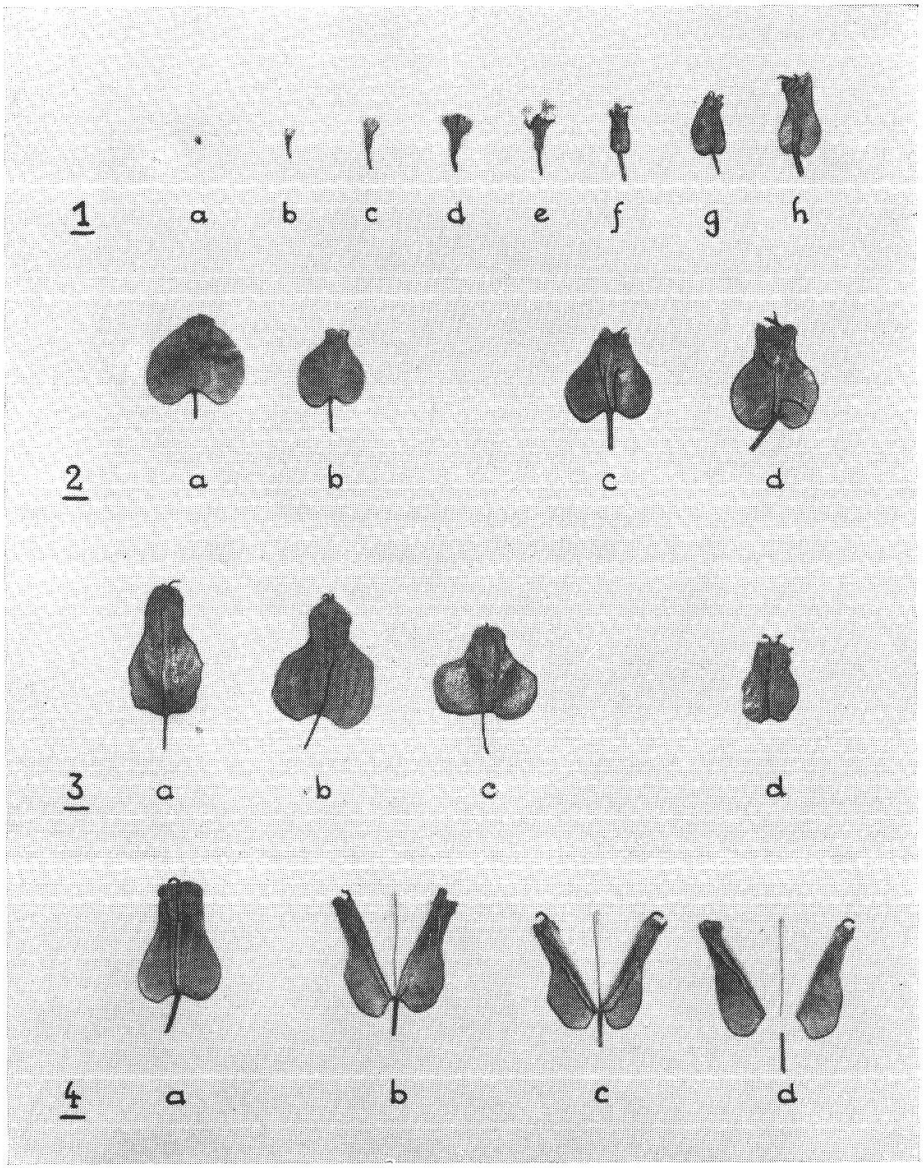
Die allgemeinen Entwicklungstendenzen führen von der Mannigfaltigkeit zu fixen Typen. Die *Araliaceen* besitzen relativ noch gut trennbare, meist speziesarme Genera reliktischen Charakters mit variierender Blütenorganisation, die *Umbelliferen* hingegen viele unscharf getrennte, oligomorphe Genera, fast sämtliche mit demselben Organisationstyp der Blüte und der Frucht, nur durch geringfügige Ausbildungsmerkmale unterschieden. Diese konstanten Verhältnisse, diese Einförmigkeit in der Anordnung und Zahl der Blütenteile bei einem erstaunlichen Artenreichtum, kennzeichnen die *Umbelliferen* als Spezialgruppe einer größeren natürlichen Verwandtschaft, die in der Entwicklung einen selbständigen und dynamisch starken Aufschwung nahm.

Zusammenfassung.

Diese Arbeit verfolgt drei Hauptziele :

Im I. Teil *die genaue Untersuchung der wenig bekannten Araliaceen-Gattung Myodocarpus,* im II. Teil *die Phylogenie des Fruchttyps der Umbelliferen aus den Araliaceen heraus,* und im III. und IV. Teil *die*

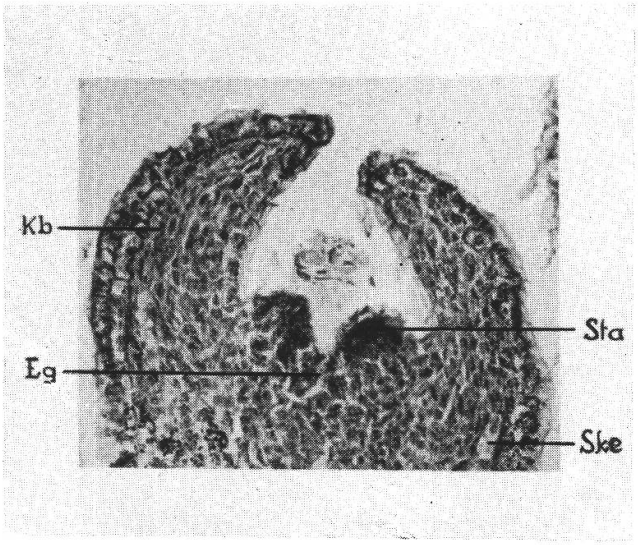
Figur 8. ⅕ nat. Größe.
Habitusbild von *Myodocarpus pinnatus*, mit kugeligen Dolden reifer Früchte.



Figur 9. Natürliche Größe.
Entwicklung und artspezifische Form der Früchte von *Myodocarpus*.
Erklärungen siehe I. Teil, insbesondere V. Kapitel, Seite 29.

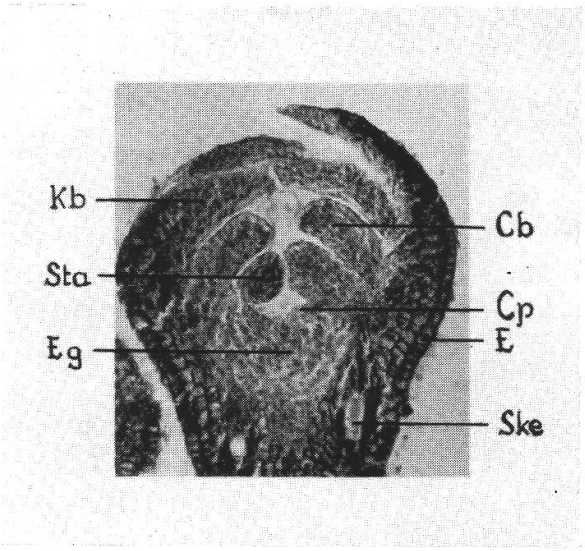
Tafel 2

Abkürzungen Seite 112.



