

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 79 (1969)

Artikel: Gesichtspunkte zur systematischen Stellung der Eupteleaceen (Magnoliales)
Autor: Endress, Peter
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-55539>

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: 12.01.2026

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

Gesichtspunkte zur systematischen Stellung der Eupteleaceen (Magnoliales)

Untersuchungen über Bau und Entwicklung der generativen Region bei *Euptelea polyandra* (Sieb. et Zucc.)

Von Peter Endress

(Botanisches Museum der Universität Zürich)

Gedruckt mit Unterstützung der Georges-und-Antoine-Claraz-Schenkung

Manuskript eingegangen am 26. September 1968

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	229
II. Blüentriebe, Bau und Entwicklung der Blüten	231
III. Embryologie	241
IV. Weitere Merkmale aus andern Bereichen	246
V. Systematik	247
Zusammenfassung	261
Summary	262
Literatur	263

I. Einleitung

1. Problemstellung

Die Eupteleaceae van Tieghem (1900), bestehend aus der einzigen Gattung *Euptelea* Siebold et Zuccarini (1841) mit nur zwei einander recht ähnlichen Arten (*E. polyandra* Sieb. et Zucc. und *E. pleiosperma* Hook. et Thoms.), werden seit Hooker und Thomson (1864) üblicherweise den Magnoliales zugeordnet. Diese Auffassung wird unter anderem durch die gedrängte morphologische Darstellung der Familie von Nast und Bailey (1946) gestützt. Smith (1945 b, 1946) hat die Erforschungsgeschichte und die taxonomische Gliederung gründlich untersucht.

Besonderes Interesse gewinnt die Gattung *Euptelea* in Zusammenhang mit der Frage eines möglichen systematischen Anschlusses der «*Hamamelidales*» an die *Magnoliales* (Hallier, z.B. 1903; Wettstein, 1935: Beziehung in umgekehrter Richtung; Tippon, 1938; Moseley, 1948; Hu, 1950; Pulle, 1952; Novák, 1954, 1961; Takhtajan, 1959, 1967; Soó, 1961, 1967; Chang, 1964; Ehrendorfer et al., 1968). Sie wird dabei nämlich oft als mögliches «Bindeglied» in Betracht gezogen, zusammen mit drei weiteren, ebenso isolierten, monotypischen Gattungen: *Cercidi-*

phyllum, *Tetracentron* und *Trochodendron*, welche in den verschiedenen Systemen in einer bis zu vier eigenen Familien untergebracht sind. *Euptelea* und auch andere dieser Gattungen gehören nach der Ansicht mancher Autoren teilweise sogar selbst eher zu den «Hamamelidales» als zu den Magnoliales (z.B. Hallier, 1903, 1912; McLaughlin, 1933; Wettstein, 1935; Takhtajan, 1959, 1967; Chang, 1964). *Eucommia*, eine weitere monotypische Gattung rätselhafter systematischer Stellung (Eckardt, 1964), zeigt in ihrer äusseren Erscheinung einige verblüffende Ähnlichkeiten mit *Euptelea*, so dass beide zusammen etwa von Harms (1897) und Hallier (1903) in eine gemeinsame Unterfamilie Eupteleoideae der Trochodendraceen beziehungsweise Hamamelidaceen gestellt worden waren.

Eine andere verbreitete Meinung geht dahin, dass die «Hamamelidales» den *Rosales* näherstünden als den Magnoliales oder bei ihnen sogar als Untergruppe einzuordnen seien. *Euptelea* und die drei andern erwähnten Gattungen wären dann innerhalb der Magnoliales als isolierte «Endglieder» zu betrachten oder aber als Übergangsgruppe von den Magnoliales zu den *Rosales* (z.B. Reinsch, 1890; Engler, 1892; Bessey, 1915; Harms, 1930; Tong, 1930; Gundersen, 1950; Lawrence, 1951; Cronquist, 1957; Hutchinson, 1959, 1967; Emberger, 1960; Huber, 1963; Buchheim, 1964; Eckardt, 1964; Jay, 1968).

In neuerer Zeit heben einige Autoren – gleich welcher Ansicht sie im übrigen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattung *Euptelea* sind – ihre isolierte Stellung noch besonders hervor, indem sie für die Gattung eine selbständige Ordnung «Eupteleales» schaffen (Hu, 1950; Němejč, 1956; Novák, 1961; Takhtajan, 1967).

Es zeigt sich also, dass über die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Taxa noch keine Einigkeit herrscht. In der vorliegenden Arbeit soll nun zum erstenmal ausführlicher auf einige Fragen des Blütenbaus und der Embryologie von *Euptelea* eingegangen werden. Dies erscheint in doppelter Weise sinnvoll. Erstens sind in den gut zwanzig Jahren seit der erwähnten Arbeit von Nast und Bailey etwa über den Blütenbau der Ranales s.l. allgemein grundsätzlich neue Erkenntnisse gewonnen, alte Zweifel behoben oder neue Probleme aufgeworfen worden, zum Beispiel über die Blütenhülle (Hiepko, 1965) oder das Gynoecium (z.B. Eckardt, 1957; Leinfellner, 1965 ff.; Rohweder, 1967; hier weitere Literaturangaben). Zweitens sind im besonderen an manchen der hier (vor allem wegen des Blütenbaus) zur Diskussion stehenden Verwandtschaftskreise zahlreiche neue Untersuchungen angestellt worden (Arbeiten über Blütenbau und Embryologie: Cercidiphyllaceae: Swamy und Bailey, 1949; Schisandraceae: Ozenda, 1949, Hayashi, 1960, 1963 b, Jalan, 1962, Yoshida, 1962, Kapil und Jalan, 1964, Swamy, 1964, Leinfellner, 1966 d; Illiciaceae: Hayashi, 1960, 1963 a, Leinfellner, 1966 c; Winteraceae: Swamy, 1952, Tucker, 1959, Tucker und Gifford, 1964, 1966 a, b, Bhandari, 1964, Bhandari und Venkataraman, 1968, Sampson, 1964, Leinfellner, 1965, 1966 a, b, Hiepko, 1966; Degeneriaceae: Swamy, 1949; Trochodendraceae: Pervukhina, 1962, 1963, Pervukhina und Yoffe, 1962, Yoffe, 1962, 1965; Eucommiaceae: Eckardt, 1956, 1963, Tang, 1962; Hamamelidaceae: Flint, 1957 a, b, 1959, Endress, 1967). Auf dieser Basis neuer Vergleichsmöglichkeiten hoffe ich, einen Beitrag leisten zu können zur Frage nach der systematischen Stellung eines umstrittenen Vertreters der Magnoliales und gleichzeitig zur Frage eines möglichen «Anschlusses» der «Hamamelidales» bei den Magnoliales.

2. Material und Methode

Untersuchungsmaterial aller Stadien der Blüten- und Fruchtentwicklung von *E. polyandra* stand mir in reicher Menge von einem zirka 50jährigen Baum (Anliker, 1949) im Arboretum der Eidgenössischen Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau in Wädenswil zur Verfügung. Herrn Dr. J. Anliker, der mir das Material vermittelte, und der Direktion dieses Instituts danke ich hiermit bestens. Vom 1. 4. 67 bis 21. 4. 68 wurden dem Baum in Abständen von zwei, selten drei Wochen, während der Blütezeit zum Teil auch von einer Woche, Proben entnommen und gleichzeitig phänologische Beobachtungen gemacht. Zum Vergleich konnte auch ein junges Exemplar aus dem Botanischen Garten Zürich herangezogen werden, das 1967 zum erstenmal blühte. Wo im folgenden nichts anderes erwähnt ist, gilt die Beschreibung immer für *E. polyandra*.

Fixiert wurde in FAA oder Nawaschin II. Blütenstände, Blüten oder einzelne Karpelle (je nach Alter) wurden auf die übliche Weise mit Alkohol entwässert, über Xylol in Paraffin übergeführt, 6–25 μ dick geschnitten und mit Safranin und Gentianaviolett gefärbt. Zudem wurden Karpelle für Übersichtspräparate in Milchsäure aufgehellt. Serienschritte wurden auch von Vertretern einiger anderer hier aktueller Gattungen hergestellt: *Cercidiphyllum*, *Schisandra*, *Drimys*, *Illicium*, *Trochodendron*, *Eucommia*, mehrere Hamamelidaceengattungen (vgl. Endress, 1967). Den verschiedenen Institutionen, die mir das frische Blütenmaterial zur Verfügung stellten, danke ich ebenfalls bestens. Während eines Aufenthaltes in London hatte ich Gelegenheit, sämtliches Herbariummaterial der Gattung *Euptelea* in den Herbarien von Kew und des British Museum durchzusehen.

II. Blütentriebe, Bau und Entwicklung der Blüten

1. Blütengestalt während der Anthese, Hinweise auf Probleme des Blütenbaus

Abbildungen von Blüten und Blütenteilen finden sich bei Siebold und Zuccarini (1841), Hooker und Thomson (1864), Solereder (1899 b), Hemsley (1905), Nast und Bailey (1946), Anliker (1949), Gundersen (1950), Lawrence (1951), Eckardt (1964). Smith (1946) liefert eine genaue phytographische Darstellung. Darum soll hier nur kurz das Wichtigste dazu gesagt werden neben einigen Ergänzungen.

Die etwa 1 ½ cm lange Blüte ist ausgesprochen bilateralsymmetrisch. Der meist brakteenlose, etwa 1 cm lange Blütenstiel verbreitert sich an seinem oberen Ende etwas und bildet hier eine unvermittelt abgestutzte Scheibe, auf der die Blütenorgane inseriert sind. Diese Scheibe ist wegen der Bilateralsymmetrie im Grundriss nicht rund, sondern etwas längselliptisch, und zwar in der Transversalrichtung gestreckt. Zudem ist sie nicht ganz flach, sondern leicht sattelförmig: im Transversalschnitt in der Mitte am höchsten, im Medianschnitt in der Mitte leicht eingetieft. Ein Perianth fehlt völlig: Zuäusserst sitzen die Staubblätter. Die Aussenseite der Filamente geht nun aber nicht glatt in den Blütenstiel über, sondern es liegt ein kleiner Wulst dazwischen («un petit bourrelet circulaire, irrégulier autour des étamines», Baillon, 1868), der durch einen Einschnitt von der Staubblattbasis abgesetzt ist. Die apikale Verbreiterung des Blütenstiels mit diesem geringfügigen Wulst soll im folgenden als «Torus» bezeichnet werden (vgl. Smith, 1946). Die Sporophylle sitzen in Vielzahl auf dem Torus, aussen die Stamina, deren karmin- bis orangerote oder gelbe, basifixe, mit seitlichen Längsspalten aufspringende Antheren etwa ebenso lang sind wie die grünen Filamente und zusätzlich von einem langen, spitz zulaufenden «Konnektivhöcker» gekrönt werden (Fig. 4, 5), innen die viel kleineren, gestielten, unverwachsenen, grünen Karpelle mit weiss-papillösen Narbenflächen (Fig. 3, 7).

Für *E. polyandra* gibt Smith (1946) 8 bis 18 Stamina und 8 bis 18 Karpelle an je Blüte. Meine eigenen Ergebnisse von den zwei untersuchten Pflanzen weichen etwas ab: Die Karpellzahl überschritt häufig 18, einmal zählte ich 31. Fast durchwegs waren mehr Karpelle als Stamina vorhanden (z. B. 26:16). Beim zweiten Exemplar mit kleineren, wenigerzähligen Blüten waren gleiche Zahlen etwas häufiger. Der Durchschnitt von 107 Blüten des einen Exemplars betrug: 12,3 Stamina:17,3 Karpellen. Dabei fiel auf, dass regelmässig zuoberst am Blütentrieb die kleinsten Blüten sassen.

Vier Fragen des Blütenbaus scheinen mir nun noch besonders wert der Untersuchung und Diskussion. Die erste betrifft die Anordnung der Blütenphyllome und ihre Stellung zueinander. In der Literatur findet man stets die Angabe, dass Stamina und Karpelle je einen Kreis bilden. Nach Baillon (1868) sind die Karpelle «serie subsimplici verticillata» (vgl. auch Hutchinson, 1964). An der erwachsenen Blüte stehen alle Stamina nebeneinander am Rande der sattelartig gewölbten Oberfläche des Torus, also anscheinend in einem «Kreis», wenn man von der Bilateralsymmetrie und der Wölbung absieht. Im Gynoecium dagegen scheinen die Karpelle, besonders bei grossen Blüten, unregelmässig im Mittelfeld des Torus verteilt. Eine gedachte Verbindungslinie zwischen den einander benachbarten Karpellen verläuft im Zickzack. Diese unregelmässige Stellung ist auch schon bei der Anlegung der Karpelle zu beobachten (Fig. 2, 13, Abb. 2). Ebenso sind gegenüber den Stamina kaum Regelmässigkeiten zu finden. Zumindest bei den Karpellen kann man also nicht ohne weiteres von Kreisständigkeit sprechen. Ob ihrer Stellung eine bestimmte Spirale zugrunde liegt (vgl. Hiepko, 1966, für *Drimys winteri* J.R. et G. Forst.), dürfte schwierig festzustellen sein, wegen der Bilateralsymmetrie und der praktisch meist simultanen Anlage der gleichartigen Phyllome. Eine zweite Frage ist die nach der Geschlechtsverteilung in den Blüten. Die früher übliche Angabe der Polygamie wurde von Nast und Bailey (1946) und Smith (1946) nicht übernommen, sondern die Blüten wurden als zwittrig bezeichnet (vgl. auch Buchheim, 1964, und Eckardt, 1964). Baillon (1868) und Solereder (1899 b) hegten allerdings schon Zweifel über die Richtigkeit der Angabe von Siebold und Zuccarini (1841). Hutchinson (1964) hingegen vertritt wieder die alte Auffassung. Eine Entscheidung ist grundsätzlich offenbar etwas heikel, gerade im Hinblick auf die bisher immer als zwittrig angesehene Gattung *Trochodendron*, für welche neuerdings Keng (1959) aus Feldbeobachtungen mögliche Androdiözie annimmt, wobei zwischen den beiden Blütentypen äusserlich zunächst kaum ein Unterschied feststellbar sei. Bei *Euptelea* besteht für die beiden Auffassungen freilich primär ein anderer Grund. Antwort auf die Frage können vor allem phänologische und embryologische Beobachtungen geben. Drittens steht der morphologische Bau des Toruswulstes zur Diskussion, wozu mit der Entwicklungsgeschichte wenigstens ein neuer Aspekt, wenn auch keine endgültige Lösung geliefert werden kann. Seine nichtfoliare Natur wird in der Literatur allerdings kaum bezweifelt (vgl. schon Baillon, 1868). Eher hat man sich die Frage gestellt, ob die Perianthlosigkeit primär oder sekundär sei (z. B. Eames, 1961; Hiepko, 1965). Viertens soll mit entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ein Beitrag zum Karpellbau gegeben werden. Er ist als bisher nicht näher untersuchtes Beispiel von Interesse im Hinblick auf einige Fragen der aktuellen Diskussion über den grundsätzlichen Bau der Ranaleskarpelle. Vor allem aber sind hier besonders viele Ansatzpunkte für Vergleiche gegeben zur systematischen Beurteilung der Familie.

2. Blütentriebe

Der Blütenstand von *Euptelea* ist sozusagen eine Traube, wobei aber die einzelnen Blüten der Achsel von Niederblättern entspringen und das Achsenende im gleichen Schub vegetativ auswächst. Aussen an einer Knospe (vgl. auch Smith, 1946) sind gut 20 Schuppenblätter ausgebildet. Die ersten sind klein, relativ breit und niedrig, besonders die 2 äussersten, transversal stehenden, die als Vorblätter bezeichnet werden können. Gegen innen werden sie allmählich grösser, rundlicher, basal zuerst relativ, dann auch absolut schmaler. Dann verkleinern sie sich wieder, werden spatelig und lanzettlich. Etwa von der Mitte an stehen in ihrer Achsel Einzelblüten (Fig. 6, 7). An der Blütenstielbasis der beiden untersten Blüten können 1 oder 2 Vorblätter sitzen (Fig. 1). Den innern Blüten fehlen sie. Die Tragblätter der letzten Blüten können winzig sein, bei der obersten fehlt manchmal sogar ein mit der Lupe feststellbares Tragblatt ganz. (Dagegen zeigten nach Smith 1946 die von ihm untersuchten Exemplare zum Teil noch 1 oder 2 blütenlose Brakteen.) Die Spirale (2/5-Stellung, Benzing, 1967) wird nun fortgesetzt durch etwa 6 (manchmal auch weniger) Blätter, die in Stiel und Spreite gegliedert sind. Dabei ist vom ersten bis zum letzten eine stufenweise Gestalts- und Grössenänderung zu beobachten: bedeutende Grössenzunahme im ganzen, relative Verlängerung des Blattstiels, relative Verbreiterung der Spreite, Vermehrung und markantere Ausbildung der Randzähne, Wechsel von maschenförmiger zu randläufiger Nervatur. Etwas, was diese Metamorphose nicht mitzumachen scheint, ist der Endzahn der Blätter: Man kann darum auch sagen, dass die Basis der Spreiten gegen das Ende des Jahresabschnittes ständig mehr gefördert werde (Fig. 9–11). Die Knospenlage der Laubblätter ist \pm flach mit etwas eingekrümmten Rändern (kurvative Vernation). Diese von zirka 30 Phyllomen besetzte Achse, die einem Jahrestrieb entspricht, bleibt charakteristischerweise stark gestaucht (etwa 1 cm). Das Wachstum wird im nächsten Jahr fortgesetzt durch die Achselknospe des obersten oder der beiden obersten Laubblätter. So entstehen Sympodien, die aus lauter Kurztrieben zusammengesetzt sind, knorrige Aststücke wegen der eng gescharten Blattnarben (Fig. 8). Solche Kurztriebe entstehen (neben Langtrieben) aus Seitenknospen von Langtrieben. Das Verzweigungssystem ist akroton gefördert. Die terminalen Blätter an einem Jahresabschnitt eines Langtriebes sind bedeutend grösser als bei einem Kurztrieb, da in diesem Fall eben mehr Blätter hervorgebracht werden. Damit sind einige morphologische Grundlagen für die folgende phänologische Beschreibung gegeben.

3. Phänologische und blütenbiologische Beobachtungen

Im März oder Anfang April öffnen sich bei unsern Exemplaren die rundlichen Knospen. Die Blüten treten hervor, die Anthese beginnt. Erst nach der Blütezeit vergrössert sich der terminale, vegetative Teil der Knospe und wachsen die Laubblätter heran. Im Herbst bräunen sie und fallen ab (1967 im Oktober). Im Laufe des Sommers werden die Blüten für das nächste Jahr angelegt (27. 7. 68: Blütenanlagen mit Staminprimordien). Nach einigen Wochen ist die gestaltliche Differenzierung bei allen Blüten im wesentlichen beendet, im Winter eine Ruhezeit eingeschaltet. Die zeitliche Anlagefolge der vegetativen Phyllome beschreibt Garrison (1949).

1968 wurde das Exemplar im Zürcher Botanischen Garten zur Blütezeit genauer verfolgt. Die Anthese fiel in eine Periode warmen, sonnigen Wetters (Nachmittags-temperaturen um 20°). Der Vorgang der Knospenöffnung und die Anthese spielte sich etwa innerhalb einer Woche ab. Am 29. März öffneten sich die ersten Antheren, am Abend des 1. April waren sozusagen alle schon verstäubt. Die Knospen öffnen sich, indem sich die Blüten zu strecken beginnen, besonders die Filamente der Stamina. Zudem krümmen sich die Blütenstiele positiv geotropisch. Die Knospenschuppen spreizen von der Infloreszenzachse ab und fallen nun leicht ab. Die vegetative Fortsetzung des Triebes ist dagegen eher aufwärtsgebogen (vgl. Fig. 6, 7, auch Eckardt, 1964). Die Blüten sind nun also etwa senkrecht nach unten gerichtet. Die grossen Antheren hängen an ihren verlängerten Filamenten weit zur Knospe hinaus, basal schauen die noch winzigen Karpelle mit ihren gut ausgeprägten, papillösen Narben, in ihrer Gesamtheit wie ein ausgebreiteter Fächer, zwischen den Filamenten hervor. Die Filamente sind nicht schlaff, sondern elastisch und werden vom Wind leicht bewegt. Der Pollen ist nicht klebrig. Er fliegt schon bei schwachem Anblasen von Blüten mit frisch geöffneten Antheren in Wolken davon. Die Antheren sind deshalb meist schon bald nach der Dehiscenz entleert. Verhalten der Blüten, Pollen und Narbenbeschaffenheit deuten demnach auf Anemophilie hin (vgl. auch Smith, 1946). Die Blüten können dem «tipo longistamineo» (Delpino, 1870; Kugler, 1955) zugeordnet werden.

Am 31.3.68 besuchte ich den Baum in Wädenswil. Auch er stand zu dieser Zeit gerade in Vollblüte (am 1.4.67 war die Hauptblütezeit schon vorüber). Im ganzen Baum war eine Menge pollensammelnder Bienen zu beobachten. Die Blüten wurden von unten her, das heisst auf der Seite der Antheren, angefliegen. Mitunter hängten sich die Bienen nur mit den Vorderbeinen an die Antheren. Es machte den Anschein, dass die (wegen der umgekehrten Blütenlage) weiter oben stehenden Narben von den Besuchern meist gar nicht berührt wurden (Nektar scheint in den Blüten nicht produziert zu werden). Doch wurde durch die Erschütterung der Blüte beim Anflug der Biene häufig eine kleine Blütenstaubwolke ausgelöst, so dass also mindestens mittelbar doch auch mit Insektenbestäubung zu rechnen ist (Beispiele für weitere Windblütler, deren Pollen von Insekten gesammelt wird, bei Porsch, 1956). Pervukhina (1967) befasst sich mit der Bestäubungsweise bei mehreren Magnoliales und legt gerade Gewicht auf solche Fälle, wo bei derselben Art Entomophilie und Anemophilie zugleich auftreten kann. *Euptelea* wird dabei aber nicht erwähnt.

Die verstäubten Antheren trocknen bald ein und fallen nach einigen Tagen ab. Später fallen auch zahlreiche Karpelle ab, bei manchen Blüten alle, bei manchen fast keine. Bei vielen sind es einige wenige, die sich zu Früchtchen entwickeln. Die Verteilung ist dabei unregelmässig. Jedenfalls scheinen alle Blüten potentiell zwittrig zu sein. Weitere Hinweise dazu werden die embryologischen Ausführungen geben. Beim jungen Zürcher Exemplar entwickelte sich 1967 und 1968 kein einziges Früchtchen. Doch wichen die Blüten in ihrem Bau während der Anthese nicht ab vom Wädenswiler Exemplar, so dass auch hier mit Zwitterblüten zu rechnen ist. Auch am Baum in Wädenswil entwickelten sich 1968 nur ganz vereinzelt Früchtchen. 2 weitere junge Exemplare in Zürich trugen allerdings 1968 zahlreiche Früchtchen.

Dass die Zwitterigkeit erst spät erkannt wurde, wird nun, nach der Schilderung der Entwicklungsweise der Blüten, verständlich. Während der Anthese beherrschen die Staubblätter das Bild, die Karpelle sind noch winzig: Herbarexemplare in diesem

Stadium werden als männlich betrachtet (die Karpelle scheinen reduziert). Später fallen die Stamina bald ab, die Karpelle wachsen heran: Die Blüten erscheinen weiblich (ein Zeitunterschied von einer Woche kann schon genügen). Dasselbe scheint nach meinen Beobachtungen an Herbarmaterial auch für *E. pleiosperma* zu gelten. Nast und Bailey (1946) sowie Smith (1946), welche die Blüten als zwittrig erkannt haben, beschreiben sie als proterandrisch. Zumindest für die von mir untersuchten Exemplare gilt das aber wohl nicht: Die papillöse Narbenzone ist schon während der Antherendehiszenz gut entwickelt. Die Blüten scheinen homogam zu sein.

Die einzelnen Früchtchen vergrössern sich im Laufe des Sommers nicht mehr bedeutend. Sie bleiben lange an der Pflanze, sogar über den Winter (vgl. auch Smith, 1946). Es sind gut 1 cm lange, flache, geflügelte, asymmetrische Verbreitungseinheiten (Schliessfrüchtchen, «Samarae» [Fig. 36]). Beim Fall in unbewegter Luft stellen sie sich horizontal ein und drehen sich um eine vertikale Achse («Dynamikflieger», Müller, 1955).

4. Frühentwicklung der Blüte und Bildung des «Torus»

Noch ehe die ersten Blütenorgane ausgegliedert werden, wächst der Blütenvegetationspunkt zu einem in der Medianrichtung etwas flachgedrückten (d. h. im Querschnitt elliptischen) Zylinder heran, welcher überdies etwas gegen die Abstammungsachse hin gekrümmt ist. Schon in diesem Stadium erscheint die «Blüte» also leicht zygomorph oder zumindest bilateralsymmetrisch (Fig. 14, 18). Mehr oder weniger deutlich sind 2 Tunicaschichten erkennbar, wobei jedoch im Subdermatogen einzelne perikline oder schräge Teilungen auftreten können. Apikal plattet sich die Blütenanlage in der Folge ab. Die gleichzeitig am Rande entstehenden Kanten sind die Anlagen der ersten Blütenorgane (Fig. 15, 19). Sie erweisen sich im Laufe der weiteren Entwicklung als Staubblätter. Anlagen von weiter aussenstehenden Organen (Perianth) sind nicht feststellbar: Die Umrisslinie der Blütenanlage zeigt keine Ausbuchtung unterhalb der Staminalanlagen oder zwischen ihnen. Unregelmässigkeiten der Konturen, die an verschiedenen Stellen auftreten können, sind bedingt durch das Aufeinandertreffen von Brakteenrändern und -oberflächen mit Teilen der Blütenanlage (ein umhüllendes Perianth fehlt ja), so dass sich die Organe an den Berührungszonen gegenseitig etwas abplatteten (Fig. 16, 20). Während die Staubblattanlagen sichtbar werden, beginnt sich im Blütensockel das Prokambium auszubilden. Gleichzeitig verdickt sich der Blütensockel kortikal und wächst weiter stark in die Länge: In der Rinde sind kürzere vertikale Zellreihen sichtbar, die immer wieder durch perikline Teilungen unterbrochen sind. Auch im Mark führt das Längenwachstum zu Zellreihen, wobei die einzelnen Zellen zusätzlich noch stärker gestreckt sind als ausserhalb der Stele. Neben dem Cortex trägt auch die Vermehrung des Prokambiums zum Dickenwachstum bei. Nur der oberste Abschnitt des Blütensockels erweitert sich mit der Anlegung und Ausbildung der Karpelle vor allem im Zentrum merklich (Fig. 21, 22), so dass der Blütenscheitel breit und flach und schliesslich (im Medianschnitt) sogar ganz leicht konkav wird (Fig. 23). Verfolgt man die Umrisslinie des Blütensockels etwa auf einem Stadium, wie es in den Figuren 21, 22 b dargestellt ist, von unten nach oben, so kann man zunächst eine allmähliche Verbreiterung feststellen und zuoberst dann, kurz bevor die freien Staminalabschnitte beginnen, wieder eine leichte Versmälerung, da auf diesem Niveau das starke Dickenwachstum aufhört. Ist das kor-

tikale Dickenwachstum durch Zellvermehrung zu einem gewissen Abschluss gekommen, so entstehen nun auch in der Rinde längere vertikale Zellreihen. Nur apikal ist dieses Bild gestört, denn nun beginnt sich der Toruswulst deutlicher herauszubilden, was sich in diesem Bereich histologisch durch perikline Teilungsbilder kundgibt, die zum Teil zu kurzen, schräg nach oben-aussen verlaufenden Zellreihen führen (Fig. 17). In diesem Stadium sind auch die ersten ausdifferenzierten Tracheiden in der Stele zu erkennen, und an den Karpellen ist deutlich die Querzone sichtbar geworden. Bis zur Blütezeit (Fig. 23) verlängert und verbreitert sich der Blütensockel immer noch beträchtlich, wofür nun mehr als vorher Zellvergrößerung verantwortlich ist. Auch die randliche Torusauswölbung ist noch etwas markanter geworden.

Einige Angaben zum Leitbündelverlauf im Torus und Blütenstiel (Fig. 13; dazu auch Nast und Bailey, 1946, und Melville, 1963): Die Spurstränge der Sporophylle vereinigen sich bald nach dem Eintritt in den Torus, alle fast auf gleicher Höhe, die der Karpelle kaum früher als die der Stamina, zu einem einheitlichen Stelenzylinder (mit nur ganz vereinzelt Lücken dazwischen). Obwohl oben im Pedicellus etwa gleich viele Xylemportionen gezählt werden können, wie Spurstränge vorhanden sind, finden am apikalen Ende der Stele doch schwer überblickbare Anastomosen von Leitgewebe statt: Die Verhältnisse sind komplizierter als in der Beschreibung Melvilles, wonach Staminal- und Karpellbündel unabhängig durch den ganzen Blütenstiel verlaufen sollen: So können sich zum Beispiel Xylemportionen gegen unten gabeln oder benachbarte miteinander verschmelzen, auch wenn die eine von einem Stamen, die andere von einem Karpell herrührt.

5. Karpellentwicklung

Die Karpellprimordien erscheinen am \pm flachen Vegetationspunkt wie üblich zusammen mit periklinen Teilungen im Subdermatogen (Fig. 24). Die nun folgende Entwicklung der Karpelle, wie sie sich an medianen Längsschnitten zeigt, stimmt gut überein mit den Befunden anderer Autoren an peltaten Ranaleskarpellen (vgl. Troll, 1932; Grégoire, 1938; Sprotte, 1940; Tepfer, 1953; Eckardt, 1957; Tucker, 1959; Sampson, 1964; Rohweder, 1967) oder an peltaten Laubblättern (Roth, 1952).

Der entstehende etwa halbkugelige Höcker (Fig. 25, Abb. 1) wächst weiter zu einem stiftförmigen, etwas gegen die Blütenmitte gerichteten Gebilde heran. Jetzt erst wird die Querzone sichtbar: ziemlich weit unten auf der adaxialen Seite. Schon im halbkugeligen Stadium erscheint die abaxiale Seite etwas vakuolisiert, und die Zone des stärker meristematischen Gewebes mit grösseren Zellkernen beschränkt sich auf die Kuppe und die adaxiale Seite des Höckers, wo sich die Querzone bildet und ventrales Dickenwachstum stattfindet (Fig. 26, 27); dorsale Lage des Prokambiums und ventrale perikline Teilungen). Die Querzone wird nun rasch durch den schon jetzt entstehenden stielartigen Abschnitt des Karpells emporgehoben (Fig. 27). Im Vergleich zu den meisten Beispielen bei den oben zitierten Autoren erscheint die Querzone hier etwas «verspätet», und die gesamte Wachstumszone, die den Schlauchrand des Karpells bildet, ist etwas mehr adaxial-median-längsgestreckt. Es ist andererseits auch zu berücksichtigen, dass die Karpelle in den meisten dieser andernorts beschriebenen Fälle nicht auf flachen Vegetationspunkten entstehen, sondern mehr seitlich ansetzen. Denkt man sie sich bis zur horizontalen Lage ihrer «Ansatzfläche» an der Achse

gedreht, so kommen sie unserem Beispiele näher. Sprotte (1940) weist am Beispiel von *Anemone silvestris* L. ebenfalls auf die frühe Stielbildung hin.

Auf Querschnittserien ist der Karpellumriss in den ersten Stadien rundlich (Fig. 37). Die entstehende Peltation äussert sich dann als leichte Eindellung («Ventralspalt») in den Schnitten aus dem mittleren Niveau der Serie von Figur 38, die sich gegen unten wieder auswölbt. In einem etwas späteren Stadium vertieft sich der oben seichte, klaffende Ventralspalt, wenn man ihn nach unten verfolgt, immer mehr, bis die Flanken eng aufeinandergepresst sind. Schliesslich bleibt im Zentrum eine kleine Öffnung übrig, umgeben von der einheitlichen Schlauchwand (Fig. 39). Durch das früher erwähnte ventral-mediane Dickenwachstum ist der Karpellumriss oberhalb der Stielzone jetzt leicht längselliptisch geworden (in der Medianrichtung).

Durch weiteres Wachstum der Karpellflanken vertieft sich der Ventralspalt noch (Fig. 40, Abb. 3). Knapp vor dem Beginn des – immer noch kurzen – aszidiaten Abschnittes und in ihm bis fast zur Basis hinunterreichend wird dann die (meist einzige) Ovularanlage sichtbar. Sie sitzt lateral an einer Karpellflanke, zuinnerst am Ventralspalt und gegen die Dorsalseite gerichtet (nicht median: Baum, 1952).

Es stellt sich damit auch die Frage nach der genauen Stellung der Samenanlage zum Karpellrand, auf die neuerdings Rohweder (1967) bei Ranunculaceen aufmerksam gemacht hat (vgl. auch Padmanabhan, 1967, für *Michelia*). Steht etwa auch bei *Euptelea* die auf den ersten Blick submarginal-laminal erscheinende Samenanlage in Wirklichkeit auf dem ontogenetisch primären Karpellrand? Tatsächlich lassen sich in diesem Stadium im Zellbild Hinweise finden, dass nicht die Aussenkanten die ontogenetisch primären Karpellränder sind, sondern dass sie weiter im Inneren des Ventralspaltess liegen könnten. Wegen des erwähnten ventral-medianen und auch transversal gerichteten Dickenwachstums lassen sich die inneren Mesophyllschichten freilich nicht ungestört bis in die Samenanlagen hinein verfolgen, wie das Rohweder bei Ranunculaceen zeigen konnte. Doch sind oft die 2 äusseren Mesophyllschichten in der dorsalen Hälfte des Karpells kontinuierlich, bis dann plötzlich die innere von beiden gegen die Samenanlage hin umbiegt, während die äussere in den ventralen Karpellkanten stark periklin aufspaltet, was zu längeren Zellreihen führen kann, welche auch noch weiter unten in der ventralen Schlauchwand zu finden sind (Abb. 3 a, b). Der primäre Karpellrand ist demnach also auch bei *Euptelea* kaum aussen an den Karpellkanten zu suchen!

Die weitere Karpellentwicklung bis zur Anthese besteht ausser der allgemeinen Grössenzunahme in einer relativen Verlängerung des Stiels, einer Vertiefung der Karpellhöhle mit der Samenanlage und dem Beginn der «dorsal-interkalaren» Flügelbildung, das heisst innenwärts vom Dorsalmedianus, so dass dieser relativ immer weiter von der Karpellmitte weggerückt wird (Fig. 28–30). Während der Blütezeit sind die langen Narbenpapillen auffallend, die sich im Bereich der ventralen Aussenkanten entwickelt haben und die im Ventralspalt allmählich, sich ineinander verzahnend, in das epidermale Transmissionsgewebe übergehen (Fig. 30–33, 41 a–c). Das Narbengewebe zieht sich charakteristischerweise auch ein Stück weit dem schlauchförmigen Abschnitt entlang hinunter, wie das Leinfellner bei andern Magnoliales nachgewiesen hat. Die Figuren 41d–n zeigen die laterale Insertion der Samenanlage, das Ausklingen des Narbengewebes und der Ovarhöhle nach unten hin und die Vereinigung des Dorsal- und Ventralmedianus im Karpellstiel. Selten kommen Karpelle vor, bei denen in diesem Stadium die Papillen des Ventralspaltess

streckenweise nicht miteinander verflochten sind, so dass die Samenanlage von der Aussenwelt nicht abgeschlossen ist. Auf der Abbildung 4 sind ausnahmsweise 2 Samenanlagen ausgebildet, und der Ventralspalt ist auf dem Ovularniveau immer noch sichtbar. Das hängt zusammen mit kleinen individuellen Proportionsunterschieden.

Während der Blütezeit ist die Narbenzone oft fast senkrecht nach oben gerichtet. Neben Grössenverschiebungen im Ovar selbst ist dafür auch noch eine leichte Auswärtsbiegung der Stielregion verantwortlich (Fig. 33). Nach der Anthese ändert das Karpell neben der Grösse weiterhin auch seine Gestalt. Der Stiel streckt sich stark. Die Karpellhöhle erweitert sich in Zusammenhang mit dem Wachstum der Samenanlage. Die interkalar-dorsale Flügelbildung prägt sich immer stärker aus. Durch zusätzliche Aufwölbung der Dorsalseite gelangt die Narbenfläche mit den jetzt kollabierten Papillen wieder auf die adaxiale Seite und ist schliesslich gegenüber dem Zustand während der Blütezeit etwa um $45-90^\circ$ gekippt (bezogen auf die Karpellstielbasis als «Achse») (Fig. 34–36).

In den Stadien der Fruchtreifung lässt sich der Verlauf der jetzt gut ausgebildeten Leitbündel am besten verfolgen. Für eine erste Übersicht sind Seitenansichten von Aufhellungspräparaten günstig. Von der «Karpellspitze» am Oberende der Narbenregion zieht sich der Dorsalmedianus in einem Bogen hart der Karpellperipherie entlang nach unten. Auf dem Niveau der Karpellhöhle biegt er leicht gegen innen ein und nimmt ein über das Dach der Karpellhöhle ebenfalls median verlaufendes Bündel auf. Dieses hat sich ontogenetisch relativ spät entwickelt, nämlich erst nachdem die ausgeprägte dorsale Flügelbildung eingesetzt hat (Fig. 29, 30). Oben im Karpellstiel zieht schliesslich noch der Ventralmedianus in den Dorsalmedianus hinein. Der Ventralmedianus ist oben in 2 laterale Äste gegabelt, die an der «Karpellspitze» ihren Anfang nehmen. Hier scheinen Dorsal- und Lateralbündel in diesen Ansichten oft direkt ineinander überzugehen – der Dorsalmedianus wird ja durch die Aufwölbung des Karpellflügels etwas «rückläufig» gegen die adaxiale Seite hin (vgl. Solereder, 1899b; Melville, 1963). Auf medianen Längsschnitten ist aber die Anastomosenstelle immer deutlich zu erkennen (Abb. 5). Beim medianen Bündel über dem Karpellhöhlendach habe ich dagegen nie Anastomosen mit einem der Laterales gefunden.

Nach dieser ersten Orientierung kann eine Querschnittserie weiteren Aufschluss geben über einige Eigentümlichkeiten des Leitbündelbaus und über die Veränderungen der Karpellform seit der Anthese (Fig. 42). In den ersten Schnitten (a, b) wird die dorsale Aufwölbung mit dem hier horizontal verlaufenden und auf der adaxialen Seite sogar wieder leicht hinunterziehenden Dorsalmedianus getroffen. Die Spitze des Dorsalmedianus geht scheinbar unvermittelt in den einen der beiden hier beginnenden Laterales über, während der andere nahe daneben sichtbar wird (c, d). Ventral hat sich durch 2 Einschnitte ein Wulst abgegliedert, auf dem die jetzt kollabierten Narbenpapillen sitzen. Gegen unten teilt sich der Wulst durch eine mediane Bucht in 2 Teile, welche den ganz allmählich sich vertiefenden Ventralspalt flankieren (e–g). Am unteren Ende des plikaten Abschnittes, wo der Ventralspalt im Querschnittsbild am längsten erscheint, zeigt sich eindrücklich die erhebliche median-dorsale interkalare Verlängerung des Karpells, während die Karpellflanken sogar absolut gleich kurz geblieben sind wie zur Blütezeit (vgl. Fig. 41!). Der «Ventralspalt» verliert nun im aszidiaten Abschnitt die Verbindung mit der Peripherie, verlagert sich mehr gegen die Karpellmitte und verläuft zwischen den Lateralbündeln

nach unten, wo er sich allmählich zur Karpellhöhle öffnet (h-k). Hier setzt lateral die Samenanlage an und hängt in die Karpellhöhle hinein (l-n). Im Gegensatz zum Primordialstadium, wo wir sie am Übergang vom «plikaten» zum «aszidiaten» Abschnitt feststellen konnten, ist sie jetzt also ein Stück weit in den aszidiaten Abschnitt «hineingesunken». – Im schlauchförmigen Abschnitt vereinigen sich die beiden erwähnten Wülste mit den Narbenpapillen wieder miteinander zu einem einheitlichen Vorsprung, der dann nach unten ausklingt (h-k). Mit andern Worten handelt es sich um 2 parallele Narbensäume, die oben und unten am Ende des Ventralspaltes ineinander übergehen. Besonders nach der Blütezeit werden sie stark ausgeprägt (Fig. 43).

Die Lateralbündel sind zuoberst (d) um etwa 90° gegen den Dorsalmedianus gedreht. Gegen unten erfolgt eine weitere Drehung bis zu 270° im aszidiaten Abschnitt (h-k). Dies ist wiederum in Zusammenhang mit der Frage nach der möglichen Randständigkeit der Samenanlage von besonderem Interesse. Beim Ovularspurstrang ist damit das Xylem genau so gerichtet, wie man es bei marginaler Stellung erwarten müsste. – Die einander genäherten Laterales verschmelzen nun miteinander zum Ventralmedianus. Indem sich die beiden Xylemportionen in der Mitte treffen, entsteht eine Art bikollaterales Bündel (l-q). Unterhalb der Karpellhöhle, wo sich der Ventralmedianus allmählich dem Dorsalmedianus nähert, verlagert sich sein Xylem: Die Xylemelemente beider Bündel sind dann aufeinander zu gerichtet (r, s). Die Bündelverschmelzung geht sehr langsam vonstatten. Zuerst vereinigen sich die Bast-scheiden (t, u), die jedes Bündel auch schon weiter oben bekleiden und die in der stets sehr dünn bleibenden Basis des unifazialen Stiels das einheitliche konzentrische Bündel (v) umgeben.

6. Diskussion

In diesem Abschnitt soll über den Bau des Torus und des Karpells kurz diskutiert werden. Auf weitere Fragen des Blütenbaus (Symmetrie, Androecium usw.) wird im systematischen Teil hingewiesen.

Der Torus entwickelt sich, wie angeführt, primär durch das kortikale Dickenwachstum des «Blütenstiels» bis zur «Ansatzstelle» der Stamina. Der eigentliche Wulst erscheint zusammen mit subepidermalen periklinen Teilungen, aber erst nachdem die Sporophylle längst ausgegliedert sind. Die Ontogenese gibt uns also keinen Hinweis darauf, dass der Toruswulst einem wenn auch noch so stark reduzierten Perianth entsprechen würde. Auf einer andern Ebene liegt freilich der phylogenetische Aspekt des Problems. Beim Mangel fossilen Materials kann einzig der Vergleich mit andern rezenten Taxa unter Umständen weiterhelfen. Die geschilderten ontogenetischen Resultate für sich betrachtet können uns hierzu keine Antwort geben. Im systematischen Teil werde ich nochmals auf die Frage zurückkommen beim Vergleich mit andern Familien.

Ähnliche Wulstbildungen und Einschnitte kommen auch an der Basis von Blüten mit wohlentwickeltem Perianth vor (vgl. z.B. Abb. 31 bei Hiepko, 1965, von *Mahonia bealei* Carr. u. a. m.). Sie fallen dann nur weniger auf, denn man hat keinen Anlass, in ihnen noch Phyllomrudimente zu suchen. Es handelt sich hier um Artikulationsstellen, welche wohl nicht einmal immer mit morphologischen Grenzen zusammenfallen müssen, sondern einfach prospektive Abwurfstellen von Pflanzenteilen darstellen und ontogenetisch in der Regel spät entstehen (vgl. z.B. auch die Griffel-

gliederung mancher *Geum*-Arten, Abb. bei Iltis, 1913!). Wie bei *Euptelea* können die Ränder an solchen Einschnitten als Wülste durch Zellvergrößerung oder sogar ebenfalls durch subepidermale perikline Teilungen besonders ausgeprägt sein (vgl. Lecomte, 1910, Taf. 2 D, 3 C, 4 C; Moser, 1968, für *Davidia*). Aus dem oben Gesagten geht hervor, dass der «Blütenstiel» trotz der Artikulation noch nicht unbedingt als Achsengebilde angesehen werden müsste. Doch deutet immerhin die rasche Stelenbildung beim Eintritt der Sporophyllspurstränge in den Torus auf seine Achsennatur hin.

Melville (1963) deutet die *Euptelea*-Blüte mit ihrem Tragblatt als ein «Androgynophyll», wobei er sich unter anderem darauf beruft, dass im Blütenstiel eine «Pseudostele» vorliege, weil sich die Staminal- und Karpellspurstränge auf ihrer ganzen Länge durch den Blütenstiel selbständig verhielten. Wie aber schon ausgeführt, trifft das nicht zu, sondern der Blütenstiel wird von einem normalen Stelenzylinder durchzogen.