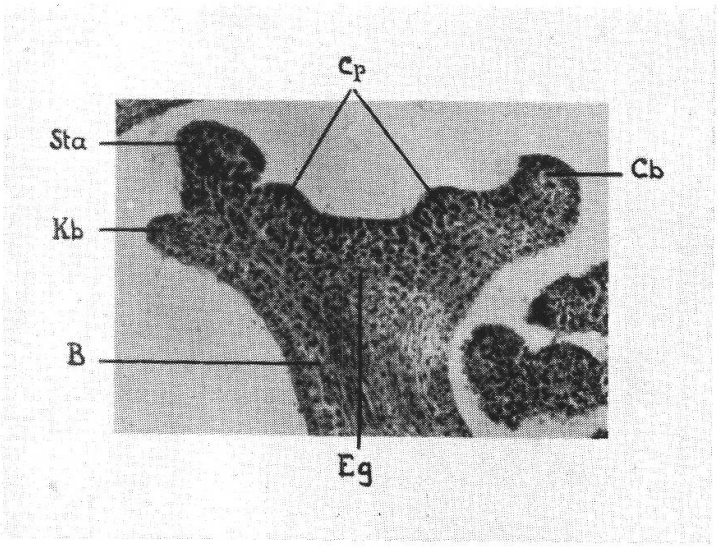
Figur 10. L. ca. 100×.

Junge Blütenanlage von *Myodocarpus crassifolius*, mit Kelchblättern und Staminalprimordien.



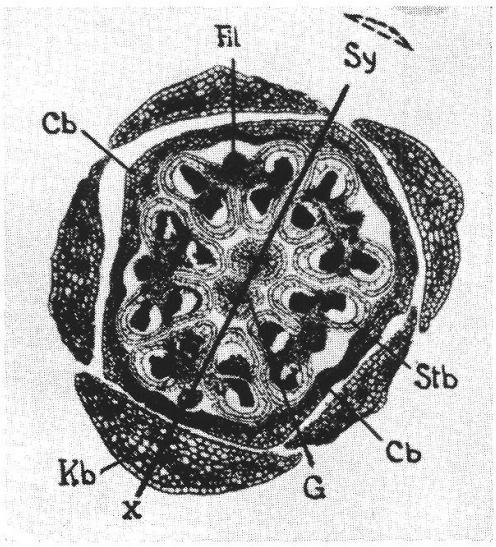
Figur 11. L. ca. 60×.

Vollständige Blütenanlage von *Myodocarpus pinnatus*.



Figur 12. L. ca. 100×.

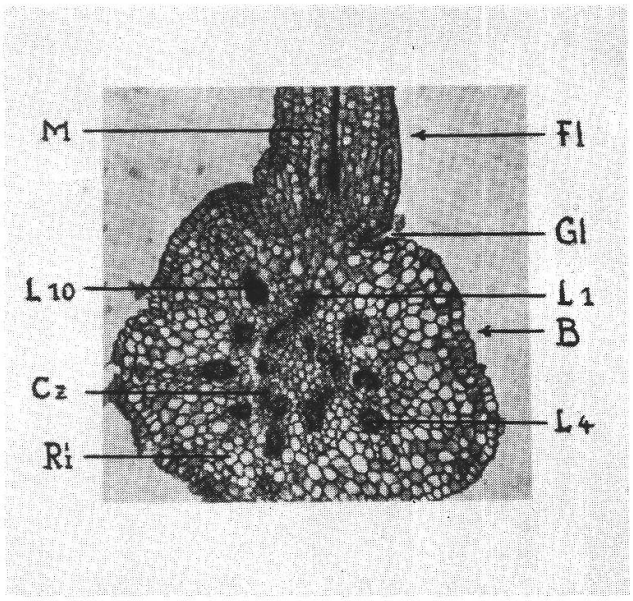
Vollständige Blütenanlage von *Angelica silvestris*.



Figur 13. Q. ca. 20×.

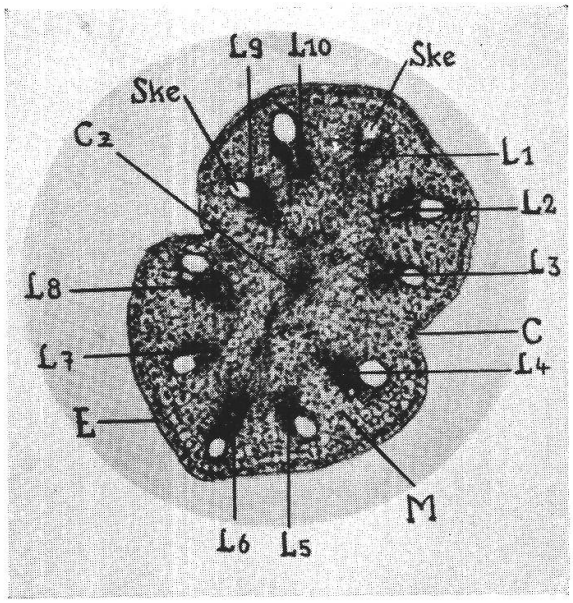
Diagramm der Blütenknospe von *Myodocarpus lanceolatus*.

Tafel 3



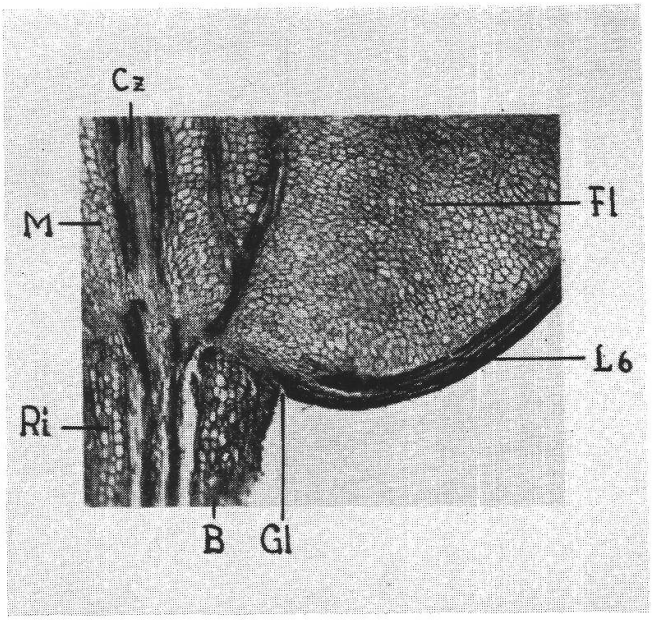
Figur 14. Q. ca. 40×.

Gliederstelle des jungen Fruchtknotens von *Myodocarpus involucratus*, mit innerem und äußerem Bündelkreis.



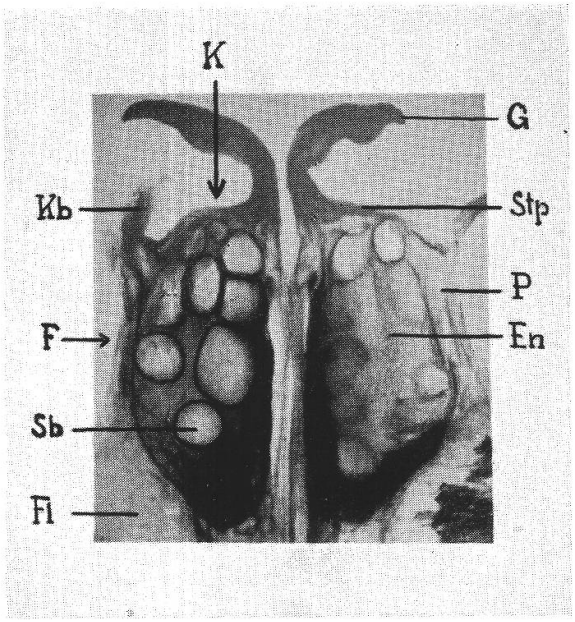
Figur 15. Q. ca. 30×.

Junger Fruchtknoten von *Myodocarpus crassifolius*, 10 Leitbündel mit Harzkanälen.



Figur 16. L. ca. 40×.

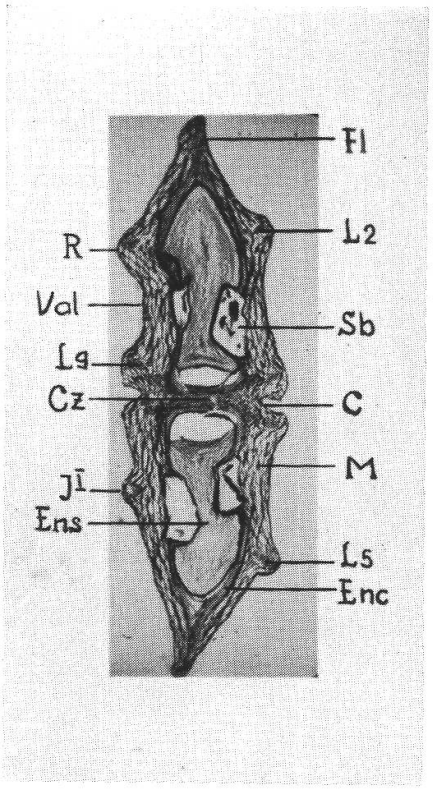
Basis der jungen Frucht von *Myodocarpus involucratus*, Gliederstelle und einseitiger Flügelansatz.



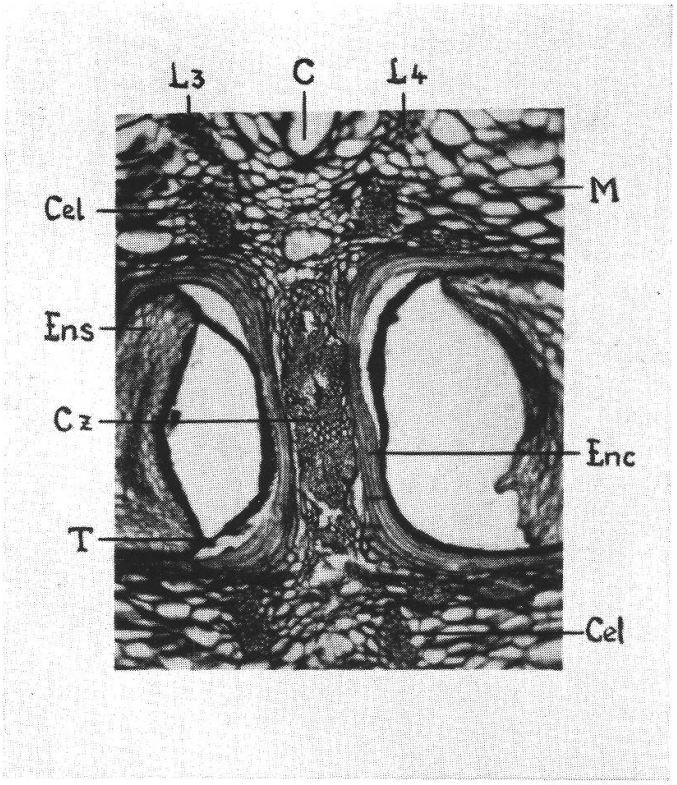
Figur 17. L. ca. 10×.

Fruchtgehäuse mit Sekretbehältern von *Myodocarpus fraxinifolius*.

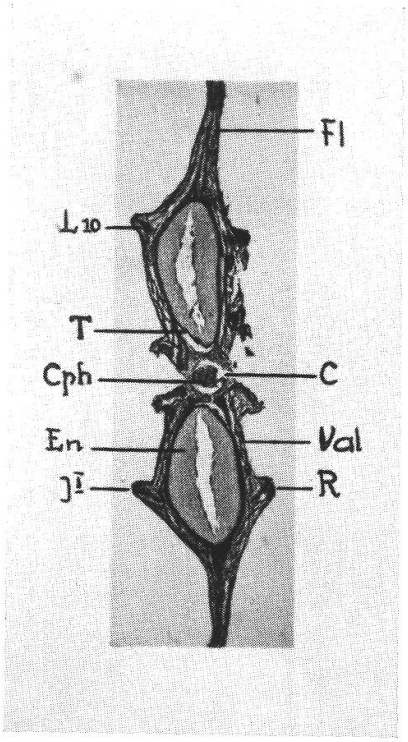
Tafel 4



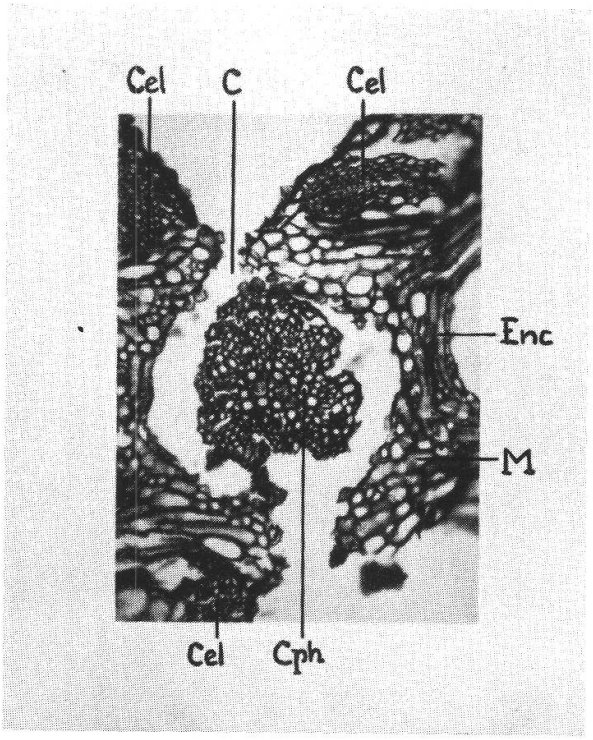
Figur 18. Q. ca. 15×.
Frucht von *Myodocarpus fraxinifolius.*



Figur 19. Q. ca. 60×.
Zentrale Partie der Frucht von *Myodocarpus fraxinifolius*, mit komplexem Carpophorbündel.