Wie aus der Beschreibung der Karpellentwicklung ersichtlich wird, ist die Anlage der unverwachsenen Karpelle normal peltat. Im Vergleich zu andern Taxa mit ähnlichem Karpellbau ist aber der Stiel von Anfang an relativ gefördert. Auch die Proportionen anderer Partien sind im ausgewachsenen Karpell merkwürdig verschoben, und zwar in allen drei Dimensionen: Vertikal ist ein langer Stiel ausgebildet, dafür fehlt ein Griffel. Die Karpelhöhle liegt also nahe an der Narbenregion, ist aber weit vom Blütenboden abgerückt. Horizontal-median ist ein mächtiger «interkalärer» Dorsalflügel entwickelt, während die Karpellflanken überaus kurz bleiben (besonders apikal). Horizontal-transversal entwickelt sich das Karpell nicht in die Breite, es bleibt flach. Daraus ergibt sich die so ungemein charakteristische Karpellform von *Euptelea*. An Leitbündeln ist ausser dem Dorsalmedianus und den beiden Laterales, die sich im schlauchförmigen Karpellabschnitt zu einem Ventralmedianus zusammenschliessen, nur noch das mediane Bündel im Dorsalflügel gerade über der Karpelhöhle zu erwähnen. Das Karpell bleibt ja auch als reifes Früchtchen klein und flach. Im Gegensatz zu *E. polyandra* scheinen bei *E. pleiosperma* zwei solcher medianer Bündel über der Karpelhöhle nahe beieinanderzustehen, wie ich an allerdings nur einem mir zum Schneiden zur Verfügung stehenden Früchtchen von Herbarmaterial feststellen konnte. Dasselbe ist aber auch einer Zeichnung von Solereder (1899 b) zu entnehmen. Wie konstant dieses Merkmal ist, müsste allerdings noch nachgeprüft werden. Die Karpelle von *E. pleiosperma* enthalten ja auch meist 2 Samenanlagen (nicht eine wie bei *E. polyandra* – einmal bemerkte ich jedoch auch bei einem ausnahmsweise biovulaten Karpell von *E. polyandra* 2 solcher Leitbündel), und zudem sind ihre reifen Früchtchen bedeutend länger. An Herbarmaterial fand ich für *E. pleiosperma* bis zu 24 mm, für *E. polyandra* hingegen nur bis zu 15 mm. Die drei genannten Merkmale der Früchtchen bei *E. pleiosperma*: mehr Samenanlagen, grössere Länge, mehr Leitbündel über der Karpelhöhle stehen möglicherweise alle miteinander in Zusammenhang.

Auf grundsätzliche Fragen des Karpellbaus soll hier nicht eingegangen werden. Nur auf eine allgemein-systematisch bedeutende Erscheinung sei nochmals hingewiesen: Einige Beobachtungen legen nahe, dass auch bei der Gattung *Euptelea* die Samenanlagen streng marginal am «ingerollten» Karpell stehen, wie das Rohweder (1967) für Ranunculaceen mit zahlreichen Argumenten überzeugend nachgewiesen hat. Bei *Euptelea* sprechen folgende Merkmale dafür:

- Die Ovularanlage entsteht lateral nahe an der Querzone und versinkt erst später im schlauchförmigen Abschnitt, das heisst, sie wird wohl von dem den Ventralpalt nach aussen rundum abschliessenden Wulst (Aussenkanten), einer sekundären Bildung der Karpellunterseite, überwallt.
- Verhalten der zwei äusseren Mesophyllschichten (starkes periklines Aufspalten der äusseren in den Karpellkanten, Einbiegen der inneren gegen die Samenanlage hin).
- Drehung der Lateralbündel gegen den Dorsalmedianus bis zu 270°.

Die Bezeichnung «conduplicate» für das *Euptelea*-Karpell (Nast und Bailey, 1946) ist also nicht zutreffend, vielmehr sind Peltation und wohl auch Involution gestaltbestimmend.

III. Embryologie

1. Entwicklung von Pollensack, Mikrospore und männlichem Gametophyten

Zur Zeit, wo die Karpellanlagen sichtbar werden, treten in den im Querschnitt \pm vierkantigen Antheren die subepidermalen Zellen in den Kantenregionen etwas stärker hervor als die umliegenden. Sie bilden das Archespor (Fig. 44, 48). Ob Regelmässigkeiten vorkommen in den anschliessenden periklinen Teilungen der Antherenperipherie (Fig. 45, 49) wurde nicht untersucht. Das sporogene Gewebe liegt schliesslich unter einer etwa 5 bis 6 Zellschichten dicken Wand. In einem Präparat vom 16.9.67 (Fig. 46, 50) ist die endgültige Zahl der Wandschichten der Pollensäcke erreicht. Die hypodermale Schicht und besonders die Epidermis sind grosszellig und plasmaarm (ausser in der Stomiumregion). Innen folgen 2 bis 3 Wandschichten aus im Querschnitt flach spindelförmigen Zellen, dann das teilweise von der Umgebung etwas losgelöste, plasmareiche Tapetum, zuinnerst das sporogene Gewebe, das sich durch Zellteilungen noch vergrössert hat. Die Antheren sind in diesem Zustand schon deutlich intrors (Fig. 46).

Die Tapetumzellen lösen sich im folgenden voneinander. Ihre Kerne beginnen sich zu teilen. Die ersten zweikernigen Tapetumzellen mit je einem Nucleolus je Kern (neben einkernigen Zellen) fand ich in Material vom 18.11.67. In diesem Stadium bilden die Pollenmutterzellen noch einen festen Zellverband. Ihre grossen Kerne mit je einem grossen Nucleolus befinden sich am Beginn der Prophase der Meiose (Fig. 51). Später sind oft auch 3- und 4kernige Tapetumzellen anzutreffen, neben 2- und 1kernigen. Letztere besitzen dann grössere Kerne und mehrere Nucleoli (Fig. 58). In ihnen haben offenbar entweder Kernverschmelzungen oder Endomitosen stattgefunden. Nach der Meiose, wenn die Mikrosporen schon 2zellig sind, erscheinen die Tapetumzellen am Rand des Sporenraumes miteinander verbunden. Zellwände zwischen ihnen sind aber immer noch feststellbar. Auch die Kerne sind noch deutlich. Schliesslich gehen die Tapetumzellen zugrunde und sind an der Wand der reifen Anthere nur noch als unbedeutende Reste zu erkennen (Fig. 59, Abb. 6). Es handelt sich also nach der Terminologie von Carniel (1963) um ein zellulär-mehrkerniges Tapetum. Die flachgedrückten Zellen der 2 bis 3 Zwischenschichten verändern sich während der Meiose und Pollenreifung kaum. Erst in der reifen Anthere sind sie nicht mehr kenntlich. Das Endothecium entwickelt sich zur Faserschicht.

Die Zellen sind in tangentialer Richtung längsgestreckt. Die Zellen der ausgereiften Faserschicht sind durch U-förmige Spangen versteift. Diese Faserschicht läuft manchmal fast kontinuierlich von einer Theka zur andern. Andererseits umgreift eine Abzweigung zwischen Theka und Konnektiv den Pollensack noch etwas weiter. An den 4 Abzweigungsstellen jeder Anthere können vereinzelt bis zu 3 Faserzellen übereinanderliegen (Abb. 6; vgl. auch Nast und Bailey, 1946). Gegen das Innere der Anthere hin fehlen aber die versteiften Zellen, das heisst, die einzelnen Pollensäcke werden nicht völlig von ihnen umkleidet. Am Stomium sind sie kleiner und scheinen in der Längsrichtung der Anthere gestreckt zu sein (Fig. 59). Die Epidermis besteht aus grossen, in der Längsrichtung der Anthere gestreckten Zellen. Nur am Stomium sind sie wie ja auch die Faserzellen klein. Während der Entwicklung treten am Ausgang der Stomiumfurche oft einzelne Epidermiszellen durch besondere Grösse hervor (Fig. 47). Bei der Antherenreife vereinigen sich die beiden Pollensäcke jeder Theka. Das Dissepiment verschwindet (Abb. 6). Die Theka öffnet sich mit einem Längsriss längs des Stomiums (Fig. 5). Das Leitbündel liegt leicht dorsalwärts verschoben im Konnektiv. Es ist \pm bikollateral gebaut, wobei aber Phloemelemente auf der adaxialen Seite nur spärlich ausgebildet sind.

Die Entwicklung der Mikrosporen verläuft folgendermassen: Die Pollenmutterzellen bleiben den ganzen Winter über im Anfangsstadium der Prophase der ersten Reifeteilung. Erst Anfang März (1968) geht die Entwicklung weiter. Erst jetzt lösen sich auch die Pollenmutterzellen aus dem festen Gewebeverband und runden sich gegeneinander ab (Fig. 51). Nach der ersten Reifeteilung (Fig. 52) bildet sich zwischen den beiden Kernen keine Wand. Nur zuweilen ist im Dyadenlängsschnitt in der Mitte ein etwas dunklerer Streifen zu erkennen (Fig. 53; Anfänge einer Zellplattenbildung? vgl. auch Sampson, 1964, für *Pseudowintera colorata* [Raoul] Dandy). Die zweite Reifeteilung folgt rasch auf die erste (Fig. 54). Erst im Tetradenstadium werden die jungen Mikrosporen durch Wände voneinander getrennt (Fig. 55) und lösen sich in der Folge voneinander (Fig. 56). Die Pollenmutterzellen teilen sich also simultan. Die Mikrosporen sind fast immer tetraedrisch angeordnet, nur vereinzelt dekussiert. Der Pollen wird im 2kernigen Zustand entlassen (Fig. 57; vgl. auch Brewbaker, 1967). Die Pollenschläuche, die erst lange nach der Bestäubung in der Mikropylengend sichtbar werden, sind auffälligerweise verzweigt. Angaben über den Pollenbau finden sich bei Nakamura (1943), Nast und Bailey (1946), Erdtman (1952), Chang (1964):

E. polyandra: 5-7rugat (selten 3kolpat), Exine dünn, sehr fein retikulat, Rugae gröber granulat.

E. pleiosperma: 3kolpat (selten 6rugat), Colpi nicht immer gleich lang, OL-Muster (fein).

2. Entwicklung von Samenanlage, Makrospore, weiblichem Gametophyten, Endosperm, Embryo und Keimpflanze

Die eine Ovularanlage in jedem Karpell wird als einseitige, flache Vorwölbung innen an der Ventralpaltenbasis relativ früh sichtbar (1967: im Laufe des Septembers; Fig. 40). Noch undifferenziert, als halbkugeliger Höcker, überdauert die junge Samenanlage den Winter. In Präparaten vom 3. 2. 68 ist erstmals in mehreren Samenanlagen

subepidermal eine Zelle mit relativ grossem Volumen, grossem Kern, grossem Nucleolus und stärkerer Färbbarkeit festzustellen, eine Archesporzelle (Fig. 60). Auch im Zentrum des halbkugeligen Höckers liegen oft einige Zellen mit etwas grösserem Volumen und grösserem Kern als die peripheren, die jedoch in der Regel etwas weniger stark hervortreten als die eine Archesporzelle. Die Archesporzelle teilt sich dann periklin in eine äussere, kleinere, die primäre parietale Zelle (Deckzelle) und eine grössere, innere, die sporogene Zelle (Fig. 61). Die primäre Deckzelle teilt sich weiter periklin und bildet allmählich eine längere Deckzellreihe über der sporogenen Zelle. Durch gelegentliche antikline Teilung können auch 2 Deckzellreihen entstehen. Teils ist nur eine sporogene Zelle deutlich, teils sind 2 oder mehrere, meist hintereinanderliegende, grössere Zellen sichtbar, ohne dass eine von ihnen noch besonders ausgezeichnet wäre.

Diese Entwicklung geschieht nur zögernd. Zur Blütezeit (Ende März, Anfang April) zeigen manche Ovula sogar noch das Archespor, andere junge sporogene Zellen. Äusserlich sind die Ovula noch immer undifferenzierte, halbkugelige Höcker. Höchstens sind die Integumentanlagen im Umriss als schwache Kanten angedeutet. Einen Monat später (28. 4. 67; Fig. 62) sind die Deckzellreihen erst etwa 1–3zellig. Die Integumentanlagen treten jetzt meist deutlicher hervor durch epidermale perikline Teilungen. Die Ovula sind bitegminat; äusseres und inneres Integument werden etwa gleichzeitig angelegt. Andererseits waren 1968 am 21. April die Integumentanlagen schon etwas weiter entwickelt.

Im Laufe des Mai erfolgt dann die äussere Gliederung der Samenanlage und die Entwicklung des reifen Embryosackes. In dem Stadium, wo die Makrosporenmutterzelle (meist ist nur eine vorhanden) deutlich wird durch den besonders grossen Kern mit ersten Anzeichen der Meiose, ist die Samenanlage morphologisch im wesentlichen fertig ausgestaltet: Sie ist anatrop geworden, die beiden Integumente sind herangewachsen und bilden gemeinsam die Mikropyle (Fig. 63, 73). Die Samenanlage hängt in der Karpelhöhle. In einem Karpellmedianschnitt wird auch sie \pm median getroffen. Ihre Mikropyle schaut etwa senkrecht nach oben. Die Raphe ist ventral, die Stellung der Samenanlage also epitrop. Die Samenanlage ist im Querschnitt nicht kreisrund, sondern etwas flachgedrückt, entsprechend der Karpelform. Die Mikropyle ist sozusagen das Lumen eines transversal zusammengequetschten Schlauches. Auf einem exakten Medianschnitt ist sie scheinbar weit offen (Fig. 42 n, 73, 74, Abb. 7), transversal aber auf der ganzen Breite englumig. Der Nucellus hat sich vergrössert: Die Deckzellreihen bestehen jetzt aus bis zu 10 Zellen. Zusätzlich hat sich darüber durch perikline Teilungen in der Epidermis noch eine 2–3schichtige Nucelluskalotte gebildet. Auch unterhalb der Makrosporenmutterzelle ziehen regelmässige Zellreihen bis zur Chalaza. An den Flanken beidseits der Makrosporenmutterzelle ist das Nucellusgewebe etwa 7 Zellen dick. Die Samenanlagen sind also ausgesprochen krassinuzellat. Das innere Integument ist 2schichtig, durch perikline Teilungen der inneren Schicht an manchen Stellen 3schichtig, besonders in der mikropylaren und chalazalen Region. Das äussere Integument ist primär 3schichtig, durch perikline Teilungen der mittleren und inneren Schicht aber stellenweise 5schichtig. Die äussere Epidermis des äusseren Integumentes (und der ganzen Samenanlage) ist schon jetzt grosszellig und plasmaarm. Manche dieser Zellen sind mit stark rotem Inhalt angefüllt (Gerbstoffe). Auffällig ist, dass die beiden Integumente noch in diesem Stadium durch einen kleinen Zwischenraum voneinander getrennt

sind, während das innere dem Nucellus dicht anliegt. Durch Funiculus und Raphe verläuft ein Prokambiumstrang bis zur Chalaza hin. Tracheiden haben sich in diesem Stadium erst im basalen Teil der Samenanlage differenziert.

Die Makrosporenmutterzelle ist langgestreckt, mikropylenwärts breiter, chalazawärts sich allmählich verengend. In ihrem mikropylaren Ende liegt der Kern. Die Meiose liefert 3 linear angeordnete Zellen: Die mikropylare Dyadenzelle teilt sich in der Regel nicht mehr (Fig. 64, 65, Abb. 7). Ich habe jedenfalls immer nur Triaden festgestellt, nie Tetraden. Nur die chalazale Makrospore entwickelt sich weiter, die übrigen sterben ab. Im Fall von Figur 65 (Abb. 7) haben sich ausnahmsweise mikropylarwärts noch zwei besonders grosse Zellen ausdifferenziert, deren Kerne denen einer Makrosporenmutterzelle gleichen. Mehr als eine Triade oder mehr als einen Embryosack habe ich jedoch in keinem Präparat festgestellt. In der überlebenden Makrospore bildet sich nun unten und oben eine Vakuole; in der Mitte liegt der Kern (Fig. 66). Dieser teilt sich, und der junge Embryosack wächst rasch in die Länge und Breite. Die beiden Tochterkerne wandern gegen die Pole. Grosse Vakuolen bilden sich (Fig. 67–69). Der Embryosack wird 4- und 8kernig (Fig. 70, 71). Die Entwicklung verläuft nach dem Polygonumtyp. Die Synergiden lassen Fadenapparat und Hakenbildung erkennen (Fig. 72).

In der Samenanlage spielen sich während der Embryosackentwicklung noch folgende Veränderungen ab: Die Zellen der unmittelbar an den Embryosack grenzenden Lage sterben ab. Am chalazalen Ende des Embryosackes beginnt sich eine Zellgruppe mit dunkelviolettfärbtem, etwas körnig erscheinendem Inhalt von der Umgebung deutlich abzuheben. Dasselbe ist im folgenden auch in der Chalaza festzustellen. Ein paar Zellreihen aus langgestreckten Zellen im Zentrum der Samenanlage, die ebenso gefärbt sind, verbinden dann diese beiden Gewebepartien am Embryosackende und in der Chalaza. Später verschwindet diese besondere Färbbarkeit wieder. In diesem Bereich, besonders an der Chalaza, füllen sich manche Zellen mit gerbstoffartigem Inhalt, ähnlich, wie schon vorher für manche Aussenepidermiszellen des Ovulums erwähnt wurde (Fig. 74). Diese Epidermiszellen haben sich mit dem Wachstum der Samenanlage weiter vergrössert (der Nucellus wird relativ langgestreckt und etwas birnförmig). Auch die innere Schicht des Innenintegumentes beginnt sich mit dunkel färbbarem Gerbstoffinhalt anzufüllen (Fig. 75, 80, 81). Seine äussere Schicht wird später zerdrückt. Im Ovularspurstrang sind in Stadien mit 2–4kernigem Embryosack nun teilweise Tracheiden bis zur Chalaza hin zu erkennen.

Zum zeitlichen Ablauf der Entwicklung: Am 15.5.67 zeigten von 79 untersuchten Samenanlagen 9 Makrosporenmutterzellen, 13 Triaden, 20 2kernige Embryosäcke, 28 4kernige Embryosäcke und 9 8kernige Embryosäcke. Am 27.5.67, also gerade zwei Monate nach der Blütezeit, waren fast alle Embryosäcke fertig entwickelt, im 8- oder 7kernigen Zustand. An diesen beiden Daten waren auch noch verzweigte Pollenschläuche im Bereich der Mikropyle festzustellen. Das Eindringen von Pollenschläuchen in den Nucellus selbst und die Befruchtung konnte ich in meinen Präparaten nicht verfolgen. Doch weist die Ansammlung von Pollenschläuchen an der Mikropyle auf Porogamie hin. Die an späteren Daten gefundenen, nicht weiter entwickelten (wohl unbefruchteten) Embryosäcke waren alle 7kernig. Am 10.6.67 fand ich den ersten Embryosack mit beginnender Endospermibildung. Daraus lässt sich also sagen, dass 1967 zwischen Bestäubung und Befruchtung ein Zeitraum von etwa zwei Monaten lag.

Endosperm und Embryo: Auf die Teilung des primären Endospermkerns folgt sogleich Wandbildung. Jedenfalls habe ich keine Embryosäcke mit freien Kernen angetroffen. Die erste Wand liegt quer. Weitere Wandbildungen scheinen nicht streng gesetzmässig in bestimmter Richtung zu erfolgen. Allerdings müsste noch umfangreicheres Material untersucht werden. Immerhin lässt sich feststellen, dass das Endosperm zuerst vor allem in die Länge wächst, bis es die Chalaza erreicht. Damit in Zusammenhang liegen die Zellwände dieser ersten Teilungen überwiegend quer (Fig. 76–79). Das Endosperm entsteht also von Anfang an zellulär. Schliesslich füllt es aber den ganzen Nucellus aus. Durch ihre lebhaften Teilungen sind die Endospermzellen später merklich kleiner als am Anfang. Sie füllen sich allmählich mit Reservestoffen an und sind von ihnen vollgestopft, wenn das Endosperm seitlich die Peripherie des Nucellus berührt (Fig. 80–83). An Reservestoffen liessen sich Öltropfen (mit Sudan III) und Aleuronkörner (mit basischem Fuchsin) nachweisen, dagegen keine Stärke. Hooker und Thomson (1864) bezeichneten das Endosperm als «granular but not oily». Die Zygote teilt sich, wenn das Endosperm schon mehrzellig ist. Die erste Zellwand liegt dabei quer (Fig. 84). Die Basalzelle des Proembryos wird blasig aufgetrieben und teilt sich wohl (wenigstens vorläufig) meist nicht mehr. Die folgende Teilung in der Apikalzelle scheint quer oder längs erfolgen zu können (Fig. 85–92). Es bleibt noch zu untersuchen, ob hier (je nach Verhalten der Basalzelle) der Caryophyllaceen- oder Solanaceentyp vorliegt (Johansen, 1950).

Die Samenanlage selber vergrössert sich währenddessen weiter. Ihre äussere Epidermis wird schliesslich sehr grosszellig wegen fehlender Zellteilungen, und die Zellen sind im reifen Samen mit dunkelrotem, hartem, splittrigem Inhalt angefüllt, der leicht aus den dünnwandigen Zellen entfernt werden kann. Die gerbstofffreien Zellen sind klein geblieben und treten jetzt nicht mehr hervor (Fig. 75, 93). Am äusseren Integument hat sich auch das übrige Gewebe auffällig verändert: Besonders die Zellen der Innenepidermis haben sich etwas schief nach oben-innen gestreckt und sind zylindrisch geworden, so dass sie, zusammen mit dem übrigen Gewebe, eine relativ dicke Schicht bilden. Diese lässt sich stark rot anfärben. Die Zellkerne bleiben lange sichtbar. Im reifen Samen ist diese Schicht gelblich und sklerenchymatisch. Sie bildet die harte Samenschale, die aussen besetzt ist von den grossen, roten Aussenepidermiszellen. Vom innern Integument ist nur die gerbstoffreiche, dünnwandige Innenepidermis erhalten geblieben, die jetzt der Innenepidermis des äusseren Integumentes unmittelbar anliegt. Das Vorkommen einer aus den Antipoden hervorgegangenen «foot-like structure» (Nast und Bailey, 1946) kann ich nicht bestätigen.

Keimung: Die Pflanze keimt epigäisch. Die 2 gegenständigen Kotyledonen sind klein, eiförmig, apikal rund, mit kurzem, breitem Stielabschnitt (Fig. 94). Dann setzt sofort eine 2/5-Spirale ein, wobei das erste Primärblatt auf der einen Seite zwischen den Kotyledonen steht. Es ist nur wenig grösser als die Kotyledonen (ca. 1 cm lang), stumpflich, noch ohne Zähne oder jederseits mit einem Zahn. Die folgenden Primärblätter sind allmählich grösser und stärker zugespitzt, sie bilden immer mehr Zähne aus.

3. Diskussion

Die Auswertung der embryologischen Ergebnisse für die verwandtschaftlichen Beziehungen der Eupteleaceen folgt im systematischen Teil. Es bleibt hier nur anzuknüpfen an die schon früher begonnene Diskussion über die Geschlechtsverhältnisse.

Dass alle Blüten pollenproduzierende Stamina hervorbringen, steht ausser Zweifel. Die Frage stellt sich noch nach der Fertilität der Karpelle. Die nach der Anthese nicht abfallenden Karpelle entwickeln fast ausnahmslos normale Samenanlagen, in denen Meiose und Embryosackbildung stattfindet. Manche dieser Embryosäcke werden befruchtet und bilden Embryonen aus. Sozusagen alle übrigen sind nach der Befruchtungszeit (Ende Mai/Anfang Juni) normal entwickelt mit verschmolzenen Polkernen anzutreffen. Sie sind wohl einfach nicht befruchtet worden. Es ist aber doch anzunehmen, dass sie potentiell fertil sind. Entwicklungsstörungen, zum Beispiel früh vertrocknende Samenanlagen oder fehlende Meiose, sind nur ganz ausnahmsweise zu beobachten. Die morphologisch-entwicklungsgeschichtlichen und embryologischen Ergebnisse zeigen demnach deutlich, dass die Blüten von *Euptelea polyandra* und – nach den Herbarbelegen – mit ziemlicher Gewissheit auch von *E. pleiosperma* im wesentlichen zwittrig sind.

IV. Weitere Merkmale aus andern Bereichen

Neben den eigenen Untersuchungen an der generativen Region wurden aus der Literatur möglichst viele weitere Merkmale anderer Bereiche erfasst, über die vergleichbare Angaben auch bei andern hier aktuellen Familien zur Verfügung stehen und die damit für einen systematischen Vergleich brauchbar sind.

Anatomisch-histologischer Bau des Holzes

Solereder, 1885, 1899 a, b; Groppler, 1894; Harms, 1897; Bailey und Thompson, 1918; Kanehira, 1921; McLaughlin, 1928, 1933; Record, 1936; Tang, 1943; Nast und Bailey, 1946; Lemesle, 1946, 1953, 1955, 1956; Metcalfe und Chalk, 1950; Scott und Barghoorn, 1955

Die zahlreichen Gefässe ($75/\text{mm}^2$) sind diffus angeordnet (einzeln oder in Gruppen). Die Gefässglieder sind dünnwandig, \pm eckig, eng (kaum über $30\text{--}50\ \mu$ Lumenquerschnitt), relativ lang (Mittel nach Groppler $0,69\ \text{mm}$); ihre Endwände sind äusserst schief, leiterförmig durchbrochen, mit überaus zahlreichen Sprossen ($20\text{--}90$); ihre seitlichen Tüpfel sind entweder einfach, breit, leiterförmig angeordnet, oder behöft, klein, rund, gegenständig angeordnet, die Verbindungskanäle zum Hof gekreuzt, diesen meist nicht überragend; in Berührung mit Holzparenchym sind die Tüpfel selten leiterförmig oder wechselständig, häufiger mit Übergängen von ersterer Form bis zur Gegenständigkeit. Neben den Gefässen kommen dickwandige Tracheiden vor (Terminologie von Bailey, 1936), meist $1,2\text{--}1,5\ \text{mm}$ lang, mit kleinen Hof-tüpfeln von ähnlicher Form wie bei den Tracheen. Holzparenchym ist spärlich bis ziemlich reichlich ausgebildet; es ist apotracheal, terminal, in tangential gerichteten Gruppen zusammengefasst; die Zellen weisen relativ viele schräge Querwände auf. Die Markstrahlen sind teils einreihig, aus aufrechten Zellen, teils mehrreihig und bis zu 10 Zellen dick, mit kurzen Flügeln, nach der Terminologie von Kribs (1935) heterogen II A, bei jungen Zweigen heterogen I.

Weitere morphologisch-anatomische Merkmale

Harms, 1897; Solereder, 1899 a, b; Nast und Bailey, 1946; Ozenda, 1949; Garrison, 1949; Metcalfe und Chalk, 1950; Benzing, 1967

Die Knoten sind 5–11spurig, unilakunär, aber von einem eigenartigen, modifizierten Typ (Garrison). Die aus den Blattanlagen in die Stele eintretenden Protoxylemstränge anastomosieren nicht miteinander, sie bilden ein «offenes System» (Benzing). Die Laubblätter sind dorsiventral gebaut. Das Mesophyll enthält Armpalisaden. Die Stomata sind vom Ranunculaceentyp. Die Haare an den jungen Blättern sind einfach, einzellreihig (basal auch 2reihig). Im Petiolus (distales Ende) bilden die Bündel einen Ring, der aussen von einer Bastseide umgeben ist, adaxial, innerhalb der Scheide, liegen teilweise 2 zusätzliche, kleine Xylemgruppen; Idioblasten fehlen; im Parenchym kommen wenige Kristalldrüsen vor. Das Korkgewebe in der Rinde der jungen Achse liegt relativ tief. Der Perizykel ist ein gemischter und kontinuierlicher oder leicht unterbrochener Sklerenchymring. Das Phloem enthält kein Parenchym. In der Rinde treten Oxalatdrüsen auf.

Chromosomenmerkmale, Inhaltsstoffe, geographische Verbreitung

Whitaker, 1933; Sugiura, 1936. – Bate-Smith, 1962; Kubitzki und Reznik, 1966. – Smith, 1946; Scott und Barghoorn, 1955

Als Chromosomenzahl wird (mindestens für *E. polyandra*) $n = 14$ angegeben. Über die Chromosomenstruktur ist im einzelnen nichts bekannt. Bei beiden *Euptelea*-Arten wurden in den Laubblättern die Flavonole Quercetin und Kämpferol nachgewiesen, bei *E. pleiosperma* auch Cyanidin und Kaffeesäure (*E. polyandra* hierin nicht untersucht). *E. pleiosperma* ist von Assam ostwärts durch China bis Hupeh verbreitet, von etwa 900–3600 m, *E. polyandra* in Japan, von etwa 400–1500 m. Aus dem Eozän des nördlichen Zentraloregon stammt ein Holzstück, das der Gattung *Euptelea* zugeschrieben wird und als *E. baileyana* Scott et Barghoorn benannt ist. Damit ist eine frühere Verbreitung der Gattung auch für Nordamerika wahrscheinlich gemacht.

V. Systematik

1. Mögliche Konvergenzen und funktionelle Beziehungen in Merkmalen der äusseren Blütengestalt

In der äusseren Erscheinung der Blüten und Blütenstände von *Euptelea*, *Eucommia ulmoides* Oliv. und ein paar wenigen Hamamelidaceen, besonders *Sycopsis sinensis* Oliv., sind so frappante Übereinstimmungen zu bemerken, dass man die Taxa bei unbefangener Betrachtung zunächst alle für nahe verwandt ansehen möchte. In neuerer Zeit hat man aber mehr und mehr auch grössere Unterschiede bemerkt, so dass die drei Gattungen jetzt immerhin wohl von allen Autoren zumindest in drei verschiedene Familien gestellt werden, öfter auch in drei verschiedene Ordnungen (vgl. z. B. Eckardt, 1964). Solange aber nicht weiteres Vergleichsmaterial verfügbar ist, bleibt die Frage offen, ob die genannte Ähnlichkeit Zeichen wirklicher naher Verwandtschaft sei oder nur auf Konvergenz beruhe. Konvergenzen der Gestalt im Blütenbereich werden oft mit blütenbiologischen Spezialisierungen in Verbindung gebracht. *Euptelea* ist aber in der Hinsicht wohl nicht als besonders spezialisiert zu bezeichnen, da sie ja nicht einmal streng auf Anemophilie oder Entomophilie festgelegt zu sein scheint. Über die Blütenbiologie der andern zwei Gattungen, *Eucommia* und *Sycopsis*, ist meines Wissens nichts bekannt. Bei Annahme von Konvergenz wäre

das auffällige Merkmalssyndrom vielmehr im Sinne eines «Gestalttypus» (vgl. Troll, 1928; Vogel, 1954) als im Sinne eines «Stils» (Vogel, 1954) zu betrachten. Damit ist natürlich die Frage nicht unnötig geworden nach möglichen anderen (also nicht bestäubungsbiologischen) funktionellen Beziehungen zwischen den Merkmalen, welche im Zusammenwirken so ähnliche Gestalten hervorrufen. Solche Korrelationen sind tatsächlich denkbar und zwischen einzelnen Merkmalen sogar recht einleuchtend, auch wenn es wohl unmöglich ist, sie streng zu beweisen.

Es erweist sich als wichtig, die Blütezeit und den Bau der Winterknospen in die Betrachtung mit einzubeziehen (Fig. 95–97). Alle drei Arten zeichnen sich aus durch ihre besonders frühe Blütezeit im Frühling (Ende März, Anfang April). Das bedingt, dass die Blütenorgane während der Überwinterungszeit schon relativ weit entwickelt und gross sind. Überwinterungseinheit ist der ganze Blütrieb, der also eine einheitliche Knospe bildet. Ihre Form ist, wie ja auch sonst üblich, rundlich bis eiförmig. Als Knospenhüllorgane wirken die Blüentragblätter und auch weiter aussen stehende, niederblattartige Knospenschuppen (*Euptelea*, *Eucommia*) oder Laubblattanteile (*Sycopsis*). Die Blütenstände sind razemös («interkalar» bei *Euptelea* und *Eucommia*). Sie bleiben auch während der Anthese gestaucht (zumindest bei *Euptelea* und *Sycopsis*). Die Blütenzahl je Infloreszenz beträgt bei *Euptelea* etwa 6–12 (Smith, 1946), bei *Eucommia* 1–6–8 (Eckardt, 1963), bei *Sycopsis sinensis* 6–12 (Oliver, 1890). Es stellt sich nun also sozusagen das Problem, wie in einer rundlichen Knospe eine ziemliche Anzahl von Blüten Platz hat, die schon recht gross sind, je von einem Tragblatt bedeckt werden und bei *Euptelea* und *Eucommia* zusätzlich durch die terminale vegetative Knospe an die Peripherie des Knospentraumes gedrängt werden. Wir können nun beobachten, dass sich die Blüten mit den besonderen Proportionen ihrer Teile auffallend harmonisch in diese Knospenarchitektur einfügen. Zunächst die Umrissform und die Symmetrie: Die Blüten sind langgestreckt, transversal breit, median flach. Zudem machen sie die Wölbung der Knospe mit: Ihr Apex ist einwärtsgebogen. Sie sind also in diesem Stadium ausgesprochen zygomorph. Während der Anthese gleicht sich die Wölbung wieder etwas aus, die Blüten werden bilateralsymmetrisch (besonders ausgeprägt bei *Euptelea* und *Eucommia*, wo auch der Blütenstiel «flachgedrückt» ist).

Aus welchen Komponenten ist nun diese eigenartige Blütengestalt zusammengesetzt? Die Blütenhülle ist fast oder total unterdrückt: Eine Krone fehlt überhaupt, ebenso ein Kelch bei *Euptelea* und *Eucommia*. *Sycopsis* hat zwar einen Kelch, er ist aber noch während der Anthese winzig klein und wächst erst postfloral etwas heran. Ebenso unbedeutend im Ausmass ist das Gynoecium. *Eucommia* ist monözisch, in den männlichen (grösseren) Blüten fehlen Karpelle. Bei *Euptelea* werden zahlreiche Karpelle ausgebildet, die aber zur Blütezeit noch winzig sind. *Sycopsis* ist andromonözisch. Das 2karpellige Gynoecium ist bei der Blüte noch relativ klein, in funktionell männlichen Blüten bleibend klein. Bei allen drei, interessanterweise auch bei der getrenntgeschlechtigen *Eucommia*, ist das Gynoecium zur Blütezeit noch nicht befruchtungsreif, ja in den Samenanlagen hat noch nicht einmal die Meiose stattgefunden. Dagegen sind nun die Stamina als einzige Organe vergleichsweise übergross entwickelt und zudem relativ zahlreich. Ihre Zahl ist in allen drei Fällen variabel (*Euptelea* 6–19, *Eucommia* 5–12 [und mehr]: vgl. Eckardt, 1963, *Sycopsis sinensis* 5–10). Die Antheren sind lang, schmal und laufen allmählich in eine sehr markante Konnektivspitze aus. Diese langsame Zuspitzung hat

zur Folge, dass die Blüte sozusagen stromlinienförmig eingepasst in der Knospe drinliegt. Es ist auffällig, dass die Konnektivspitze der Hamamelidaceen, die meines Wissens als «konstitutives» Merkmal bei sämtlichen Gattungen der Familie vorkommt, in den meisten anderen Gattungen (mit anderer Knospenarchitektur) kleiner ist (ausser fast allen Hamamelideae). Zumindest zwischen *Euptelea polyandra* und *Sycopsis sinensis*, deren Phänologie ich aus eigener Anschauung kenne, gibt es zur Blütezeit noch weitere Gemeinsamkeiten: Die Antheren sind meist rot. Die Blüten sind abwärts gerichtet, indem sich bei *Sycopsis sinensis* (mit reduzierten Blütenstielen) der ganze Blütenstand in diese Lage begibt, während sich bei *Euptelea polyandra* (mit gut entwickelten Blütenstielen) jede Blüte einzeln nach unten biegt, wobei sich die Blütenstandachse selber nicht krümmt. Die Antheren hängen dann an ihren elastischen (nicht schlaffen) Filamenten zur Blüte hinaus und werden vom Wind bewegt.

Damit ist der den drei Gattungen gemeinsame eigenartige Merkmalskomplex in Phänologie und Blütenform analysiert, der zu den Vermutungen über eine nähere Verwandtschaft vor allem Anlass gegeben hat. Es ist nochmals hervorzuheben, dass viele dieser Einzelmerkmale zu einem Netz funktioneller Beziehungen verknüpft zu sein scheinen, in dem Sinn, dass etwa die äusserlich sichtbaren Einzelheiten in der ontogenetischen Entwicklung der Gesamtgestalt harmonisch (ökologisch günstig?) aufeinander abgestimmt sind. Wir müssen jedenfalls mit dieser Annahme rechnen. Und wenn sie richtig ist, verringert sich das Gewicht der einzelnen gemeinsamen Züge für die systematische Beurteilung. Zur Abklärung der Verwandtschaft bleiben dann noch andere Merkmale zu prüfen und zu vergleichen, von denen anzunehmen ist, dass sie nicht unmittelbar in dieses Funktionsgefüge hineingehören. Dunkel bleibt jedenfalls auch, wie in jedem Fall ein solches Beziehungssystem im einzelnen phylogenetisch entstanden ist, und damit eben auch die Frage nach den Ahnenformen.

Sozusagen als Gegenstück zu den drei besprochenen Beispielen habe ich noch drei weitere ausgewählt, die unter sich nicht näher verwandt sind: *Hamamelis japonica* Sieb. et Zucc. var. *zuccariniana* Gumbel., *Stachyurus praecox* Sieb. et Zucc. und *Abeliophyllum distichum* Nakai (Fig. 98–100). Sie stimmen mit den ersten in der frühen Blütezeit überein, weichen aber dadurch ab, dass die Überwinterungseinheiten Einzelblüten sind. Das Perianth ist gut ausgebildet, Knospenhüllorgane sind die Kelchblätter. Das Gynoecium ist in der Entwicklung schon weiter fortgeschritten. Stamina sind 8, 4 oder 2 vorhanden, in diesen Fällen alles konstante Zahlen. Die Antheren sind rundlich oder etwas länglich, ohne ausgeprägte Konnektivspitze. Die Blüten sind im wesentlichen radiärsymmetrisch. Ein Vergleich der abgebildeten Blütenlängsschnitte beider Gruppen zeigt deutlich den Unterschied in räumlicher Verteilung und Grössenverhältnissen der einzelnen Organe.

2. Stellung innerhalb der Magnoliales

Für die Familien, die hier mit *Euptelea* verglichen werden sollen, habe ich meist nur neuere und zusammenfassende Arbeiten berücksichtigt, zudem meist nur solche Merkmale, die innerhalb der betrachteten Gruppen variieren und auch \pm gleichmässig untersucht sind.

Blütentriebe, Blütensymmetrie

Dass der Scheitel des Blütenstandes vegetativ weiterwächst (z. T. allerdings schon präfloral), finden wir auch bei Winteraceen, Schisandraceen und *Illicium* (Parkin,

1914; Tucker, 1959; Troll, 1960). Während bei *Euptelea* die meisten Blüten vorblattlos sind, werden sie bei *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. von einem Vorblatt begleitet, bei *Kadsura japonica* (L.) Dun. und *Illicium anisatum* L. von mehreren kleinen Schuppen. Bei *Drimys winteri* J. R. et G. Forst. und anderen sind die einzelnen Blütenachsen unter sich wieder verzweigt, während sich etwa *D. lanceolata* (Poir.) Baill. (Tucker und Gifford, 1966 a) genau gleich verhält wie *Euptelea*. Sogar die Bilateralsymmetrie der Blüten, auf die Tucker und Gifford als «particularly unusual feature among primitive families» noch besonders hinweisen, ist bei *D. lanceolata* so ausgeprägt wie bei *Euptelea* und nach meinen vorherigen Ausführungen auch verständlich: *D. lanceolata* blüht sogar schon früher als *Euptelea*, nämlich Ende Februar oder im März, und die Blüten sind in den Winterknospen darum schon gross und fertig ausgebildet. Auch beim Ende April blühenden *Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc. machen Pervukhina und Yoffe (1962) auf die anfängliche Zygomorphie der Blüten und ein «Raumökonomieprinzip» aufmerksam. Die Blütenstände sind hier aber nicht «interkalar», sondern tragen gewöhnlich sogar eine Endblüte (Wagner, 1903; Nast und Bailey, 1945; Pervukhina und Yoffe, 1962). *Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc. blüht Ende März. Seine Blütenstände sind razemös, meist armlütig. Die männlichen Blüten sind in der Knospe ebenfalls zygomorph, die weiblichen bestehen ohnehin nur aus einem Karpell.

Blütenbau

Die *Euptelea* den Blütenständen nach ähnlichsten Taxa weichen gerade durch die getrenntgeschlechtigen Blüten wieder von ihr ab (Schisandraceen, *Cercidiphyllum*, Winteraceen: *Drimys* Sect. *Tasmannia*). Durch völliges Fehlen des Perianths stimmt *Euptelea* mit *Cercidiphyllum* und *Trochodendron* überein. Die übrigen Taxa sind entweder heterochlam oder homochlam (Hiepkco, 1965). Bei *Trochodendron* steht jedes Staubblatt auf einem eigenen kleinen «Torus». Bei *Cercidiphyllum* bildet sich an der Basis der männlichen Blütenstände eine Artikulationsstelle.

Das äusserliche Verhalten des Androeciums ist wohl bei *Cercidiphyllum* am ähnlichsten dem von *Euptelea* (Stamenzahl 8–13: Swamy und Bailey, 1949; Antheren blassrot, langgestreckt, mit ausgeprägter Konnektivspitze, während der Anthese ebenfalls hängend, aber nicht wegen Krümmung des Blütenstiels, sondern weil hier die dünnen Filamente schlaff sind).

Karpellformen, die zumindest äusserlich an *Euptelea* anklingen, finden wir vor allem bei Schisandraceen, Winteraceen und *Degeneria*. *Trochodendron* und *Tetracentron* stehen schon wegen ihrer Synkarpie mehr abseits. Ein stielartiger Abschnitt, der das Ovar trägt, und Fehlen eines Griffels sind die gemeinsamen äusserlichen Merkmale mit den drei genannten Familien. Besonders *Drimys stipitata* Vickery mit relativ langen Karpellstielen ist hier zu erwähnen (Nast und Bailey, 1946). So lang und dünn wie bei *Euptelea* sind die Karpellstiele sonst allerdings wohl nirgends. *Euptelea* ist hierin etwa mit der Ranunculacee *Thalictrum aquilegifolium* L. vergleichbar. In jüngeren Stadien (vor der Anthese), wo der Stiel noch relativ wenig entwickelt und die Abflachung noch nicht ausgeprägt ist (Fig. 31), erscheint die Ähnlichkeit mit gewissen Winteraceenkarpellen noch augenfälliger.

Die Karpelle sind in allen diesen Fällen peltat gebaut mit ausgeprägtem schlauchförmigem Abschnitt, wie zum Teil auch ontogenetisch nachgewiesen wurde (Lein-

Leinfellner, 1965, 1966 a–d; Tucker, 1959; Tucker und Gifford, 1966 b; Sampson, 1964; Swamy, 1949). Ebenso gleichen einander alle diese Taxa durch ihren \pm stark ausgeprägten Narbenwulst, der als zusammengedrückter, sehr papillöser Kranz den Ventralpalt rings umsäumt. Im einzelnen sind dann freilich auch Unterschiede zu verzeichnen: Die dorsale Ausbuchtung der Karpelle beruht bei *Euptelea* vor allem auf der interkalar-dorsalen Flügelbildung. In den andern Verwandtschaftskreisen, besonders deutlich bei *Drimys* Sect. *Wintera*, ist auch die Karpelhöhle in diese Ausbuchtung mit einbezogen, so dass die von Leinfellner (1966 a) beschriebene «O-förmige Plazenta» entstehen kann. Der Querschnittsumriss auf Ovarniveau ist zudem einigermaßen kreisförmig (keine Flügelbildung). Den relativ späten Verschluss des Ventralpalt (hier selten bei der Anthese noch offen) hat *Euptelea* gemeinsam zum Beispiel mit *Degeneria* (Bailey und Smith, 1942; Swamy, 1949), *Schisandra* (Eames, 1961; Leinfellner, 1966 d) und Winteraceen (Eames, 1961).

Entwicklungsgeschichtlich genau untersucht wurden erst die Blüten beziehungsweise Karpelle von *Drimys winteri* J. R. et G. Forst. var. *chilensis* (DC.) A. Gray (Tucker, 1959) und *D. lanceolata* (Poir.) Baill. (Tucker und Gifford, 1966 b), so dass darin noch zu wenig Vergleichsmöglichkeiten innerhalb der uns hier interessierenden Magnolialesgruppe verfügbar sind. Es lässt sich nur sagen, dass die Formbildung am Anfang der Entwicklung bei *Euptelea* nicht wesentlich abweicht.