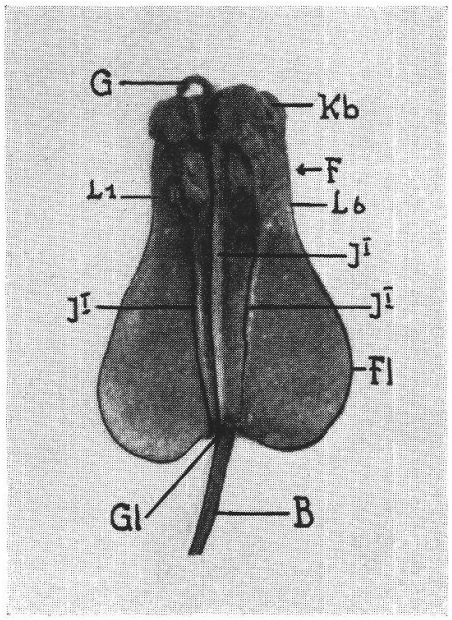


Figur 20. Q. ca. 15×.
In Mericarpien gespaltene Frucht von *Myodocarpus pinnatus.*



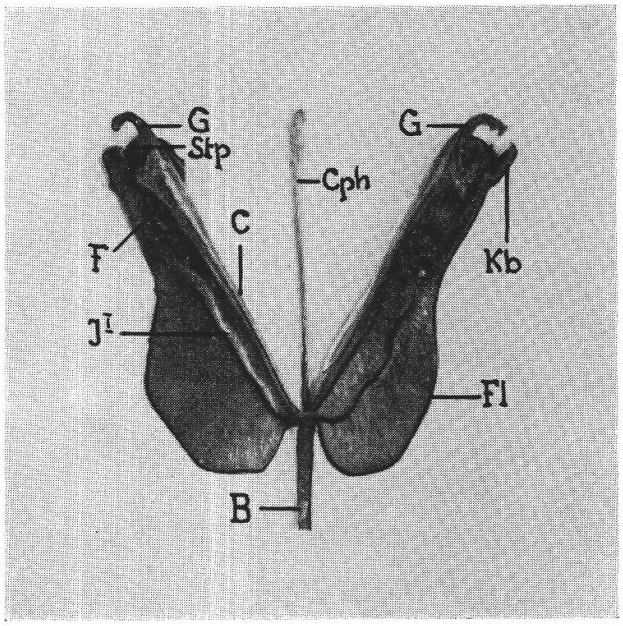
Figur 21. Q. ca. 60×.
Zentrale Partie der gespaltenen Frucht von *Myodocarpus pinnatus*, mit isoliertem Procarpophor.

Tafel 5



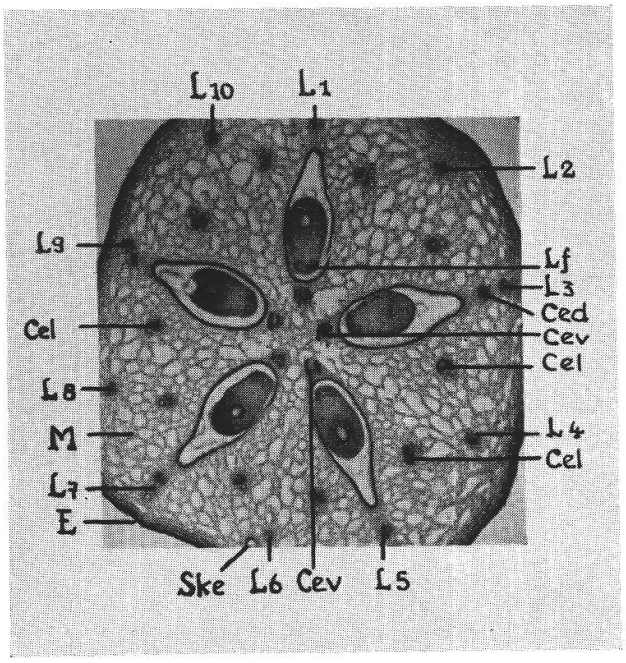
Figur 22. ca. 3½×.

Seitenansicht der reifen Frucht von *Myodocarpus pinnatus.*



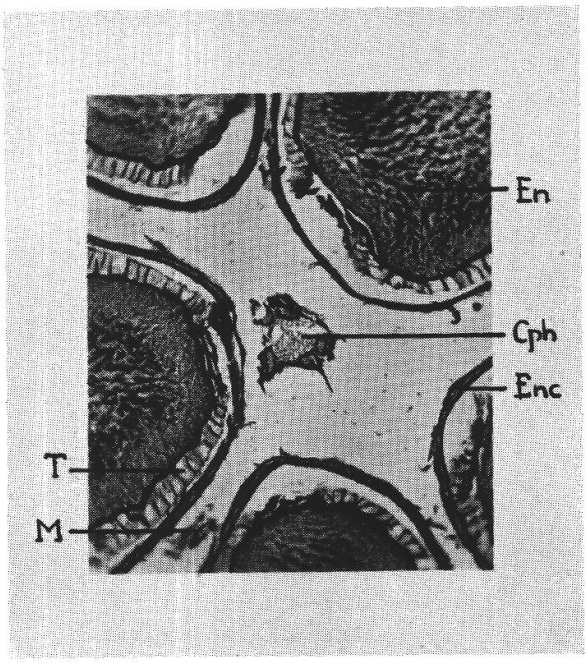
Figur 23. ca. 3½×.

In Mericarpien gespaltene Frucht von *Myodocarpus pinnatus*, mit Procarpophor. Seitenansicht.



Figur 24. Q. ca. 30×.

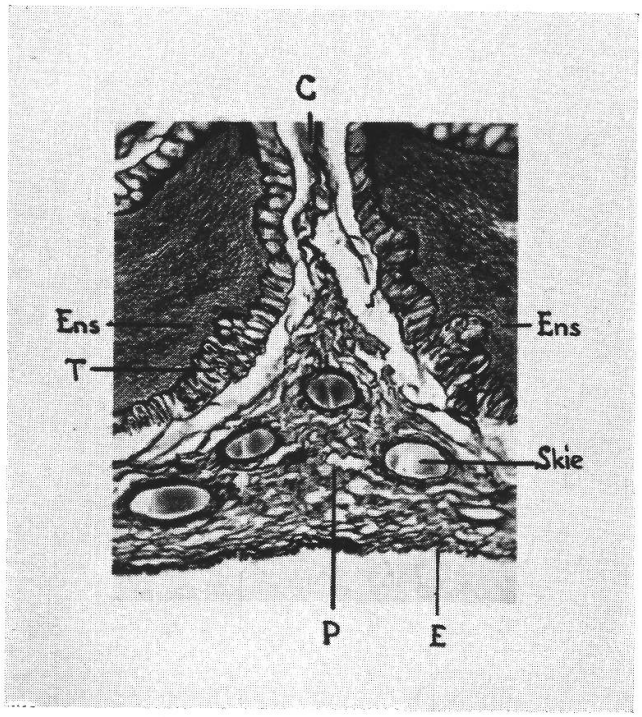
Fruchtknoten von *Fatsia japonica.*



Figur 25. Q. ca. 50×.