Später, besonders nach der Anthese, treten die Unterschiede, nicht nur in der äusseren Form, sondern auch anatomisch und histologisch, in Zusammenhang mit der verschiedenen Ausbildung der Früchte, stärker hervor. Bei *Cercidiphyllum*, *Illicium*, *Trochodendron* und *Tetracentron* bleiben die Früchte trocken und bilden Bälge oder Balgkapseln. Einzig bei *Euptelea* entstehen Schliessfrüchtchen und – mit der Anemochorie zusammenhängend – eben die Karpellflügel und insgesamt die kleinen, leichten Früchtchen mit wenigen Leitbündeln. Die Früchte der Schisandraceen, Winteraceen und Degeneriaceen werden dagegen fleischig. Sie entwickeln verhältnismässig dicke Karpellwände mit reichlicher Leitbündelversorgung. Auswüchse der Karpellinnenwand werden zur Fruchtpulpa (vgl. *Degeneria*: Swamy, 1949; *Pseudowintera*: Bhandari, 1964; *Drimys*: Leinfellner, 1965); bei *Schisandra* entsteht eine «falsche Scheidewand» (Ozenda, 1949; Leinfellner, 1966 d). Viele Karpelle je Blüte mit wenigen Samenanlagen finden wir ausser bei *Euptelea* auch bei Schisandraceen und *Illicium*, während sich andererseits *Degeneria*, *Cercidiphyllum* und manche Winteraceen durch ein einziges Karpell mit vielen Samenanlagen auszeichnen. *Trochodendron* und *Tetracentron* haben mehrere Karpelle und zahlreiche Samenanlagen. Die Samenanlagen flankieren lateral den Ventralpalt, können aber noch ein Stück weit in den aszidiaten Abschnitt hinunterreichen (z.B. *Drimys*, *Schisandra*: Leinfellner, 1966 a, d). Auch bei *Euptelea* sitzen die Samenanlagen lateral, und die meist einzige bei *E. polyandra* entspringt in fortgeschrittenem Stadium dem «aszidiaten» Abschnitt. Möglicherweise ist die Karpellinvolution am untern Ende des Ventralpalt besonders stark wirksam, so dass die Samenanlagen hier scheinbar am weitesten vom Karpellrand entfernt sind und «tief unten in der Schlauchzone» sitzen. Bei *Illicium* ist die einzige Samenanlage genau median gestellt.

Zum Leitbündelverlauf: In den hier betrachteten Familien mit aufgewölbter Dorsalpartie der Karpelle gehen teilweise Dorsal- und Ventralbündel apikal in einem Bogen sozusagen ineinander über oder sind zumindest durch Seitenäste apikal miteinander verbunden (z.B. *Euptelea*, *Drimys*: Bailey und Nast, 1943; *Degeneria*: Swamy,

1949, *Pseudowintera*: Bhandari, 1964). Die Karpelle, welche zu fleischigen Früchten werden und viele Samenanlagen enthalten, zeigen wohl in der Regel \pm zahlreiche, horizontale bis schräge Verbindungen zwischen Dorsal- und Lateralbündeln, so dass eine Art Maschenwerk entsteht. Die Samenanlagen werden dabei teils von Dorsal-, teils von Lateralästen versorgt (z.B. *Schisandra*: Ozenda, 1949, Leinfellner, 1966 d; Winteraceen: Bailey und Nast, 1943; *Degeneria*: Swamy, 1949). Für *Euptelea* trifft das nicht zu. Schliesslich ist noch als Parallele zu *Euptelea* zu erwähnen, dass bei *Drimys winteri* var. *chilensis* (Leinfellner, 1966 a) Dorsalmedianus und Laterales miteinander zu einem einheitlichen, konzentrischen Bündel in der Stielzone verschmelzen, ähnlich auch bei *Schisandra grandiflora* Hook. f. et Thomson (Leinfellner, 1966 d).

Embryologie

Mehr als 4 Zellschichten ausserhalb des mikrosporogenen Gewebes wie bei *Euptelea* (hier 5–6) sind auch bei andern hier aktuellen Taxa der Magnoliales zu finden: Schisandraceen, Winteraceen, *Degeneria* (insgesamt 5–7; vgl. Swamy, 1949, 1952; Bhandari, 1964; Bhandari und Venkataraman, 1968; Kapil und Jalan, 1964; Davis, 1966). Ein zelluläres, meist 2kerniges Tapetum ist in unseren Magnolialesfamilien allgemein verbreitet, selten wurden auch mehrkernige Tapetumzellen beobachtet (*Schisandra grandiflora* Hook. f. et Thomson: Kapil und Jalan, 1964; *Pseudowintera axillaris* [J.R. et G.Forst.] Dandy: Sampson, 1964; *Illicium religiosum* Sieb. et Zucc.: Hayashi, 1960). Dass die Faserzellen mindestens stellenweise zu zwei bis mehreren übereinanderliegen oder sogar zwei bis mehrere Schichten bilden, zeigt – noch ausgeprägter als *Euptelea* – *Zygogynum bailloni* V. Tiegh.: Swamy, 1952; *Pseudowintera axillaris* (J.R. et G.Forst.) Dandy: Sampson, 1964; *P. colorata* (Raoul) Dandy: Bhandari, 1964; *Schisandra grandiflora* Hook. f. et Thomson: Kapil und Jalan, 1964. Die Pollenmutterzellen teilen sich in unseren Fällen, soweit bisher bekannt, überall simultan, und die Pollentetraden sind in der Regel tetraedrisch angeordnet (bei *Degeneria* meist isobilateral: Swamy, 1949). Ebenso wird der Pollen überall 2kernig entlassen (Brewbaker, 1967). Er ist monosulkat bei *Degeneria*, Winteraceen (bei Winteraceen auch in Tetraden beisammen bleibend), 3kolp(oid)at bei *Illicium*, *Cercidiphyllum*; bei Schisandraceen 3- oder 6kolp(oid)at. Zwischen Schisandraceen, *Illicium* und Winteraceen wurden aber Übereinstimmungen im Bau der Sexine festgestellt (Erdtman, 1952). Der Pollen von *Trochodendron* ist 3(–4)kolporoidat, von *Tetracentron* 3kolp(oroid)at, bei beiden die Sexine dicker als die Nexine. Bei den letztgenannten Familien ist der Pollen \pm mit dem von *Euptelea* zu vergleichen (Furchenzahl, retikulat Exine).

Anatrophe, krassinuzellate, bitegminate Ovula, einzelliges Archespor, zahlreiche Deckzellen, Polygonumtyp der Embryosackentwicklung, Porogamie, zelluläre Endosperm bildung (auch *Drimys winteri* J.R. et G.Forst.: Bhandari und Venkataraman, 1968, entgegen Strasburger, 1905), diese Merkmale hat *Euptelea* mit den mit ihr hier verglichenen Magnolialesfamilien gemeinsam, soweit überhaupt bekannt (*Tetracentron* ist embryologisch unbekannt). Vereinzelt Abweichungen: Mehr als eine Archesporzelle ist bei *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. beschrieben worden (Swamy, 1964), hier zum Teil auch bisporeische Embryosackentwicklung. Die Mikropyle wird bei Schisandraceen und *Cercidiphyllum* wie bei *Euptelea* von beiden Integu-

menten gebildet, bei Winteraceen und *Degeneria* nur vom inneren. Durchwegs ist (in den beschriebenen Fällen) wie bei *Euptelea* das innere Integument im reifen Embryosack etwa 2 bis 3, das äussere etwa 3 bis 7 bis 8 Zellen dick, also jedenfalls dicker als das innere (Vertreter der Schisandraceen, Winteraceen, *Cercidiphyllum*, *Degeneria*). An der Samenschalenbildung ist in der Regel vor allem das äussere Integument beteiligt, das sich in den verschiedenen Taxa verschieden differenziert, während das innere unbedeutend bleibt. Im Endosperm liegt die erste Zellwand bei unseren Familien allgemein quer (z. T. wird angegeben, dass die mikropylare Kammer grösser sei als die chalazale). Bei *Cercidiphyllum* (Swamy und Bailey, 1949), *Trochodendron* (Yoffe, 1965) und *Euptelea* werden auch bei den folgenden Teilungen vorwiegend Querwände gebildet, so dass das Endosperm zunächst lang und schmal wird. Über Endosperm-speicherstoffe sind Angaben zu dürftig. Der Embryo entwickelt sich nach dem Asteraceentyp bei Schisandraceen (Hayashi, 1963; *Schisandra*: Onagraceentyp: Kapil und Jalan, 1964), *Illicium* (Hayashi, 1963) und *Degeneria* (Swamy, 1949); bei *Cercidiphyllum* (Swamy und Bailey, 1949) und *Trochodendron* (Yoffe, 1965) wohl nach dem Caryophyllaceentyp, indem nach den Zeichnungen die Basalzelle des Proembryos nicht wesentlich zur Bildung des Embryos beizutragen scheint, also ähnlich wie bei *Euptelea*. Wie bei *Euptelea* ist ferner die Basalzelle bei *Cercidiphyllum* recht voluminös. Im ganzen fällt auf, dass die ersten Teilungsschritte auch innerhalb einer Art ziemlich variieren können (vgl. besonders Swamy, 1949; Kapil und Jalan, 1964). Die Untersuchungen sind aber teilweise noch zu lückenhaft für sichere Aussagen über die genaue Entwicklung. Der reife Embryo ist im Verhältnis zum Endosperm klein bei *Euptelea*, *Trochodendron*, *Tetracentron* (Bailey und Nast, 1945), *Schisandra* (Yoshida, 1962; Kapil und Jalan, 1964), *Degeneria* (Swamy, 1949), aber gross bei *Cercidiphyllum* (Swamy und Bailey, 1949).

Anatomie und Histologie des Holzes

Bailey und Smith, 1942; Bailey, 1944; Bailey und Nast, 1945, 1948; Swamy und Bailey, 1949; Swamy, 1949; Metcalfe und Chalk, 1950; Lemesle und Duchaigne, 1955; Lemesle, 1956

Winteraceen, *Trochodendron* und *Tetracentron* sind homoxyl, die übrigen hier betrachteten Familien wie *Euptelea* heteroxyl. Die Gefässe sind bei letzteren im allgemeinen einzeln, diffus angeordnet, bei *Cercidiphyllum* und *Illicium* besonders zahlreich (ähnlich *Euptelea*). Die Gefässglieder sind dünnwandig, eckig, eng bei allen hier berücksichtigten Heteroxylen, bei *Cercidiphyllum* und *Illicium* noch länger als bei *Euptelea*. Überall sind die Endwände schief bis äusserst schief, leiterförmig durchbrochen, bei *Illicium* mit noch zahlreicheren Sprossen (bis 150) als bei *Euptelea*, *Cercidiphyllum* und *Degeneria* im Mittel etwas weniger, Schisandraceen deutlich weniger, selten sogar überhaupt keinen. Ihre seitlichen Tüpfel sind (nach Lemesle) verschieden ausgebildet, überall wenigstens teilweise leiterförmig, bei *Illicium* auch fast rund, bei *Schisandra* unbehöft, bei *Cercidiphyllum* behöft oder unbehöft, sonst überall behöft, die Tüpfelkanäle bei *Illicium* und *Degeneria* zum Teil gekreuzt, den Hof nicht überragend; nach Metcalfe und Chalk sind sie aber bei Schisandraceen, *Illicium* und *Cercidiphyllum* überall leiterförmig bis gegenständig. Tracheiden sind überall mässig lang, mit Hoftüpfeln ähnlich wie bei *Euptelea*, *Degeneria* weicht etwas stärker ab. Auf die Tracheiden der homoxylen Taxa sei hier nicht näher eingegangen. Holzparenchym ist überall diffus, meist spärlich, bei den Homoxylen auch reichlicher;

apotracheal bei *Cercidiphyllum* (wie ja auch *Euptelea*), paratracheal bei Schisandraceen und *Illicium*; terminal bei Schisandraceen und *Cercidiphyllum*, teilweise auch Winteraceen. Die Markstrahlen sind überall heterogen, bei den Homoxylen und *Illicium* heterogen I, *Trochodendron* auch heterogen II A, *Cercidiphyllum* heterogen II B (Terminologie von Kribs, 1935). Im ganzen scheinen besonders bei den Homoxylen manche holzanatomischen Merkmale auch intraspezifisch stark zu variieren.

Weitere morphologisch-anatomische Merkmale

Bailey und Smith, 1942; Bailey und Nast, 1944, 1945, 1948; Swamy und Bailey, 1949; Ozenda, 1949; Metcalfe und Chalk, 1950; Benzing, 1967; Jalan, 1968

Unilakunäre, mehrspurige Knoten treffen wir sonst nur bei Schisandraceen (aber nur 3spurig). *Illicium* ist 1spurig, 1lakunär, *Cercidiphyllum* 3spurig, 3- oder 1lakunär, Winteraceen und *Tetracentron* sind 3spurig, 3lakunär, *Degeneria* 5spurig, 5lakunär, *Trochodendron* 1–7spurig, 1-multilakunär. Das Protoxylemstrangmuster (vgl. Benzing) ist meist offen wie bei *Euptelea*, geschlossen bei *Cercidiphyllum* und *Bubbia* (Winteraceae). Für die meisten Taxa wird dorsiventraler Laubblattbau angegeben. Armpalisaden wie bei *Euptelea* werden sonst nirgends erwähnt. Die Stomata sind bei *Cercidiphyllum* und *Illicium* vom Ranunculaceentyp wie bei *Euptelea*, bei Schisandraceen, Winteraceen und *Degeneria* vom Rubiaceentyp, bei *Trochodendron* und *Tetracentron* abweichend (Bondeson, 1952). Anders als bei *Euptelea* zeigt das Petiolusbündelsystem distal im Querschnitt einen oben offenen Bogen bei *Cercidiphyllum*, *Illicium*, *Tetracentron*, einen auch unten stellenweise unterbrochenen Bogen bei Schisandraceen, Winteraceen, *Trochodendron*, einen \pm geschlossenen Ring nur bei *Degeneria*. Ölzellen fehlen wie bei *Euptelea* auch bei *Cercidiphyllum* und *Trochodendron*. Randläufige Blattnervatur wie bei *Euptelea* kommt bei den übrigen Familien kaum vor, auch nicht bei den sommergrünen *Cercidiphyllum* und *Tetracentron*. Stipellos wie *Euptelea* sind die meisten (ausser *Cercidiphyllum* und *Tetracentron*). Die Phyllotaxis ist wie bei *Euptelea* meist 2/5 (Benzing, 1967: *Illicium*, *Schisandra*, *Drimys*, *Bubbia*; bei *Cercidiphyllum* $\frac{1}{2}$: dekussiert; bei *Degeneria* beträgt der Divergenzwinkel 50°). Im Gegensatz zu *Euptelea* entwickelt sich bei den übrigen Taxa Kork an der jungen Achse oberflächlich, bei *Drimys* sogar epidermal. Angaben über Perizykel und Phloem sind unvollständig. Über den Aufbau des Vegetationspunktes vergleiche man Gifford, 1950, wo aber keine Angaben über *Euptelea* stehen.

Chromosomenmerkmale, Inhaltsstoffe, geographische Verbreitung

Whitaker, 1933; Stone, 1965; Raven und Kyhos, 1965; Bostick, 1965; Hair und Beuzenberg, 1966; Stone und Freeman, 1968; Ehrendorfer, Krendl, Habeler und Sauer, 1968. – Bate-Smith, 1962; Kubitzki und Reznik, 1966. – Gupta, 1934; Smith, 1945 a, b, 1946, 1947, 1949; Ozenda, 1949; Suessenguth und Gall, 1953

Über die Phylogenie der Chromosomenzahlen bei den Magnoliales haben sich neuerdings Raven und Kyhos sowie Ehrendorfer et al. geäußert. Danach wird $x = 7$ als Basiszahl für die Magnoliales (und Angiospermen überhaupt) betrachtet, wovon die übrigen Zahlen durch Polyploidie und Dysploidie zustande gekommen seien. Wenigstens vorläufig sind manche Zahlenbeziehungen zwischen einzelnen Taxa noch ungesichert. $n = 14$ wie *Euptelea* zeigt zum Teil *Illicium* (neben $n = 13$: Stone, Stone und Freeman) und Schisandraceen (ebenfalls neben $n = 13$: Bostick).

Drimys Sect. *Tasmannia* hat $n = 13$, *D.* Sect. *Wintera*, *Pseudowintera*, *Belliolum* und *Bubbia* dagegen $n = 43$, *Zygogynum* $n = 86$, *Degeneria* $n = 12$. *Cercidiphyllum*, *Trochodendron* und *Tetracentron* haben $n = 19$. Die von Kubitzki und Reznik untersuchten Magnoliales zeichnen sich fast durchwegs aus durch das Fehlen des Flavonols Myricetin (u. a. *Euptelea*, Schisandraceen, *Illicium*, *Cercidiphyllum*, Winteraceen, *Trochodendron*, *Tetracentron*). Quercetin und Kämpferol enthalten in wechselnden Mengen wie *Euptelea* auch Schisandraceen, *Illicium*, *Cercidiphyllum* und *Trochodendron*. Bei Winteraceen und *Tetracentron* tritt Kämpferol etwas zurück zugunsten des Flavanols Dihydroquercetin, bei Winteraceen zum Teil auch der Flavone Luteolin und Apigenin. Cyanidin und Kaffeesäure werden ebenfalls für die meisten der untersuchten Gattungen angegeben (Bate-Smith). In ihrem heutigen Areal auf Ostasien beschränkt wie *Euptelea* sind noch *Cercidiphyllum*, *Trochodendron* und *Tetracentron*. Schisandraceen und *Illicium* kommen zusätzlich im Süden Nordamerikas vor. Die Winteraceen sind in Süd- und Zentralamerika, Ostaustralien und auf den westpazifischen Inseln beheimatet. *Degeneria* ist nur von den Fidschiinseln bekannt.

Systematische Stellung

Blütenentwicklung, Karpellbau und Embryologie (Pollenentwicklung, Bau der Samenanlagen, Embryosack- und Endospermentwicklung) bestätigen gut die schon früher aufgrund anderer Merkmale angenommene Zugehörigkeit der Eupteleaceen zu den Magnoliales. Schwieriger ist es, ihre Stellung innerhalb der Ordnung festzulegen, teils weil nicht alle Gruppen gleichmässig untersucht sind. Nach dem Grad der Ähnlichkeit aus der Zahl bekannter Merkmale scheinen mir Schisandraceen (vor allem Blütenstände, Karpelle, Embryologie) und *Cercidiphyllum* (vor allem Stamina, Embryologie, Holzanatomie) am nächsten zu stehen. Die Affinitäten zu andern Familien sind aber teilweise wohl auch nicht viel geringer.

3. Vergleich mit *Eucommia*

Blütentriebe, Blütenbau

Die auffälligen habituellen Übereinstimmungen zwischen *Euptelea* und *Eucommia* habe ich schon in Abschnitt V.1 beschrieben (interkalare Blütenstände, Blütensymmetrie, Perianthlosigkeit, Blütenstiel, Antherenform und -zahl, dann auch die frühe Blütezeit und die grosse Spanne zwischen Bestäubung und Befruchtung (nach Tang, 1962, ca. 1 Monat bei *Eucommia*); abweichend: getrenntgeschlechtige Blüten. Im Bau der weiblichen Blüten, der Gynoecien, treten aber grössere Unterschiede auf (Eckardt, 1956): Das Gynoecium von *Eucommia* ist bikarpellat, synkarp, pseudomonomer. Es entwickelt sich zwar – freilich natürlich als Gesamtheit – auch zu einer trockenen, geflügelten Schliessfrucht, wobei die Dorsalmediani ebenfalls zäusserst in den Flügeln liegen. Diese Frucht wird aber grösser als die einzelnen Früchtchen von *Euptelea*. So ist auch das Karpellgewebe mit viel zahlreicheren Leitbündeln versorgt. Die Narbenfläche ist wohl höckerig, aber nicht papillös durch Hervorwölbung der einzelnen Epidermiszellen, wie es für *Euptelea* und die betrachteten Magnoliales überhaupt charakteristisch ist. Im Gegensatz zu *Euptelea* werden auch keine einheitlichen Ventralmediani ausgebildet, obwohl auch *Eucommia* einen ausgeprägten schlauchförmigen Abschnitt im Gynoecium besitzt. Einige Übereinstimmungen im

Gynoeciumbau mit *Euptelea* seien aber auch noch angeführt: Deutliche Griffel fehlen, dafür ist das Gynoecium basal in einen zwar kurzen stielartigen Abschnitt verschmälert, in welchem freilich die Dorsal- und Lateralbündel nicht zu einem einheitlichen Strang verschmelzen. Unterhalb des Gynoeciums ist eine Artikulationsstelle ausgebildet. Nach Abbildung 1 bei Eckardt (1956) vereinigen sich die Lateralbündel apikal mit den Dorsales.

Embryologie

Eckardt, 1956, 1963; Tang, 1962

Antherenbau und Pollenentwicklung verhalten sich ähnlich wie bei *Euptelea* (5 bis 6 Zellschichten dicke Antherenwand, 2–6kerniges, zelluläres Tapetum, simultane Teilung der Pollenmutterzellen, tetraedrische Anordnung des jungen Pollens, Pollen im 2kernigen Zustand entlassen). Der Pollen ist 3kolporoidat und hat entfernte Ähnlichkeit mit dem von *Euptelea* (vgl. Erdtman, 1952; Kuprianova, 1965). Besonders bemerkenswert ist noch die stark entwickelte Faserschicht aus 2 bis 3 Zellagen, wie etwa bei Winteraceen und andeutungsweise bei *Euptelea*. Im Bau und der Entwicklung der Samenanlagen sind aber einige wesentliche Unterschiede gegenüber *Euptelea* festzustellen. Die anatropen Samenanlagen sind apotrop gestellt. Sie sitzen beide auf gleicher Höhe lateral am fertilen Karpell. Sie besitzen nur ein Integument und sind «zart krassinuzellat»: Der Nucellus ist relativ klein, wenigzellig und wird durch den heranwachsenden Embryosack gänzlich aufgebraucht, so dass dieser in Kontakt mit dem Integument kommt, ohne dass sich jedoch ein Endothel bildet. Meist entwickeln sich mehrere Makrosporenmutterzellen. Sie führen teilweise auch die Meiose durch, aber nur ein einziger Embryosack liefert gewöhnlich Endosperm und Embryo. Wie bei *Euptelea* entsteht der Embryosack nach dem Polygonumtyp. Chalazogamie wurde neben Porogamie festgestellt. Wie bei *Euptelea* treten verzweigte Pollenschläuche auf. Ebenso entwickelt sich das Endosperm zellulär. Von den zwei Samenanlagen wird – im Gegensatz zur ebenfalls biovulaten *Euptelea pleiosperma* – nur ein Same reif. Abweichend von *Euptelea* ist der Embryo im reifen Samen gross.

Anatomisch-histologischer Bau des Holzes

Tippo, 1940; Varossieau, 1942; Metcalfe und Chalk, 1950

Die sehr zahlreichen Gefässe (250–350/mm²) sind meist einzeln, etwas ringporig bis zerstreutporig angeordnet. Die Gefässglieder sind eckig, sehr eng (25–35 μ), im Mittel 0,4 mm lang; ihre Endwände sind schief, die Perforationen alle einfach; ihre seitlichen Tüpfel sind meist wechselständig, auch gegenständig, behöft, ähnlich auch die Tüpfel in Berührung mit Holzparenchym und mit Markstrahlen; in den Gefässelementen sind Spiralverdickungen vorhanden. Daneben kommen dickwandige, kurze (0,8 mm) Tracheiden vor mit kleinen Hoftüpfeln. Holzparenchym ist reichlich vorhanden; es ist apotracheal, terminal, diffus. Die Markstrahlen sind 1–2reihig, zwischen heterogen II B und homogen I.