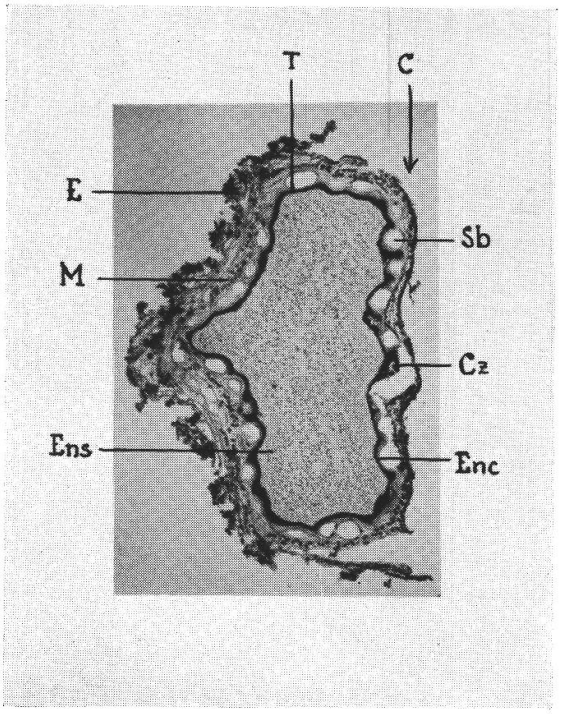
Zentrale Partie der reifen Frucht von *Fatsia japonica*, mit isoliertem Procarpophor.

Tafel 6



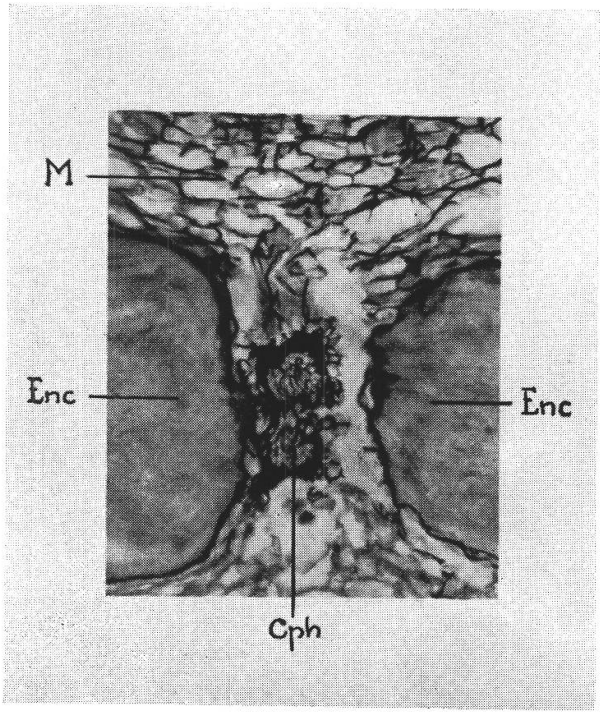
Figur 26. Q. ca. 50×.

Fruchtausschnitt von *Pseudopanax laetevirens*, Sekretkanäle und ruminierende Testa.



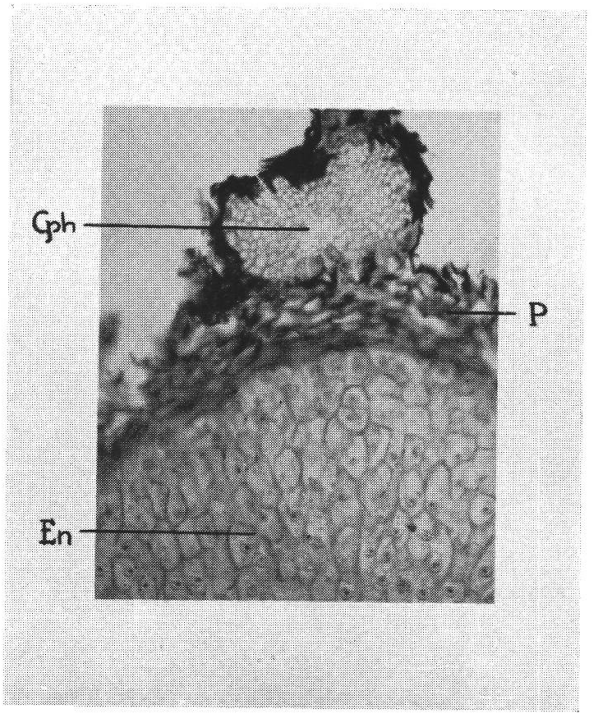
Figur 27. Q. ca. 15×.

Mericarp von *Delarbrea collina*, mit verholztem Exocarp und vielen Sekretbehältern.



Figur 28. Q. ca. 50×.

Zentrale Partie der Frucht von *Tieghemopanax elegans*, mit zweiteiligem Zentralbündel.



Figur 29. Q. ca. 60×.

Zentrale Partie der Frucht von *Delarbrea collina*, mit Procarpophor-Ventralmedianus.

Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Araliaceen und den Umbelliferen.

I. Teil: Die seltene und eine äußerst bedeutsame phylogenetische Stellung einnehmende *Araliaceen*-Gattung *Myodocarpus* kommt nur auf der südwestpazifischen Gebirgsinsel Neu-Caledonien vor. Ihre eingehende Analyse, vor allem der Blüten und Früchte, wird in dieser Arbeit zum erstenmal dargeboten.

Die Arten von *Myodocarpus* sind wenig verzweigte *Bäumchen* mit endständigen Blattschöpfen. Ihre einfachen oder unpaarig gefiederten Blätter stehen alternierend und weisen sehr breite Blattfüße auf. Die Infloreszenzen erscheinen rispig verzweigt und tragen als Partialblütenstände einfache Dolden.

In der *Blütenentwicklung* gliedern sich als erste Anthophylle die 5 Kelchblätter aus. Ihnen folgen die isomer gegliederten Petala und Stamina, schließlich auch die beiden Carpelle, auf der Innenseite der inzwischen entstandenen Scheitelgrube. Das ausgebildete Gynoeceum gliedert sich in einen schlauchförmigen und einen oberen nicht-schlauchförmigen Teil. Letzterer besteht wiederum (in distaler Reihenfolge) aus einer syncarpen, pseudocoenocarpen und apocarpen Region.

Die perigyn inserierenden kleinen, persistierenden *Sepala* laufen berindend am Fruchtknoten herunter. Die eleuteropetalen *Kronblätter* decken sich stark imbricat und verwachsen postgenital zu einer caducen Calyptra. Die Filamente inserieren dorsifix an den introrsen *Antheren*. Im *Fruchtknoten* bildet eine echte Scheidewand zwei Fächer. Jedes Fach enthält eine sterile und eine fertile, anatrop hängende, unitegmische Samenanlage mit ventralem Funiculus an zentralwinkelständiger Plazenta. Das oligomere, bicarpellate Gynoeceum steht in sonst regelmäßig tetrazyklisch-pentameren Blüten, und zwar das eine Carpell episepal, das andere epipetal. Daraus folgt, daß sich die 5 Kelch- und Kronblattbündel, welche durch das Pericarp zu den entsprechenden Anthophyllen hinaufziehen, auf die beiden Fruchtblätter ungleich verteilen. Sie bilden jedoch in jedem Mericarp in symmetrischer Weise die Grundlage von 4 Rippen und einem dorsalen Flügel, so daß die Früchte äußerlich regelmäßig erscheinen. Der Blütenstiel zeigt beim Übergang in den unterständigen Fruchtknoten eine Gliederstelle, ferner auf seinem Querschnitt einen äußeren und einen inneren Bündelkreis. Ersterer verlängert sich in die 10 Kelch- und Kronblattbündel, letzterer bildet das komplexe, aus zwei verschmolzenen carpelleigenen Ventralmediani bestehende Zentralbündel der Fruchtscheidewand, welches später zum Procarpophor wird. Die Kelch- und Kronblattbündel, auf ihrer morphologischen Unterseite je von einem schizogenen Harzkanal begleitet, zweigen in wechselnder Anzahl carpelleigene Lateralia sowie die Dorsalmediani ab.