Weitere Merkmale

Die Laubblätter sind dorsiventral gebaut. Die Stomata sind vom Ranunculaceentyp. Die Haare sind einfach, 1zellig. Am distalen Ende des Petiolus bilden die Bündel eine

einheitliche, nach oben offene Rinne. Nur ein Spurstrang zieht in den Knoten hinein. Ca-Oxalat wurde nicht gefunden. Die Phyllotaxis ist spiralig (2/5 bis 3/8), die Vernation kurvativ. Die Seitennerven der Spreite sind nicht randläufig. Stipeln fehlen. An der jungen Achse bildet sich das Korkgewebe epidermal. Der Perizykel ist meist kontinuierlich. Eigenartig sind die Milchsafschläuche in Achse und Blatt. Die Chromosomenzahl beträgt $n = 17$ (Darlington und Janaki Ammal, 1945). Bate-Smith (1962) stellte in den Blättern Quercetin, Kämpferol, Kaffeesäure und Cyanidin fest. *Eucommia* ist heute auf die Gebirge Zentralchinas beschränkt, ist aber durch Fruchtreste aus dem Tertiär Europas und Nordamerikas belegt (Gothan und Weyland, 1964).

Systematische Stellung

Eucommia hat zahlreiche Merkmale mit *Euptelea* gemeinsam, besonders im Aufbau der Blütentriebe, im Bau der (männlichen) Blüten, teils auch in der Holzanatomie und in phenolischen Inhaltsstoffen. Auf der andern Seite finden wir aber wesentliche Abweichungen, vor allem im Bau des Gynoeciums, in Bau und Stellung der Samenanlagen, aber auch in gewissen holzanatomischen Merkmalen. Zudem beruht die äusserliche Ähnlichkeit der Blüten wahrscheinlich bis zu einem gewissen Grad auf Konvergenz, wie ausgeführt. Damit entfernt sich *Eucommia* nun nicht nur von *Euptelea*, sondern von den Magnoliales überhaupt, und ist darum als ganz isoliertes Taxon, vielleicht in der Nähe der Urticales, zu betrachten (Varossieau, 1942; Eckardt, 1956).

4. Vergleich mit Hamamelidaceen

Literaturangaben bei Endress (1967)

Blütentriebe, Blütenbau

Die ausserordentliche habituelle Ähnlichkeit der Blütenstände und Blüten etwa von *Sycopsis sinensis* und *Euptelea* wurde schon in Abschnitt V. 1 beschrieben. In Einzelheiten gibt es aber entscheidende Abweichungen. Die Blütenstände der Hamamelidaceen – zwar auch razemös – sind nie «interkalar». Sie besitzen einen vegetativen Unterbau, während bei *Euptelea* sozusagen ein vegetativer «Überbau» vorkommt. Ein Kelch ist – zumindest bei den uns hier interessierenden Hamamelidoideen – ausser bei *Distylium* immer vorhanden, oft allerdings reduziert. Das Gynoecium ist durchgehend dimer, synkarp, meist mit langen, freien Griffeln, aber ohne stielartig verschmälerten Abschnitt an der Basis. Das Narbengewebe ist meines Wissens niemals papillös wie bei den betrachteten Magnoliales, sondern nur höckerig wie bei *Eucommia*, auch bei den Gattungen mit sehr grosser Narbenfläche, wie etwa *Sycopsis*, *Parrotia*, *Distylium*, *Eustigma*, *Fortunearia*, *Sinowilsonia*. Der morphologisch-anatomisch-histologische Bau des Gynoeciums bei den Hamamelidoideen ist auffallend einheitlich und deutlich von *Euptelea* verschieden. Die Zahlenverhältnisse der Blütenorgane sind bei den Hamamelidaceen im allgemeinen konstant, aber gerade bei den apetalen Gattungen *Fothergilla*, *Parrotiopsis*, *Parrotia*, *Sycopsis* variabel (Kelch und Androeium), also eine Annäherung an die Verhältnisse bei *Euptelea* und den betrachteten Magnoliales.

Embryologie

Die Antherenwand ist bei *Hamamelis virginiana* L. 4 bis 5 Zellschichten dick (Shoemaker, 1905). Das Tapetum wird 2–3kernig und bleibt zellulär. Die Pollenmutterzellen teilen sich meist simultan. Der Pollen wird im 2kernigen Zustand entlassen. Ähnliches hat Tong (1930) bei *Corylopsis spicata* Sieb. et Zucc. festgestellt. Der Pollen der Hamamelidaceen (Erdtman, 1952) ist 3kolp(oriod)at (gelegentlich 6rugat), mit dünner Exine und OL-Muster (vgl. *Sycopsis griffithiana* Oliv.), *Euptelea* in manchen Zügen gleichend (Chang, 1964). Die bei den Hamamelidoideen meist einzige Samenanlage je Karpell ist anatrop, bitegminat, krassinuzellat; ihre Orientierung ist hängend und wohl meist intermediär zwischen apotrop und epitrop. Nach Shoemaker (1905) ist zur Zeit des 8kernigen Embryosackes das innere Integument etwa 3 Zellen dick, das äussere etwa 8. Im Gegensatz zu *Euptelea* ist das Archespor mindestens teilweise mehrzellig (Shoemaker, Tong). Auch sind gelegentlich mehrere Makrosporenmutterzellen zu beobachten (Tong; Flint, 1959). Der Embryosack entwickelt sich nach dem Polygonumtyp. Der Pollenschlauch dringt durch die Mikropyle in den Nucellus ein. Zwischen Bestäubung und Befruchtung liegt eine Zeit von 7 bis 10 Tagen bei *Liquidambar styraciflua* L., von 5 bis 7 Monaten bei *Hamamelis virginiana* (Shoemaker). Im Gegensatz zu *Euptelea* und praktisch allen untersuchten Taxa der hier aktuellen Magnolialesgattungen ist die Endosperm bildung bei den hierin bekannten Hamamelidaceen nukleär (Shoemaker, Tong). Angaben über die Embryogenese sind allzu lückenhaft. Wie bei *Euptelea* ist bei *Hamamelis virginiana* die Basalzelle des Proembryos vergrössert. Hier kommen im Endosperm auch Proteinkörner und Öltropfen vor, aber keine Stärke, ähnlich wie bei *Euptelea*. Der Embryo ist aber relativ gross.

Anatomisch-histologischer Bau des Holzes

Die zahlreichen Gefässe (meist 50–100/mm²) stehen meist einzeln. Die Gefässglieder sind dünnwandig, eckig, eng (im Mittel 32 μ), mittel bis sehr lang; die Endwände sind sehr schief, leiterförmig durchbrochen, mit meist weniger als 20 Sprossen; ihre seitliche Tüpfelung ist meist intermediär und gegenständig, vereinzelt auch leiterförmig, gewöhnlich unbehöft; Tüpfel in Berührung mit Markstrahlen oder Holzparenchym meist weit, horizontal gestreckt, mit oder ohne Hof. Neben den Gefässen kommen dickwandige Tracheiden vor mit grossen, deutlich behöften Tüpfeln. Das Holzparenchym ist meist diffus, apotracheal, manchmal spärlich. Die Markstrahlen sind meist 1–3reihig (heterogen II A und B, III, selten I).

Weitere Merkmale

Die Knoten sind 3lakunär, 3spurig. Die Laubblätter sind dorsiventral gebaut, oft distich angeordnet, stipuliert, bei den sommergrünen Taxa mit randläufiger Fiedernervatur und gezähnt; die Vernation ist konduplikativ-plikativ; die Stomata sind vom Rubiaceentyp, möglicherweise zum Teil auch vom Ranunculaceentyp. Die Leitbündel am distalen Ende des Petiolus bilden meist einen einheitlichen, konzentrischen Ring. Im Parenchym kommen Ca-Oxalat-Einzelkristalle und Drusen vor. Bei den Hamamelidoideen sind Sternhaare verbreitet. Kork entsteht in der jungen Achse supepidermal. Der Perizykel ist ein kontinuierlicher und gemischter Sklerenchymring. Bei den

bisher untersuchten Hamamelidoideen kommt einheitlich die Chromosomenrundzahl $x = 12$ vor, für *Liquidambar* wurde $x = 15$ und 16 angegeben. Das Auftreten von Myricetin in den Laubblättern (Reznik und Egger, 1960) ist für die Hamamelidaceen charakteristisch. Ihren Verbreitungsschwerpunkt haben die Hamamelidaceen in Ostasien; weitere Taxa sind heute in Nord- und Mittelamerika, in Südafrika, Madagaskar und Australien vertreten, im Tertiär auch in Europa.

Systematische Stellung

Als Gemeinsamkeiten zwischen Hamamelidaceen und Eupteleaceen können vor allem genannt werden: die äusserliche Form der Blüten (*Sycopsis sinensis* Oliv. und *Parrotia persica* C. A. Mey.), besonders der Stamina, gewisse Merkmale der Pollenstruktur und der Entwicklung des weiblichen Gametophyten sowie der Bau des sekundären Xylems. Im Gegensatz dazu gibt es aber mehrere entscheidende Unterschiede zwischen den beiden Familien, wie zum Beispiel der Bau der Blütentriebe oder der Karpelle. In einer ganzen Reihe von Merkmalen weichen die Hamamelidaceen aber nicht nur von der einen Familie der Eupteleaceen ab, sondern sogar von der Mehrzahl der Magnoliales (vor allem der hier betrachteten Familien) überhaupt und nähert sich dafür darin gewissen Rosalesgruppen (im Umfang von Schulze-Menz, 1964). Solche Merkmale müssen um so mehr auffallen, je exakter sie auf eine der beiden Ordnungen beschränkt sind. Dazu gehört etwa:

- Synkarpie (aber auch *Trochodendron*, *Tetracentron*, *Zygogynum*);
- feste Zahl von Blütenteilen (aber auch *Tetracentron*), insbesondere das durchweg dimere Gynoecium (eine Ausnahme in Kelch und Androecium machen freilich gerade manche apetalen Hamamelidaceen, die *Euptelea* besonders stark gleichen);
- Vorkommen eines Blütenbechers (zwar auch bei einigen Magnolialesfamilien, aber nicht bei den hier aktuellen);
- Fehlen von Narbenpapillen
- Vorkommen von Stipeln (allerdings auch bei einigen Magnoliales);
- Vorkommen von Sternhaaren (bei Magnoliales selten, Hummel und Staesche, 1962);
- mehrzelliges Archespor (bei den hier betrachteten Magnolialesfamilien nur einmal von *Schisandra* beschrieben und teilweise von drei andern Familien der Magnoliales: Monimiaceen, Calycanthaceen, Lauraceen, während es bei den krassinuzellaten Rosalesfamilien häufiger mehrzellig ist, vgl. Subramanyam, 1962; Davis, 1966);
- nukleäre Endosperm bildung (bei Magnoliales – soweit bekannt: Subramanyam, Davis – fast durchweg fehlend, dagegen bei den Rosales ungleich häufiger);
- Vorkommen von Myricetin (bei den Magnoliales fast ausnahmslos fehlend, hingegen bei den Rosales weiter verbreitet, Bate-Smith, 1962; Hegnauer, 1966; Kubitzki und Reznik, 1966; Jay, 1968).

Auf der andern Seite gibt es nur wenige Merkmale, in denen *Euptelea* gewissen Hamamelidaceen nähersteht als den besprochenen Magnoliales: die für die sommergrünen Hamamelidoideen charakteristische randläufige Laubblattnervatur und die an *Sycopsis* erinnernde Staubblattform. Recht viel Gemeinsames ist auch für Vertreter beider Ordnungen, der Magnoliales und Rosales, charakteristisch und zum Teil

auch viel weiter verbreitet unter den Angiospermen, zum Beispiel manche embryologischen Daten der Pollen- und Embryosackentwicklung, der Bau der Samenanlagen, der Bau des sekundären Xylems und weitere anatomische Merkmale. Solche Merkmale bestätigen nur die nahe Verwandtschaft der Angiospermentaxa untereinander, bei denen sie auftreten, helfen aber zur Gruppenbildung innerhalb der beiden Ordnungen nicht weiter.

5. Schluss

Mit ihren perianthlosen Blüten steht *Euptelea* innerhalb der Magnoliales etwas abseits. Obwohl die Blüten darum verhältnismässig weniger Vergleichsmerkmale liefern als solche mit Kelch und Krone, weist das sehr charakteristisch gebaute Gynoecium doch deutlich auf Magnolialesverwandtschaft hin. Wir können zum Beispiel *Magnolia* und *Euptelea* (ihren Blüten nach) als zwei Extreme innerhalb der Magnoliales betrachten, die zwar durch mehrere Zwischenglieder anschaulich miteinander verbunden sind, jedoch nicht durch eine kontinuierliche Übergangsreihe: Denn diese als altertümlich taxierten (oft mono- oder oligotypischen) Familien sind voneinander meist gut abgegrenzt.

Hier ist noch die Frage von Interesse, ob die Perianthlosigkeit bei den Magnolialesgattungen *Euptelea*, *Cercidiphyllum* und *Trochodendron* primär oder sekundär sei (vgl. Eames, 1961): Zu dem oben besprochenen, eben wahrscheinlich konvergenten Merkmalskomplex gehört unter anderem ein unbedeutendes (oder fehlendes) Perianth. Auf seiten der Hamamelidaceen, bei *Sycopsis sinensis*, ist es als Rudiment noch vorhanden und doch wohl mit einiger Sicherheit von den besser ausgebildeten Perianthien anderer Gattungen dieser Familie herzuleiten, also als Reduktionsform zu werten. Parallel dazu kann man sich die Entwicklung unter den Magnoliales bis zu *Euptelea* vorstellen, so dass demnach auch hier die Perianthlosigkeit sekundär wäre. Dieser Schluss beruht aber rein auf Analogie zu den Hamamelidaceen und kann nicht etwa durch morphologische Resultate gestützt werden, die an der rezenten *Euptelea polyandra* gewonnen wurden, wie ich früher ausgeführt habe. Eames (1961) glaubt für *Euptelea* und *Cercidiphyllum* dasselbe, *Trochodendron* sieht er aber als wahrscheinlich primär perianthlos an, ohne seine Meinung jedoch zu begründen. Ich möchte eher das Gegenteil vermuten, da ja auch hier die Knospenarchitektur und Phänologie *Euptelea* etwas gleicht. Man darf nicht aus der mit einiger Sicherheit besonders primitiven Homoxylie auch auf Primitivität der übrigen Merkmale schliessen.

Im ganzen lässt sich also sagen, dass *Euptelea* den Hamamelidaceen verhältnismässig viel ferner steht als den Magnolialesfamilien. Ja die Gattung ist nicht einmal geeignet, den Anschluss der Hamamelidaceen an die Magnoliales zu vermitteln. Die «Hamamelidales» scheinen doch besser bei den Rosales eingeordnet zu werden. Die Entscheidung, ob die «Hamamelidales» zu den Rosales oder den Magnoliales (oder anders ausgedrückt: ein Teil der Magnoliales zu den «Hamamelidales», vgl. Takhtajan) gehören, ist aber, genau genommen, nicht einfach ein «Entweder-Oder», sondern eigentlich nur ein «Mehr oder Weniger», da die beiden Ordnungen letztlich auch relativ nahe miteinander verwandt sind, vom Niveau der gesamten Angiospermen aus gesehen. Es fragt sich nur, ob es überhaupt eine heute noch feststellbare Brücke dazwischen gebe und wo diese Brücke zu suchen wäre, ob bei den Hamamelidaceen

unter den Rosales (für diesen Fall wären bei den Magnoliales besonders noch *Cercidiphyllum* und *Tetracentron* genauer zu prüfen, *Trochodendron* steht doch wohl zu sehr abseits), oder aber bei einer ganz anderen Gruppe. Es ist nun jedenfalls deutlich geworden, dass *Euptelea* nicht den «Hamamelidales» zugeordnet werden soll, wie es in den letzten Jahren wieder mehrfach geschehen ist (vgl. Einleitung), sondern vielmehr zu den Magnoliales gehört.

Zusammenfassung

1. *Euptelea polyandra* Sieb. et Zucc. wurde in Bau und Entwicklung der Blüten und Embryologie untersucht. Dabei konnten verschiedene bisherige Unsicherheiten geklärt und neue Merkmale beigebracht werden.

2. Bei der Bestäubung können der Wind und Insekten eine Rolle spielen. Die Blüten sind zwittrig, nicht polygam. Die ontogenetische Entwicklung lässt nichts von einem reduzierten Perianth erkennen: Der Toruswulst wird erst lange nach der Anlage der Stamina sichtbar. Er steht mit den Artikulationsstellen der Stamina in Zusammenhang und ist ähnlich auch bei andern Taxa mit einem Perianth zu beobachten. Die Entwicklungsgeschichte der Karpelle stimmt gut überein mit denen anderer Ranales s. l.: Aus einem anfangs halbkugeligen bis stiftförmigen Höcker entsteht das peltate Organ. Die meist einzige Samenanlage sitzt nicht genau median, sondern etwas lateral an der Karpellflanke, und zwar epitrop orientiert. Gewisse ontogenetische Merkmale lassen vermuten, dass ihre Stellung genau marginal am involuten Karpellrand ist (nicht submarginal-laminal). Die gestielten, griffellosen Karpelle mit einem ausgeprägten ringförmigen Narbenwulst um den Ventralpalt gleichen auffällig denen der Schisandraceen, Winteraceen und Degeneriaceen.

3. Die embryologischen Merkmale fügen sich gut in den Rahmen der übrigen Magnoliales ein. Einige Daten: Antherenwand 5–6schichtig, Tapetum 1–4kernig, zellulär, simultane Teilung der Pollenmutterzellen, Pollen zuerst tetraedrisch angeordnet, dann einzeln, 2kernig. Samenanlage anatrop, bitegminat, krassinuzellat, Lücke zwischen den Integumenten, Mikropyle von beiden Integumenten gebildet, Archespor einzellig, lineare Triade, Embryosack aus der chalazalen Makrospore nach dem Polygonumtyp entstehend, Porogamie wahrscheinlich, Endosperm zellulär, Keimung epigäisch. Auffällig ist die lange Latenzzeit zwischen Bestäubung und Befruchtung (ca. zwei Monate).

4. *Euptelea* wird mit den ihr ähnlichsten Magnolialesfamilien verglichen sowie mit *Eucommia* und den Hamamelidaceen, wobei auch weitere Merkmale ausser den hier untersuchten beigezogen werden. Die besondere habituelle Ähnlichkeit mit *Eucommia ulmoides* und der Hamamelidacee *Sycopsis sinensis* wird als mögliche Konvergenz gedeutet und begründet. Unter den Magnoliales scheint *Euptelea* nach der Gesamtheit der betrachteten Merkmale (mit besonderem Gewicht auf dem Blütenbau) den Schisandraceen und *Cercidiphyllum* am nächsten zu stehen. Die systematische Stellung der Eupteleaceen ist viel eher bei den Magnoliales als bei den «Hamamelidales». Die Familie kann auch nicht als Bindeglied zwischen den beiden Gruppen betrachtet werden.

Summary

1. Flower structure and development and embryology of *Euptelea polyandra* Sieb. et Zucc. are examined. Several uncertain features are clarified or corrected and new characters are described.

2. Pollination was observed to be done by wind or insects. The flowers are bisexual, not polygamous. There is no indication that the "torus" wall can be regarded as a reduced perianth. It develops only long after initiation of the stamens, and a similar structure is present in certain perianth bearing flowers. Possibly it is merely a phenomenon of stamen articulation. The peltate carpel emerging from a hemispherical primordium agrees well with that of other Ranalean groups. The adult carpel which is stalked, styleless, and provided with a ring-like stigmatic crest surrounding the ventral slit, is particularly suggestive of similar structures in Schisandraceae, Winteraceae and Degeneriaceae. The mostly single epitropous ovule is attached in a slightly lateral (not exactly median) position. Certain ontogenetic features appear to indicate an involute carpel and strictly marginal rather than submarginal-laminal placentation.

3. The embryological characters do not differ markedly from other Magnoliales. Some data: anther wall 5–6-layered; tapetum 1–4-nucleate, cellular; microspore mother cells dividing simultaneously; microspores tetrahedral, but solitary and 2-celled when shed; ovule anatropous, bitegminal, crassinucellar; gap between inner and outer integument; both the integuments forming the micropyle; a single hypodermal archesporial cell; linear triad; the chalazal megaspore giving rise to the embryo sac conforming to the Polygonum type; porogamy probable; endosperm ab initio cellular; germination epigeal. There is a remarkably long interval of 2 months between pollination and fertilization.

4. *Euptelea* is compared with similar families of Magnoliales, further with *Eucommia* and Hamamelidaceae. The peculiar habit that *Euptelea* has in common with *Eucommia ulmoides* and *Sycopsis sinensis* (Hamamelidaceae) is probably due to convergence. Evaluating all the characters considered, the taxonomic position of *Euptelea* seems to be nearest to Schisandraceae and *Cercidiphyllum*, i.e. it belongs to Magnoliales rather than "Hamamelidales" and it may not even be looked upon as a link between these two groups.

Anmerkung

Während des Drucks dieser Arbeit erschien eine Publikation von W. Leinfellner (Österr. bot. Z. 116: 159–166 [1969]), worin der Karpellbau von *Euptelea*, vor allem zur Zeit der Anthese, beschrieben wird. Die mitgeteilten Tatsachen decken sich im wesentlichen mit meinen Beobachtungen. Doch bleibt hier nochmals zu betonen:

1. Vermeintlich männliche Pflanzen tragen grundsätzlich Zwitterblüten. Eine Täuschung ist leicht möglich, da erstens die Samenanlagen während der Anthese erst primordial vorhanden sind (oder in manchen Karpellen fehlen) und zweitens die Karpelle bei uns in manchen Jahren überhaupt nicht ausreifen, sondern vorzeitig abfallen.

2. Ein Narbenkamm wie bei *Schisandra* und Winteraceen fehlt bei *Euptelea* nicht, nur entwickelt er sich erst nach der Anthese deutlich, in einem Stadium, das von Leinfellner nicht berücksichtigt worden ist.

3. Die Samenanlagen stehen nicht submarginal, sondern marginal am Karpell, wie die Ontogenese nahelegt. Damit weicht der Karpellbau von der Konduplikation nicht nur durch Peltation ab, sondern vor allem auch durch Involution.

Literatur

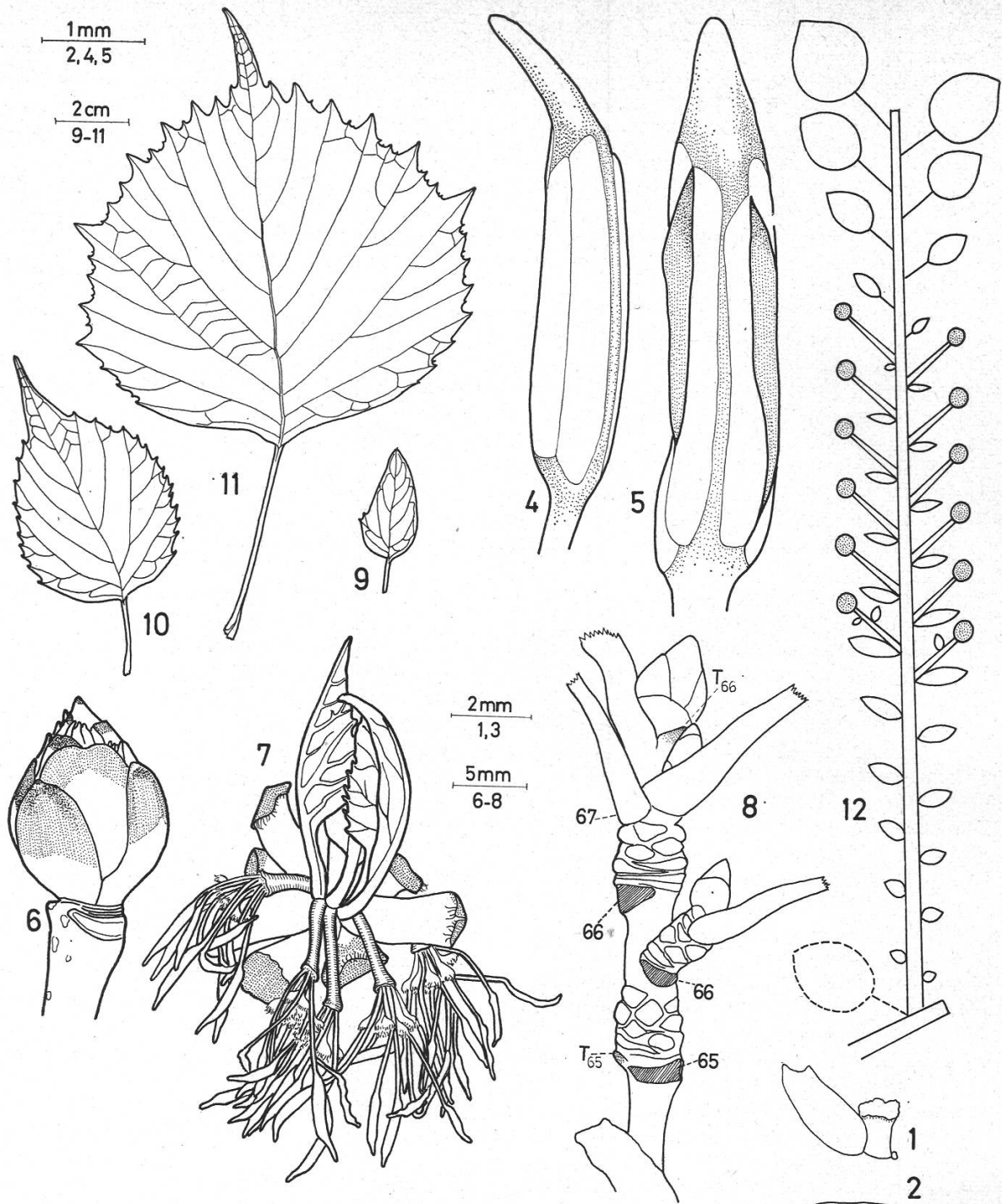
- Anliker J. 1949. *Euptelea polyandra* Sieb. et Zucc. Schweiz. Beitr. Dendrol. **1**, 28–32.
- Bailey I.W. 1936. The problem of differentiating and classifying tracheids, fiber-tracheids and libriform fibers. Trop. Woods **45**, 18–23.
- 1944. Comparative morphology of Winteraceae. III. Wood. J. Arnold Arbor. **25**, 97–103.
- und Charlotte G. Nast. 1943. II. Carpels. J. Arnold Arbor. **24**, 472–481.
- — 1944. IV. Anatomy of the node and vascularization of the leaf. J. Arnold Arbor. **25**, 215–221.
- — 1945. Morphology and relationships of *Trochodendron* and *Tetracentron*. I. Stem, root and leaf. J. Arnold Arbor. **26**, 143–153.
- — 1948. Morphology and relationships of *Illicium*, *Schisandra* and *Kadsura*. I. Stem and leaf. J. Arnold Arbor. **29**, 77–89.
- und A.C. Smith. 1942. Degeneriaceae, a new family of flowering plants from Fiji. J. Arnold Arbor. **23**, 356–365.
- und W.P. Thompson. 1918. Additional notes upon the Angiosperms *Tetracentron*, *Trochodendron*, and *Drimys*, in which vessels are absent from the wood. Ann. Bot. **32**, 503–512.
- Baillon H. 1868. Histoire des plantes 1. Paris.
- Bate-Smith E.C. 1962. The phenolic constituents of plants and their taxonomic significance. I. Dicotyledons. J. Linn. Soc. (Bot.) **58**, 95–173.
- Baum Hermine. 1952. Über die «primitivste» Karpellform. Österr. bot. Z. **99**, 632–634.
- Benzing D.H. 1967. Developmental patterns in stem primary xylem of woody Ranales. Amer. J. Bot. **54**, 805–820.
- Bessey Ch.E. 1915. Phylogenetic taxonomy of flowering plants. Ann. Mo. bot. Gard. **2**, 109–164.
- Bhandari N.N. 1964. Embryology of *Pseudowintera colorata*—a vesselless Dicotyledon. Phytomorphology **13**, 303–316.
- und R. Venkataraman. 1968. Embryology of *Drimys winteri*. J. Arnold Arbor. **49**, 509–524.
- Bondeson W. 1952. Entwicklungsgeschichte und Bau der Spaltöffnungen bei den Gattungen *Trochodendron* Sieb. et Zucc., *Tetracentron* Oliv. und *Drimys* J. R. et G. Forst. Acta Horti berg. **16**, 169–217.
- Bostick P.E. 1965. Documented chromosome numbers of plants 65:2. Sida **2**, 165–168.
- Brewbaker J.L. 1967. The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the Angiosperms. Amer. J. Bot. **54**, 1069–1083.
- Buchheim G. 1964. Magnoliales. Engl. Syllabus Pfl.Fam., 12. Aufl., **2**, 108–131. Berlin.
- Carniel K. 1963. Das Antherentapetum. Ein kritischer Überblick. Österr. bot. Z. **110**, 145–176.
- Chang T.-T. 1964. Pollenmorphologie der Hamamelidaceae und Altingiaceae. (Russ. m. engl. Zusammenf.). Acta Inst. Bot. Komarov, Ser. 1, Flora et Syst. Plant. Vasc. **13**, 173–227.
- Cronquist A. 1957. Outline of a new system of families and orders of Dicotyledons. Bull. Jard.bot. Bruxelles **27**, 13–40.
- Darlington C.D. und E.K. Janaki Ammal. 1945. Chromosome atlas of cultivated plants. 1st ed. London.
- Davis Gwenda L. 1966. Systematic embryology of the Angiosperms. New York, London, Sydney.
- Delpino F. 1870. Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale 2, 1. Atti. Soc. ital. Sci. nat. **13**, 167–205.
- Eames A.J. 1961. Morphology of the Angiosperms. New York, Toronto, London.
- Eckardt T. 1956. Zur systematischen Stellung von *Eucommia ulmoides*. Ber. dtsch. bot. Ges. **69**, 487–498.
- 1957. Vergleichende Studie über die morphologischen Beziehungen zwischen Fruchtblatt, Samenanlage und Blütenachse bei einigen Angiospermen. Zugleich als kritische Beleuchtung der «New Morphology». Neue Hefte z. Morph. **3**.
- 1963. Some observations on the morphology and embryology of *Eucommia ulmoides* Oliv. J. ind. bot. Soc. **42 A**, 27–34.
- 1964. Die natürliche Verwandtschaft bei den Blütenpflanzen. Umschau Wiss. Techn. **64**, 496–502.
- Ehrendorfer F., F. Krendl, E. Habeler und W. Sauer. 1968. Chromosome numbers and evolution in primitive Angiosperms. Taxon **17**, 337–353.
- Emberger L. 1960. In: M. Chadeffaud und L. Emberger: Traité de botanique (systématique) II. Paris.
- Endress P. 1967. Systematische Studie über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Hamamelidaceen und Betulaceen. Bot. Jb. **87**, 431–514.

- Engler A. 1892. Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik. 1. Aufl. Berlin.
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. (An introduction to palynology. I.). Stockholm.
- Flint F.F. 1957 a. Megasporogenesis and megagametogenesis in *Hamamelis virginiana* L. Virginia J. Sci. II, **8**, 185–189.
- 1957 b. Megasporogenesis and megagametogenesis in *Fothergilla gardeni* Murr. and *Fothergilla maior* Lodd. Trans. amer. microscop. Soc. **76**, 307–311.
- 1959. Development of the megagametophyte in *Liquidambar styraciflua* L. Madroño **15**, 25–29.
- Garrison Rhoda. 1949. Origin and development of axillary buds: *Betula papyrifera* Marsh. and *Euptelea polyandra* Sieb. et Zucc. Amer. J. Bot. **36**, 379–389.
- Gifford E.M. 1950. The structure and development of the shoot apex in certain woody Ranales. Amer. J. Bot. **37**, 595–611.
- Gothan W. und H. Weyland. 1964. Lehrbuch der Paläobotanik. 2. Aufl. Berlin.
- Grégoire V. 1938. La morphogénèse et l'anatomie morphologique de l'appareil floral. I. Le carpelle. La Cellule **47**, 287–452.
- Groppler R. 1894. Vergleichende Anatomie des Holzes der Magnoliaceen. Bibl. bot. **31**.
- Gundersen A. 1950. Families of Dicotyledons. Waltham, Mass.
- Gupta K.M. 1934. On the anatomy and theoretical significance of homoxylous Angiosperms. J. ind. bot. Soc. **13**, 71–101.
- Hair J.B. und E.J. Beuzenberg. 1966. Contributions to a chromosome atlas of the New Zealand flora. 7. Miscellaneous families. N.Z. J. Bot. **4**, 255–266.
- Hallier H. 1903. Über den Umfang, die Gliederung und die Verwandtschaft der Familie der Hamamelidaceen. Beih. bot. Zbl. **14**, 247–260.
- 1912. L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. Arch. néerl. Sci. exact. nat., Sér. III b (Sci. nat.), **1**, 146–234.
- Harms H. 1897. Über die Stellung der Gattung *Tetracentron* und die Familie der Trochodendraceen. Ber. dtsh. bot. Ges. **15**, 350–360.
- 1930. Hamamelidaceae. Die nat. Pfl.fam., 2. Aufl., **18 a**, 303–345, 487. Leipzig.
- Hayashi Y. 1960. On the microsporogenesis and pollen morphology in the family Magnoliaceae. Sci. Rep. Tôhoku Univ., IV. Biol., **26**, 45–52.
- 1963 a. The embryology of the family Magnoliaceae sens. lat. I. Megasporogenesis, female gametophyte and embryogeny of *Illicium anisatum* L. Sci. Rep. Tôhoku Univ., IV. Biol., **29**, 27–33.
- 1963 b. II. Macrosporogenesis, female gametophyte and embryogeny of *Schisandra repanda* Radlkofer and *Kadsura japonica* Dunal. Sci. Rep. Tôhoku Univ., IV. Biol., **29**, 403–411.
- Hegnauer R. 1966. Chemotaxonomie der Pflanzen. IV. Basel.
- Hemsley W.B. 1905. *Euptelea Franchetii* Van Tiegh. Hook. Ic. Pl. **28**, 2787.
- Hiepko P. 1965. Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae. Bot. Jb. **84**, 359–508.
- 1966. Das Blütendiagramm von *Drimys winteri* J.R. et G. Forst. (Winteraceae). Willdenowia **4**, 221–226.
- Hooker J.D. und T. Thomson. 1864. On the genus *Euptelea* Sieb. et Zucc. J. Proc. Linn. Soc. (Bot.), London, **7**, 240–243.
- Hu H.H. 1950. A polyphyletic system of classification of Angiosperms. Sci. Record, Peking, **3**, Nrn. 2–4, 221–230.
- Huber H. 1963. Die Verwandtschaftsverhältnisse der Rosifloren. Mitt. bot. Staatssammlung München **5**, 1–48.
- Hummel K. und Karin Staesche. 1962. Die Verbreitung der Haartypen in den natürlichen Verwandtschaftsgruppen. Handb. Pflanzenanat. **IV**, 5. Berlin.
- Hutchinson J. 1959. The families of flowering plants I. Dicotyledons. 2nd ed. Oxford.
- 1964/1967. The genera of flowering plants, Angiospermae, Dicotyledones I/II. Oxford.
- Iltis H. 1913. Über das Gynophor und die Fruchtentwicklung bei der Gattung *Geum*. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 1. Abt., **122**, 1177–1212.
- Jalan S. 1962. Morphological, anatomical and embryological studies in some Ranales. Ph. D. Thesis, Univ. Delhi.
- 1968. Contribution to the nodal structure of *Schisandra* Michaux. Bot. Jb. **88**, 311–316.

- Jay M. 1968. Distribution des flavonoïdes chez les Hamamélidacées et familles affines. *Taxon* **17**, 136–147.
- Johansen D.A. 1950. *Plant embryology*. Waltham, Mass.
- Kanehira R. 1921. Anatomical characteristics and identification of some Formosan woods. Taihoku: Gov. of Formosa, Bureau of productive Industries.
- Kapil R.N. und S. Jalan. 1964. *Schisandra* Michaux—its embryology and systematic position. *Bot. Notiser* **117**, 285–306.
- Keng H. 1959. Androdioecism in the flowers of *Trochodendron aralioides*. *J. Arnold Arbor.* **40**, 158–160.
- Kribs D.A. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of Dicotyledons. *Bot. Gaz.* **96**, 547–557.
- Kubitzki K. und H. Reznik. 1966. Flavonoidmuster der Polycarpicae als systematisches Merkmal. I. Übersicht über die Familien. *Beitr. Biol. Pfl.* **42**, 445–470.
- Kugler H. 1955. *Einführung in die Blütenökologie*. Jena.
- Kuprianova L.A. 1965. *Die Palynologie der Amentiferae*. (Russ.) Komarov bot. Inst. Moskau, Leningrad.
- Lawrence G.H.M. 1951. *Taxonomy of vascular plants*. New York.
- Lecomte H. 1910. Les articulations florales. *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat., Paris, Sér. 5*, **2**, 121–244.
- Leinfellner W. 1965. Wie sind die Winteraceenkarpelle tatsächlich gebaut? I. Die Karpelle von *Drimys*, Sektion *Tasmannia*. *Österr. bot. Z.* **112**, 554–575.
- 1966 a. II. Über das Vorkommen einer ringförmigen Plazenta in den Karpellen von *Drimys* Sektion *Wintera*. *Österr. bot. Z.* **113**, 84–95.
- 1966 b. III. Die Karpelle von *Bubbia*, *Bellium*, *Pseudowintera*, *Exospermum* und *Zygogynum*. *Österr. bot. Z.* **113**, 245–264.
- 1966 c. Über die Karpelle verschiedener Magnoliales I. *Österr. bot. Z.* **113**, 383–389.
- 1966 d. III. *Schisandra* (Schisandraceae). *Österr. bot. Z.* **113**, 563–569.
- Lemesle R. 1946. Contribution à l'étude morphologique et phylogénétique des Euptéléacées, Cercidiphyllacées, Eucommiacées (Ex-Trochodendracées). *Ann. Sci. nat. (Bot.)*, Sér. **11**, **7**, 41–52.
- 1953. Les caractères histologiques du bois secondaire des Magnoliales. *Phytomorphology* **3**, 430–446.
- 1955. Contribution à l'étude de quelques familles des Dicotylédones considérées comme primitives. *Phytomorphology* **5**, 11–45.
- 1956. Les éléments du xylème dans les Angiospermes à caractères primitifs. *Bull. Soc. bot. France* **103**, 629–677.
- und A. Duchaigne. 1955. Contribution à l'étude histologique et phylogénétique du *Dege-neria vitiensis* I. W. Bailey et A. C. Sm. *Revue gén. Bot.* **62**, 708–719.
- McLaughlin R.P. 1928. Some woods of the *Magnolia* family. *J. Forestry* **26**, 665–677.
- 1933. Systematic anatomy of the woods of the Magnoliales. *Trop. Woods* **34**, 3–39.
- Melchior H. 1964. *Urticales*. *Engl. Syllabus Pfl.Fam.*, 12. Aufl., **2**, 51–60. Berlin.
- Melville R. 1963. A new theory of the Angiosperm flower II. *Kew Bull.* **17**, 1–63.
- Metcalf C.R. und L. Chalk. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons I*. Oxford.
- Moseley M.F. Jr. 1948. Comparative anatomy and phylogeny of the Casuarinaceae. *Bot. Gaz.* **110**, 231–280.
- Moser Verena. 1968. Der Blütenbau der angeblich verwandten Gattungen *Davidia* und *Camptotheca*. *Vierteljschr. Naturf. Ges. Zürich* **113**, 157–186.
- Müller P. 1955. *Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen*. Veröff. geobot. Inst. Rübel, Zürich, **30**.
- Nakamura J. 1943. Diagnostic characters of pollen grains. *Sci. Rep. Tôhoku Univ., IV. Biol.*, **17**, 491–512.
- Nast Charlotte G. und I. W. Bailey. 1945. Morphology and relationships of *Trochodendron* and *Tetracentron*. II. Inflorescence, flower, and fruit. *J. Arnold Arbor.* **26**, 267–276.
- — 1946. Morphology of *Euptelea* and comparison with *Trochodendron*. *J. Arnold Arb.* **27**, 186–192.
- Němejc F. 1956. On the problem of the origin and phylogenetic development of the Angiosperms. *Acta Musei nation. Pragae*, **12 B**, 2–3, 59–143.
- Novák F.A. 1954. *Systém Angiosperm*. *Preslia* **26**, 337–364.
- 1961. *Vyšší rostliny. Tracheophyta*. Prag.
- Oliver D. 1890. *Sycopsis sinensis* Oliv. *Hook. Ic. Pl.* **20**, 1931.

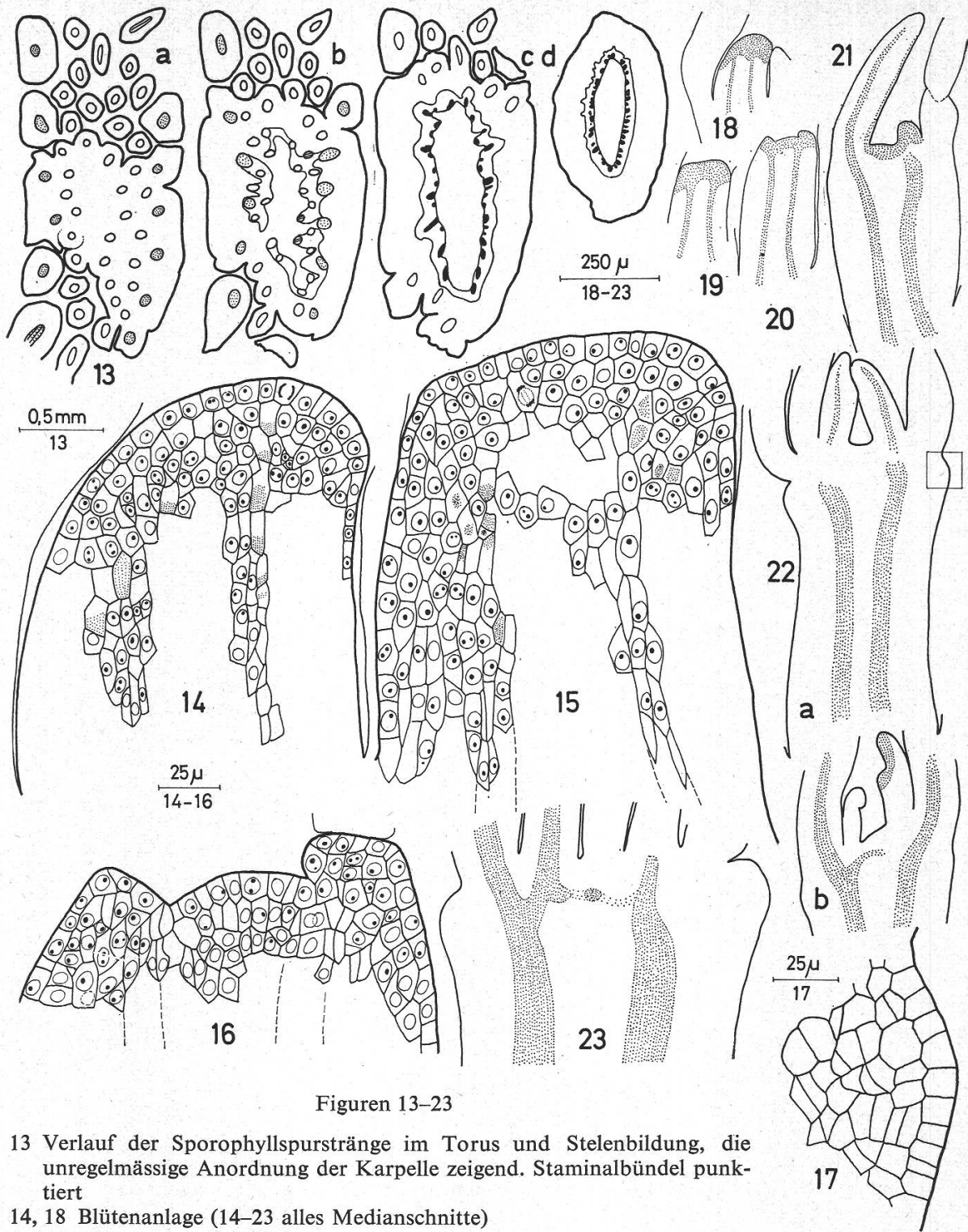
- Ozenda P. 1949. Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques. Publ. Lab. Ecole norm. sup., Sér. biol., 2, Paris.
- Padmanabhan, D. 1967. New aspects in the ontogeny of carpels in *Michelia champaca* Linn. Proc. ind. Acad. Sci., Sect. B, 66 (3), 75–82.
- Parkin J. 1914. The evolution of the inflorescence. J. Linn. Soc. (Bot.) 42, 511–563.
- Pervukhina N. V. 1962. Interessante Eigenheit des Ovars von *Trochodendron*. (Russ.) Bot. Zhur. 47, 993–995.
- 1963. Zur Stellung von *Trochodendron* im phylogenetischen System der Angiospermen. (Russ. m. engl. Zusammenf.). Bot. Zhur. 48, 939–948.
- 1967. Die Bestäubung der ursprünglichen Angiospermen und die Evolution der Bestäubungsweisen. (Russ. m. engl. Zusammenf.). Bot. Zhur. 52, 157–188.
- und M. D. Yoffe. 1962. Die Morphologie der *Trochodendron*-Blüte (ein Beitrag zur Phylogenie der Angiospermen). (Russ. m. engl. Zusammenf.). Bot. Zhur. 47, 1709–1730.
- Porsch O. 1956. Windpollen und Blumeninsekt. Eine Anregung. Österr. bot. Z. 103, 1–18.
- Pulle A. A. 1952. Compendium van de Terminologie, Nomenclatuur en Systematiek der Zaadplanten. 3. Aufl. Utrecht.
- Raven P. H. und D. W. Kyhos. 1965. New evidence concerning the original basic chromosome number of Angiosperms. Evolution 19, 244–248.
- Record S. J. 1936. Classification of various anatomical features of Dicotyledonous woods. Trop. Woods 47, 12–27.
- Reinsch A. 1890. Über die anatomischen Verhältnisse der Hamamelidaceae mit Rücksicht auf ihre systematische Gruppierung. Bot. Jb. 11, 347–395.
- Reznik H. und K. Egger. 1960. Myricetin, ein charakteristisches Flavonol der Hamamlidaceae und Anacardiaceae. Z. Naturforschung 15 B, 247–250.
- Rohweder O. 1967. Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen. Ber. schweiz. bot. Ges. 77, 376–432.
- Roth Ingrid. 1952. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schildblätter. Planta 40, 350–376.
- Sampson F. B. 1964. The floral morphology of *Pseudowintera*, the New Zealand member of the vesselless Winteraceae. Phytomorphology 13, 403–423.
- Schulze-Menz G. K. 1964. Rosales. Engl. Syllabus Pfl. Fam., 12. Aufl. 2, 193–242. Berlin.
- Scott R. A. und E. S. Barghoorn. 1955. The occurrence of *Euptelea* in the cenozoic of western North America. J. Arnold Arbor. 36, 259–265.
- Shoemaker D. N. 1905. On the development of *Hamamelis virginiana*. Bot. Gaz. 39, 248–266.
- Siebold F. und J. G. Zuccarini. 1841. Flora Japonica I. Leiden.
- Smith A. C. 1945 a. Geographical distribution of the Winteraceae. J. Arnold Arbor. 26, 48–59.
- 1945 b. A taxonomic review of *Trochodendron* and *Tetracentron*. J. Arnold Arbor. 26, 123–142.
- 1946. A taxonomic review of *Euptelea*. J. Arnold Arbor. 27, 175–185.
- 1947. The families Illiciaceae and Schisandraceae. Sargentia 7, 1–224.
- 1949. Additional notes on *Degeneria vitiensis*. J. Arnold Arbor. 30, 1–9.
- Solereeder H. 1885. Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei den Dicotyledonen. Diss. München.
- 1899 a. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart.
- 1899 b. Zur Morphologie und Systematik der Gattung *Cercidiphyllum* Sieb. et Zucc., mit Berücksichtigung der Gattung *Eucommia* Oliv. Ber. dtsh. bot. Ges. 17, 387–406.
- Soó R. 1961. The present aspect of the evolutionary history of Telomophyta. Ann. Univ. Sci. Budapest 4, 167–178.
- 1967. Die modernen Systeme der Angiospermen. Acta bot. Acad. Sci. hungar. 13, 201–233.
- Sprotte K. 1940. Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter. Bot. Archiv 40, 463–506.
- Stone D. E. 1965. In: Documented chromosome numbers of plants. Madroño 18, 122–126.
- und Judith L. Freeman. 1968. Cytotaxonomy of *Illicium floridanum* and *I. parviflorum* (Illiciaceae). J. Arnold Arbor. 49, 41–51.
- Strasburger E. 1905. Die Samenanlage von *Drimys Winteri* und die Endospermibildung bei Angiospermen. Flora 95, 215–231.
- Subramanyam K. 1962. Embryology in relation to systematic botany, with particular reference to the Crassulaceae. Plant Embryology: A Symposium. CSIR, 94–112. New Delhi.
- Suessenguth K. und J. Gall. 1953. Die Verbreitung der «gefässlosen» Angiospermen auf der Erde. Mitt. bot. Staatssammlung München 8, 350–351.