Ein zweispaltiges Stylopodium sitzt dem Fruchtknoten als oberständiger Abschnitt der Carpelle auf und verjüngt sich in die zwei diver-

gierenden Griffel. Das Pericarp differenziert sich in ein trockenes, parenchymatisches Mesocarp und ein prosenchymatisches, verholztes Endocarp. In den innersten Mesocarpschichten liegen rundliche Sekretbehälter, die öfters ins wohlentwickelte Endosperm vorspringen. Kristallzellen bilden in der Scheidewand ein typisches Trennungsgewebe. *Die Frucht von Myodocarpus* stellt ein eufrangentes Schizocarp dar: Sie zerfällt bei der Reife unter Isolierung eines Procarpophors in die beiden Carpelle. Die Mericarpien enthalten je einen Samen und bleiben geschlossen.

II. Teil: *Die in vielem schon sehr Umbelliferen-ähnlichen Früchte von Myodocarpus gaben Anlaß zur Untersuchung der typologischen Phylogenie des Umbelliferen-Fruchttyps.* Während Orientierung und Bau der Samenanlagen sowie die Zahl der Samen bei *Araliaceen* und *Umbelliferen* sozusagen identisch erscheinen, konnten für andere Organgruppen innerhalb der beiden Familien sehr aufschlußreiche Progressionsreihen entdeckt werden, die durch ihre Kombination der reellen Phylogenie der *Umbelliferen*-Frucht wohl sehr nahe kommen. So läßt sich sukzessive verfolgen das Konstantwerden des tetrazyklisch-pentameren Blütenbauplanes mit einem dimeren Gynoeceum, die Versenkung des Fruchtknotens, die sekundäre Vereinfachung des Pericarps durch Reduktion des saftigen Mesocarps und der knöchernen Pyrenen, die Fixierung des Leitbündelsystems auf die 10 charakteristisch verteilten Stränge, das Verschwinden der carpelleigenen Bündel, das Ausdifferenzieren des Carpophors, mannigfaltiger Rippen- und Flügelbildungen sowie der Sekretbehälter zu Ölstriemen bestimmter Anzahl und Lagerung.

Die Araliaceen deuten typologisch mit ihren Drupae an, wie die bicarpellaten Spaltfrüchte der Umbelliferen einmal entstanden sind, wobei einerseits die Ausbildung von stark verholzten Ventralmediani im Zusammenhang mit der seitlich abgeflachten Form der Carpelle, der schmalen Fugenfläche und der Xerocarpbildung die Entstehung der Schizocarpien förderte, anderseits das Verständnis der Schizocarpien durch Vergleiche mit reduzierten, u. a. scheidewandspaltigen Kapseln wesentlich gefördert wird. Mannigfaltige Einzelheiten über die verschiedenen Stufen der Organentwicklungen gehen aus dem II. Teil hervor.

III. Teil: *Bei der Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Araliaceen und den Umbelliferen muß zuerst die seltsame phylogenetische Stellung von Myodocarpus hervorgehoben werden.* Vegetatives System und Infloreszenzen dieses abgeleiteten und an den Schluß des *Araliaceen*-Systems zu stellenden Genus zeigen noch eine für diese Familie charakteristische Ausbildung. Während sich die Blüten, die in beiden Familien ähnlich gebaut erscheinen, dementsprechend indifferent verhalten, müssen *die Früchte — und das ist das Sonderbare und Bifamiliäre an Myodocarpus — bereits zum Apioideen-Typ gerechnet werden.*

IV. Teil: *Bei einer Darstellung der Beziehungen natürlicher Gruppen zueinander muß zwischen Stufenverwandtschaft, typologischer und reeller Verwandtschaft unterschieden werden.* Wie es die teils komplikativen, teils reduktiven Entwicklungsreihen mit aller Deutlichkeit veranschaulichen, stellen die *Umbelliferen* eine spezialisierte Gruppe der *Araliaceen* dar, deren Phylogenie nach dem Prinzip der *differenzierten Entwicklung* auf Grund von zwei verwachsenen, unterständigen Carpellen vor sich ging. Dies steht in bester Übereinstimmung mit den Chromosomengrundzahlen und der Erklärung des bipolaren, hauptsächlich in den gemäßigten Zonen liegenden Familienareals der *Umbelliferen.* Als Deszendenten der pantropischen *Pro-Araliaceen* konnten sie nach allen Richtungen ausstrahlen, wobei sich besonders die *Hydrocotyloideen* relativ früh in den australen Gebieten isolierten, während die *Apioideen* hauptsächlich in den trockeneren Gebieten der temperierten Zone der nördlichen Hemisphäre zu einer außerordentlich reichen Entfaltung kamen.

Résumé.

Ces recherches poursuivent trois buts principaux :

1° *L'examen exact du Myodocarpus qui est un genre peu connu de la famille des Araliacées,*

2° *la phylogénie du fruit typique des Ombellifères dérivant de celui des Araliacées,*

3° *la détermination précise des relations entre la famille des Araliacées et celle des Ombellifères.*

Le *Myodocarpus* qui se trouve seulement en Nouvelle-Calédonie est d'une importance primordiale pour l'étude de la dérivation phylogénétique successive des fruits des *Ombellifères,* étant donné que ses fruits présentent déjà des procarphores, des nervures primaires saillantes, des ailes latérales, des vallécules et des poches sécrétrices que l'on trouve également chez les *Ombellifères,* où ces caractéristiques sont homologues, mais plus différenciées. L'appareil végétatif, les inflorescences (ombelles disposées en panicules) et les fleurs présentent en revanche les caractéristiques des *Araliacées.*

Les résultats de nombreuses analyses de fruits d'*Araliacées* et d'*Ombellifères* ont permis de découvrir la phylogénie typologique de tous les organes et de toutes les caractéristiques essentielles des fruits des *Ombellifères* par les séries progressives suivantes :

La réduction du nombre d'ovules,

la formation de l'ovaire épigyne,

la réduction successive et la fixation du nombre des anthophylles jusqu'au développement particulier des *Ombellifères,*

la réduction secondaire de la construction du mésocarpe et de l'endocarpe de même que la réduction du tégument,

la différentiation du raphé et de l'albumen ainsi que de la forme des fruits,

la corrélation entre la disposition régulière des faisceaux libéro-ligneux et des nervures, des ailes et du carpophore,

la formation des bandelettes et des schizocarpes provenant des drupes.

La combinaison de ces différentes progressions et régressions correspond à la phylogénie du fruit typique des *Ombellifères*. La famille des *Araliacées* est très voisine de celle des *Ombellifères* et s'y rattache par de nombreux intermédiaires.

Les Ombellifères représentent une tribu différenciée des *Araliacées;* elles descendent des *Pro-Araliacées* tropicales, mais c'est dans les régions tempérées et fraîches qu'elles se sont développées le plus intensivement, en évoluant vers un type particulier de fleur et de fruit selon les principes de l'évolution différentielle.

Summary.

These researches pursue three principle aims, namely those of :

I. *The careful analysis of Myodocarpus, which is a most notable but little known Araliaceous genus,*

II. *the phylogeny of the Umbelliferous fruit-type, which descends from that of the Araliaceae, and*

III. *the determination of the relationship between the Araliaceae and the Umbelliferae.*

Myodocarpus, an *Araliaceae* which only grows in New-Caledonia, is very important for the following phylogenetical derivation of the *Umbelliferous* fruit-type and this because its fruits are already developed just like those of the *Apioideous* subfamily. The fruits of *Myodocarpus* are dry schizocarps, composed of two carpels which already at maturity separate a porcarpophore along their commissure. These schizocarps show primary ribs, dorsal wings and oil-tubes which are to be found homologically but further differenciated among the *Umbelliferae.* The vegetative system, the umbels in compound panicules and the flowers on the contrary resemble those of the *Araliaceae.*

The results of numerous fruit analyses made it possible to discover the typological phylogeny of all essential characteristics and organs of the *Umbelliferous* fruit by means of the following progressive series:

The reduction of the number of ovules,

the formation of the inferior ovary,

the successive reduction and fixation of the anthophylle number up to the caracteristical organisation of the *Umbelliferous* family,

the secondary simplification of the mesocarp and the endocarp as well as that of the teste,

the differentiation of raphe and endosperm such as that of the fruitforme,

the correlation of the regular disposition of the vascular system to the ribs and wings of the mericarps and to the carpophore,

the formation of the oil-tubes and

the derivation of the *Umbelliferous* schizocarps from the drupes of the *Araliaceae.*

The combination of these different progressions and regressions corresponds with the phylogeny of the *Umbelliferous* fruit-type.

The *Umbelliferae* are a specialized tribe of the *Araliaceae.* They have developed from tropical *Pro-Araliaceae* and formed a great multiplicity in the temperated zones, fixing a special organisation of the flower and the fruit according to the principles of the differenciated evolution.

Literaturverzeichnis.

1. Biecheler, B. Sur le genre *Oenosciadium* et la structure de son fruit. Arch. d. Bot. IV, Nr. 7, Paris, 1930.
2. Bornmüller, J. Einige neue *Cruc., Umbelliferen* und *Comp.* aus der Flora Persiens. Verlag des Repertoriums, Berlin, 1934.
3. Borthwick, H. A., Phillips, M., Robbins, W. W. Floral development in *Daucus Carota.* Amer. Journ. of Bot. XVIII, New-York, 1931.
4. Briquet, J. Carpologie du *Crithmum maritimum* L. Compte rendu des séances de la Soc. de phys. et d'histoire naturelle de Genève, XL, 1923.
5. — L'anatomie du fruit et le comportement des bandelettes dans le genre *Heracleum.* Candollea II, Genève, 1924.
6. Calestani, V. Contributo alla sistematica delle *Ombrellifere* d'Europa. Webbia, 1905, Firenze.
7. Cammerloher, H. Studien über die Samenanlagen der *Umbelliferen* und *Araliaceen,* Österr. bot. Zeitschrift LX Nr. 8 und 9, Wien, 1910.
8. Däniker, A. U. Ergebnisse der Reise nach Neu-Caledonien und den Loyalty-Inseln, 4. Katalog der *Pteridophyta* und *Embryophyta siphonogama,* III. Teil. Mitteilungen aus dem Botanischen Museum der Universität Zürich, CXLII, 1933.
9. — Prinzipien, Methoden und stammesgeschichtliche Betrachtungen. Syst. Bot. III. Teil. Vorlesungen an der Universität Zürich, 1943/44.
10. — Neu-Caledonien, Land und Vegetation. Mitteilungen aus dem Botanischen Museum der Universität Zürich, CXXXI, 1929.
11. — Neu-Caledonien, Vegetationsbilder XXV. Reihe, Heft 3, Jena, 1939.
12. — Die differenzierte Entwicklung. Archiv der Jul.-Klaus-Stiftung, XXa, Zürich, 1945.
13. Danser, B. H. Typologische und phylogenetische Systematik. Physis I, Stuttgart, 1942.

14. Domin, K. Morph. und phylogenetische Studien über die Familie der *Umbelliferen* I und II. Bull. int. Acad. d. sciences de l'empereur François Joseph I. XIII und XIV, Prag, 1909.
15. Drude, O. *Umbelliferae* in «Engler-Prantl : Die natürlichen Pflanzenfamilien» III/8, Leipzig, 1897, und Nachträge (z. T. H. Wolff).
16. Ducamp, L. Recherches sur l'embryogénie des *Araliacées*. Ann. d. sc. nat. Bot. 8, Sér. XV, Paris, 1902.
17. Eames, A. J. The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. Amer. Journ. of Bot. XVIII, New-York, 1931.
18. Eckardt, T. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. Nova Acta Leop. N. F. V., Halle, 1937.
19. Engler, A.-Diels, L. Syllabus der Pflanzenfamilien. 1936.
20. Faure, G. Contributo all'embriogenesi delle *Araliacee*. Annali d. Botanica IX, Rom, 1911.
21. Fournier, M. Sur la carpologie des *Oenanthe* nord-africains. Bull. d. l. Soc. d'Histoire Nat. de l'Afrique du Nord. XXIII, Nr. 7, Alger, 1932.
22. Goebel, K. Blütenbildung und Sproßgestaltung. Jena, 1931.
23. — Organographie der Pflanzen, 3. Teil. Jena, 1932.
24. Güssow, F. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der *Araliaceen*. Breslau, 1900.
25. Gusuleac, M. Zur Präzisierung der Früchte und der Prinzipien eines natürlichen Fruchtsystems. Bul. Fac. d. Stiinte d. Cernauti, XII, 1938.
26. Hakansson, A. Studien über die Entw. d. *Umbelliferen*. Lunds Univ. Arsskrift N. F. XVIII, Nr. 7, 1922.
27. — Beiträge zur Polyploidie der *Umbelliferen*. Hereditas XVII, Lund, 1933.
28. Hallier, H. L'origine et le système phylétique des Angiospermes. Arch. Neerl. d. Sc. Ex. et Nat. Sér. III, tome 1. Haarlem, 1912.
29. Harms, H. *Araliaceae* in « Engler-Prantl : Die natürlichen Pflanzenfamilien » III/8, Leipzig, 1894 und Nachträge (z. T. K. Krause).
30. — *Araliaceae* Andinae. Notizblatt d. Bot. Gart. u. Mus. zu Berlin-Dahlem. XV, Nr. 5, 1942.
31. Hirmer, M. Die Forschungsergebnisse der Palaeobotanik auf dem Gebiete der kanophytischen Floren. Bot. Jahrb. LXXII, Stuttgart, 1942.
32. Jackson, G. A study of the carpophore of the *Umbelliferae*. Amer. Journ. of Bot. XX, New-York, 1933.
33. Irmscher, E. Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. Mitt. a. d. Inst. f. allg. Bot., Hamburg, V, 1921.
34. Jurica, H. S. A morphological study of the *Umbelliferaie*. The Bot. Gazette LXXIV, Chicago, 1922.
35. Kohz, K. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb des *Rosales*-Astes der Dicotyledonen. Bot. Arch. III, Leipzig, 1923.
36. Korovin, E. Le genre *Scaligera* DC et sa philogénie. Acta Univ. Asiae mediae Sér. VIII. Bot. Taschkent, 1928.
37. Kranz, G. Zur Kenntnis der wechselnden Blattform des Efeus und ihrer Ursachen. Flora N. F. XXV, Jena, 1931.
38. Lam, H. J. Phylogenetic symbols, past and present. Acta Biotheoretica Ser. A, II, Leiden, 1936.
39. Lambeth, E. Ontogeny of medullary bundles in *Apium graveolens*. The Bot. Gazette CII, Chicago, 1940.

40. Leinfellner, W. Über den unterständigen Fruchtknoten und einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsenblättrigen Gynoeceums an sich. Bot. Archiv XLII, Leipzig, 1941.
41. Liehr, E. Entwicklungsgesch. und exp. Untersuchungen über die rud. Fruchtkn. einiger *Umbelliferen*. Mitt. a. d. Inst. f. allg. Bot. in Hamburg, 1927.
42. Melderis, A. Chromosome numbers in *Umbelliferae*. Bespr. Bot. Jahrb. LXVI, Leipzig, 1934.
43. Oehm, G. Studien über Riesen- und Zwergwuchs einheimischer Pflanzen. B. B. C. XL, Dresden, 1924.
44. Pascher, A.-Pohl, E. Frucht und Same. « Handwörterbuch der Naturwissenschaften », Jena, 1934.
45. Penzig, O. Pflanzen-Teratologie. Berlin, 1921.
46. Roederer, H. Die Phylogenie des *Rosales*-Astes. Bot. Arch. XXIX, Leipzig. 1930.
47. Rompel, J. Drei Carpelle bei einer *Umbellifere (Cryptotaenia canadensis)* Österr. Bot. Zeitschr. XLV, Wien, 1895.
48. Schaeppi, H. Vergleichende Morphologie der Blütenpflanzen. Vorlesungen a. d. Universität Zürich, 1942/44.
49. Schlittler, J. Die Blütenabgliederung und die Perikladien b. d. Vertretern des *Anthericum*-Typus usw. Ber. d. zürch. bot. Ges., 1943.
50. Smirnow, E. Regulationen der Doldengestalt bei *Coriandrum sativum* L. Bot. Archiv XXXVII, Leipzig, 1935.
51. Styger, J. Beiträge zur Anatomie der *Umbelliferen*-Früchte. Schweiz. Apotheker-Zeitung LVII, Bern, 1919.
52. Schultz-Gaebel. Entwicklungsgesch.-zytolog. Unters. d. *Umbelliferen*. B. Biol. d. Pfl., Breslau, 1930.
53. Tamamschjan, S. Zur Frage betreffs Herkunft der Kelchblätter der Gruppe der *Eryngieae*. Bot. Arch. XXIX, Leipzig, 1930.
54. Thellung, A. *Umbelliferae* in « Hegi : Ill. Flora v. Mitteleuropa ». V/2, München, 1925.
55. Tobler, F. Die Gattung *Hedera*. Jena, 1912.
56. Troll, W. Vergl. Morph. d. höheren Pfl. I. Veg. Org. 2. Teil, Berlin, 1939.
57. Vester, H. Die Areale und Arealtypen der Angiospermenfamilien. Bot. Arch. XLI, Leipzig, 1940.
58. Viguier, R. Recherches anatomiques sur la classification des *Araliacées*. Ann. des Sciences nat. Bot. 9, Sér. T. IV, Paris, 1906.
59. — Contribution à l'étude de la flore de la Nouvelle-Calédonie. *Araliaceae*. Journ. d. Bot., 2me Sér. III, Paris, 1913. (Fotokopie aus der Privatbibliothek von Herrn Prof. Dr. A. U. Däniker.)
60. Wanscher, J. H. Studies of the chromosome numbers of the *Umbelliferae*. Bot. Tidsskr. XLII, Kopenhagen, 1933.
61. Wettstein, R. Handbuch der systematischen Botanik. Wien, 1935.
62. Winkler, H. Septicide Kapsel und Spaltfrucht. Beitr. Biol. Pfl., Breslau, 1936.
63. Wolff, H. *Umbelliferae* p. p. in « Das Pflanzenreich » IV, Leipzig, 1910/13 und 1927.
64. Zimmermann, W. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena, 1930.

Abkürzungen.

B = Blüten-, resp. Fruchtstiel
C = Commissura, Fugenfläche
Cb = Petalum, Kronblatt
Ce = Carpelleigene Leitbündel
Ced = Dorsalmedianus der Ce
Cel = Lateralia der Ce
Cev = Ventralmedianus der Ce
Cp = Carpell, Fruchtblatt
Cph = Carpophor, Fruchtträger
Cz = Zentralbündel
E = Epidermis (Exocarp)
Eg = Embryonales Gewebe
Em = Emergenz
En = Endosperm
Enc = Endocarp, Putamen
Encl = Endocarplamelle
Ens = Endospermium sinuosum
F = Fruchtgehäuse
Fil = Filament
Fl = Flügel
G = Griffel
Gl = Gliederstelle
J^{I} = Jugum primarium, Hauptjoch
J^{II} = Jugum secundarium, Nebenjoch
J^{d} = Jugum dorsale, Rückenjoch
J^{l} = Jugum laterale, Seitenjoch
J^{m} = Jugum marginale, Randjoch
K = Keimling
Kb = Kelchblatt, Sepalum
Kr = Kristallhaltige Zelle
L = Längsschnitt
L_1, L_3 usw. = Kronblattbündel (Fibr. sut.)
L_2, L_4 usw. = Kelchblattbündel (Fibr. car.)
M = Mesocarp
Mc = *Myodocarpus*
P = Pericarp
Ptk = Putamenkante
Q = Querschnitt
R = Rippe
Rh = Raphe
Ri = Rinde
S = Sekretführende Zelle
Sb = Sekretbehälter
Sh = Samenhöhle
Ske = extravasaler Sekretkanal
Skia = intravasaler Harzkanal
Skie = intervasaler Harzkanal
St = Stamen, Staubblatt
Sta = Staminalprimordium
Stb = Staubbeutel, Anthere
Stp = Stylopodium
Sy = Symmetrieebene
T = Testa
V = Vitta balsamifera, Ölstrieme
Val = Vallecula, Tälchen
Vc = Vitta balsamifera commissuralis
Vv = Vitta balsamifera vallecularis
x = Abstammungsachse
(12) = Eingeklammerte Zahl = Nr. der zitierten Literatur, vergleiche Literaturverzeichnis