- Sugiura T. 1936. Studies on the chromosome numbers in higher plants, with special reference to cytokinesis I. *Cytologia* **7**, 544–595.
- Swamy B.G.L. 1949. Further contributions to the morphology of the Degeneriaceae. *J. Arnold Arbor.* **30**, 10–38.
- 1952. Some aspects in the embryology of *Zygogynum bailloni*. *Proc. nation. Inst. Sci. India B* **18**, 399–406.
- 1964. Macrogametophytic ontogeny in *Schisandra chinensis*. *J. ind. bot. Soc.* **43**, 391–396.
- und I.W. Bailey. 1949. The morphology and relationships of *Cercidiphyllum*. *J. Arnold Arbor.* **30**, 187–210.
- Takhtajan A. 1959. Die Evolution der Angiospermen. Jena.
- 1967. Die Ordnungen der Blütenpflanzen. (Russ. m. engl. Zusammenf.). *Bot. Zhur.* **52**, 223–228.
- Tang S.H. 1962. Sporogenese und Gametophytenentwicklung bei *Eucommia ulmoides* Oliv. (Chines. m. engl. Zusammenf.). *Acta bot. sinica* **10**, 29–34.
- Tang Y. 1943. Systematic anatomy of the woods of the Hamamelidaceae. *Bull. Fan mem. Inst. Biol., n.S.,* **1**, 8–63.
- Tepfer S.S. 1953. Floral anatomy and ontogeny in *Aquilegia formosa* var. *truncata* and *Ranunculus repens*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* **25**, 513–648.
- Tippo O. 1938. Comparative anatomy of the Moraceae and their presumed allies. *Bot. Gaz.* **100**, 1–99.
- 1940. The comparative anatomy of the secondary xylem and the phylogeny of the Eucommiaceae. *Amer. J. Bot.* **27**, 832–838.
- Tong K. 1930. Studien über die Familie der Hamamelidaceae mit besonderer Berücksichtigung der Systematik und Entwicklungsgeschichte von *Corylopsis*. *Bull. biol. Dep. Sci. Coll. Sun Yat-sen Univ.* **2**, 1–72. (Diss., Berlin.)
- Troll W. 1928. Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin.
- 1932. Morphologie der schildförmigen Blätter. *Planta* **17**, 153–230.
- 1960. Botanischer Teil (Kommission für biologische Forschung). *Jb. Akad. Wiss. Lit., Mainz*, **1960**, 81–94.
- Tucker Shirley C. 1959. Ontogeny of the inflorescence and flower in *Drimys winteri* var. *chilensis*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* **30**, 257–336.
- und E.M. Gifford Jr. 1964. Carpel vascularization of *Drimys lanceolata*. *Phytomorphology* **14**, 197–203.
- — 1966 a. Organogenesis in the carpellate flower of *Drimys lanceolata*. *Amer. J. Bot.* **53**, 433–442.
- — 1966 b. Carpel development in *Drimys lanceolata*. *Amer. J. Bot.* **53**, 671–678.
- Van Tieghem P. 1900. Sur les Dicotylédones du groupe des Homoxylées. *J. Bot.* **14**, 259–297, 330–361.
- Varossieau W.W. 1942. On the taxonomic position of *Eucommia ulmoides* Oliv. (Eucommiaceae). *Blumea* **5**, 81–92.
- Vogel S. 1954. Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung. *Bot. Studien* **1**.
- Wagner R. 1903. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Trochodendron* Sieb. et Zucc. *Ann. naturhist. Hofmus. Wien* **18**, 409–422.
- Wettstein R. 1935. *Handbuch der systematischen Botanik*. 4. Aufl. Leipzig, Wien.
- Whitaker T.W. 1933. Chromosome number and relationship in the Magnoliales. *J. Arnold Arbor.* **14**, 376–385.
- Yoffe M.D. 1962. Zur Embryologie von *Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc. (Entwicklung von Pollen und Embryosack). (Russ.). *Trudy bot. Inst. Akad. Nauk SSSR, Ser. 7*, **5**, 250–259.
- 1965. Zur Embryologie von *Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc. (Entwicklung von Embryo und Endosperm). (Russ.). In: M.S. Yakovlev (ed.): *Flower morphology and reproductive process of Angiosperms*, 177–188. Moskau, Leningrad.
- Yoshida O. 1962. Embryologische Studien über *Schisandra chinensis* Bailey. *J. Coll. Arts Sci., Univ. Chiba*, **4**, 459–462.



Figuren 1-12

- 1 Junge Blüte (Sporophylle entfernt) mit 2 Vorblättern (eines davon winzig)
- 2 Blüte von oben. Toruswulst. Ansatzstellen der entfernten Sporophylle
- 3 Blüte mit den Karpellen (Stamina entfernt)
- 4 Anthere von der Seite (links = adaxial)
- 5 Anthere von adaxial. Theken geöffnet
- 6 Knospe unmittelbar vor dem Austreiben
- 7 Blütrieb während der Anthese
- 8 Aus Kurztrieben zusammengesetztes sympodiales Zweigstück. Blattnarben beziehungsweise Laubblattstiel mit der entsprechenden Jahreszahl bezeichnet. T_{65} = Achsenende von 1965 usw.
- 9-11 Laubblattfolge eines Kurztriebes: 9 = Nr. 1, 10 = Nr. 4, 11 = Nr. 6
- 12 Schema eines Blüetriebes. Unten Knospenschuppen und blüetragende Brakteen, oben Laubblätter (mit Stiel gezeichnet)



Figuren 13–23

13 Verlauf der Sporophyllspurstränge im Torus und Stelenbildung, die unregelmässige Anordnung der Karpelle zeigend. Staminalebündel punktiert

14, 18 Blütenanlage (14–23 alles Medianschnitte)

15, 19 Blütenanlage mit Staminaleprimordien

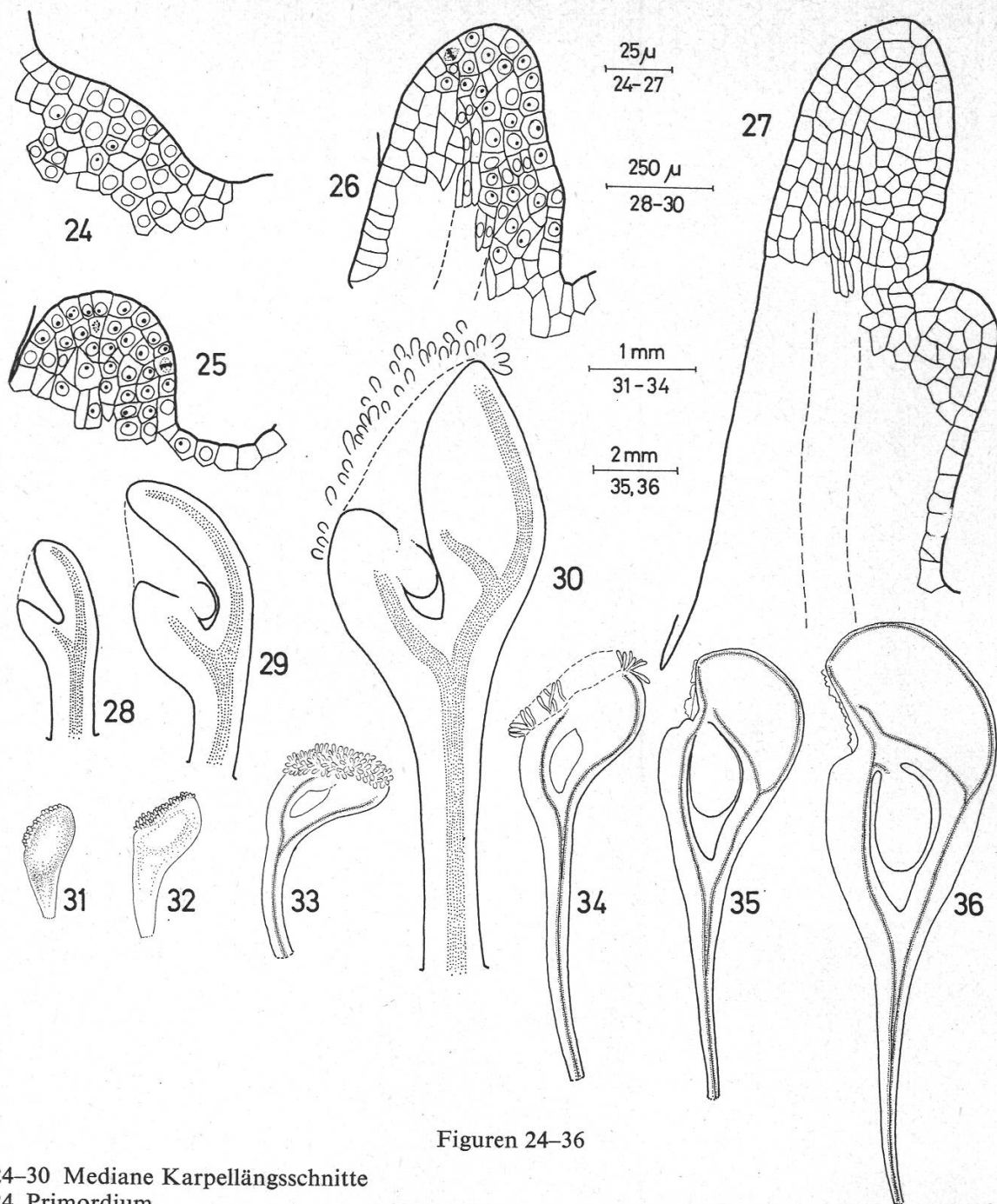
16, 20 Staminalehöcker, kortikales Dickenwachstum, Längenwachstum, Torus noch nicht ausgebildet

17 (Ausschnitt aus 22 a) Torusbildung mit periklinen Teilungen

21 Stamina stärker herangewachsen. Karpellprimordium. Torus noch wenig ausgeprägt

22 a, b Torus stärker entwickelt. a: Stamina angeschnitten (vgl. Fig. 17); b: Stamina etwa median getroffen

23 Anthese



Figuren 24-36

24-30 Mediane Karpellängsschnitte

24 Primordium

25 Halbkugeliger Höcker

26 Andeutung der Peltation im stiftförmigen Stadium. Kerne nur in den nichtvakuolisierten Zellen eingezeichnet

27 Längenwachstum (Stielbildung) und ventrales Dickenwachstum (Dorsalmedianus relativ nach dorsal gerückt)

28 Ventralbündel erscheint

29 Samenanlage noch relativ weit oben ansetzend

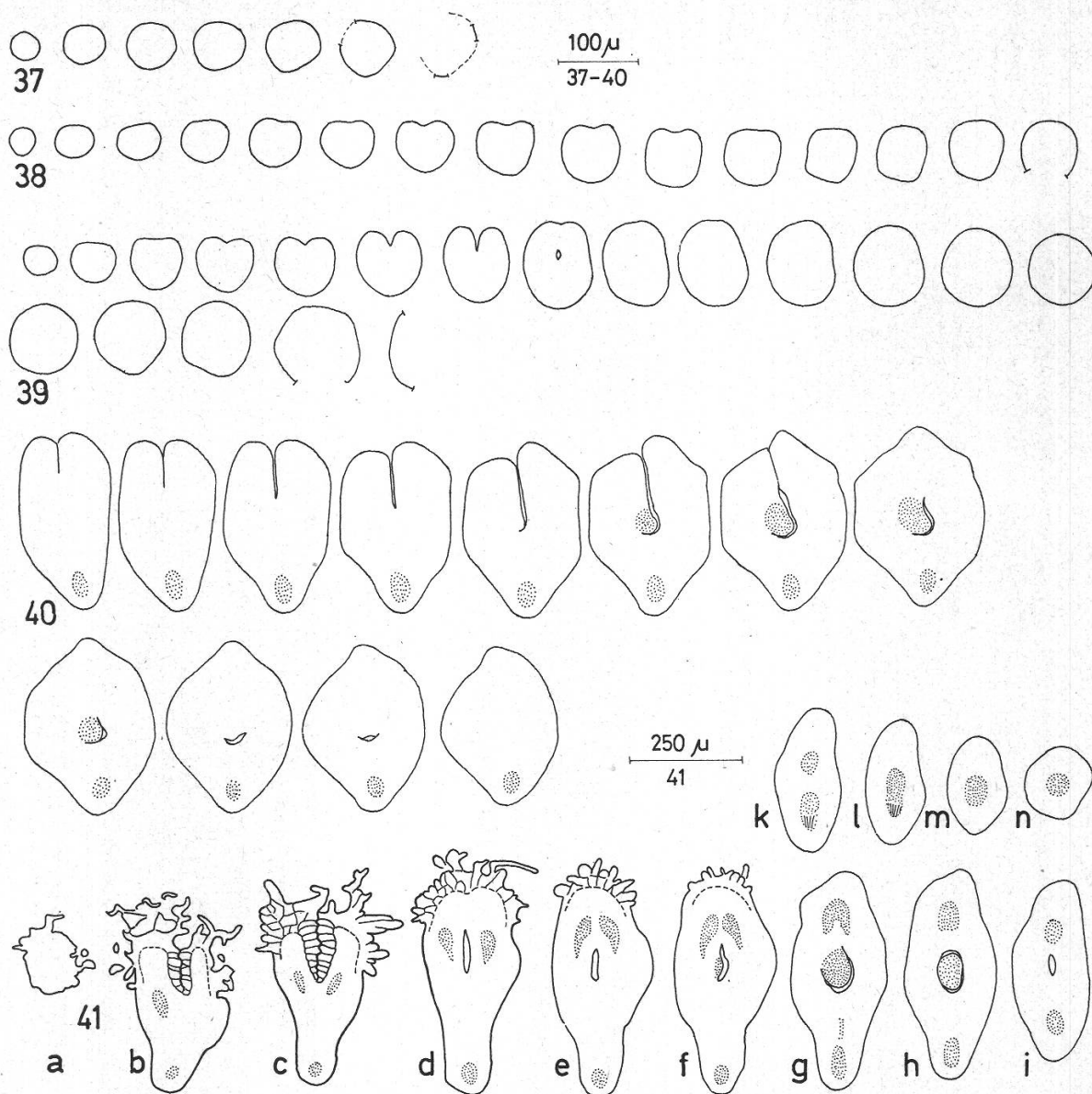
30 Wenig vor der Anthese. Narbenpapillen angedeutet. Samenanlage weiter nach unten gerückt. Medianes Bündel im sich ausprägenden Flügel wird sichtbar

31-36 Aussenansichten (von 33 an von aufgehellten Karpellen gezeichnet: sichtbare Leitbündel (Xylem) punktiert konturiert)

31-32 Gleiches Stadium wie Figur 30

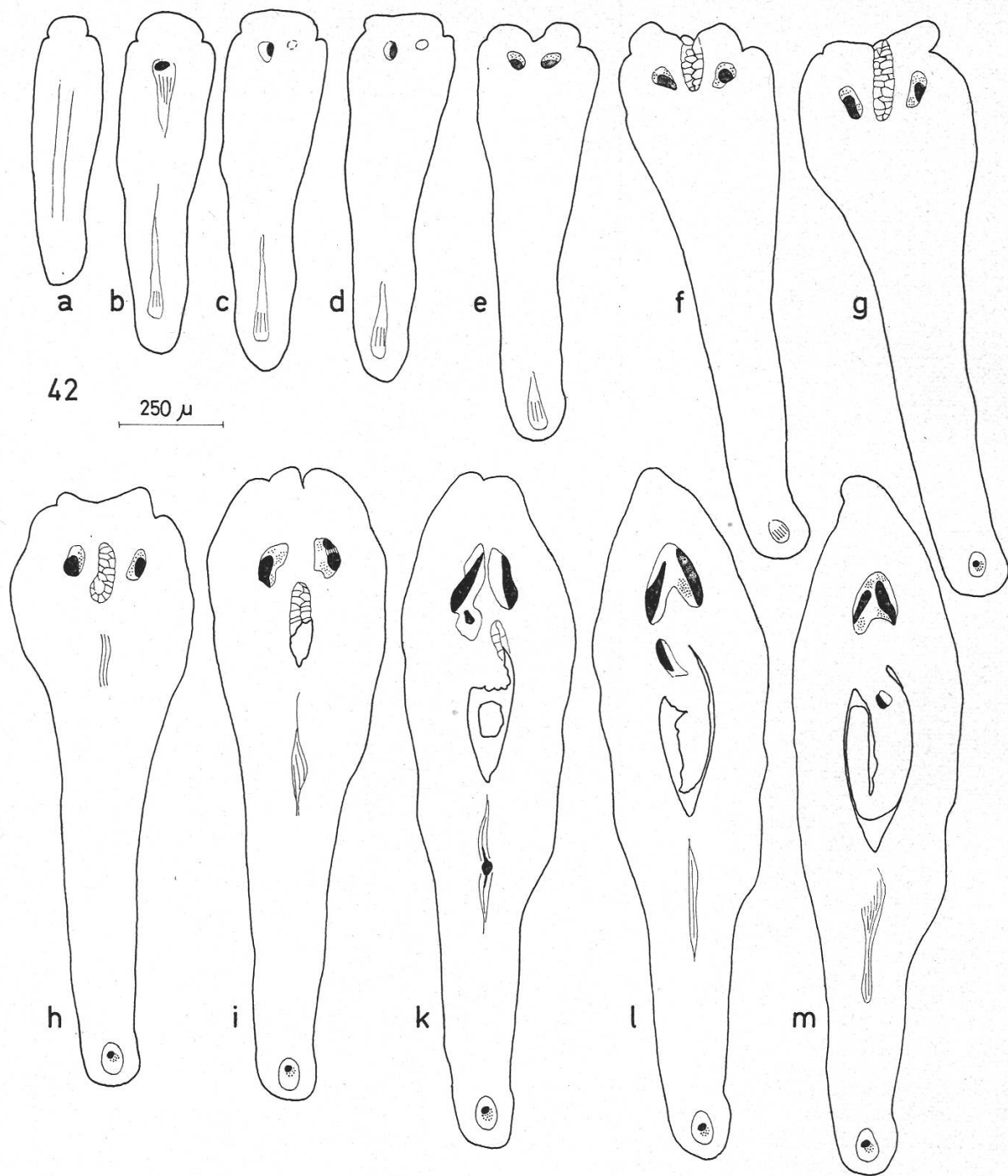
33 Anthese

34-36 Postfloral. Same ausgebildet. Stärkere Ausprägung der Flügel. Vornüberkippen der Narbenzone



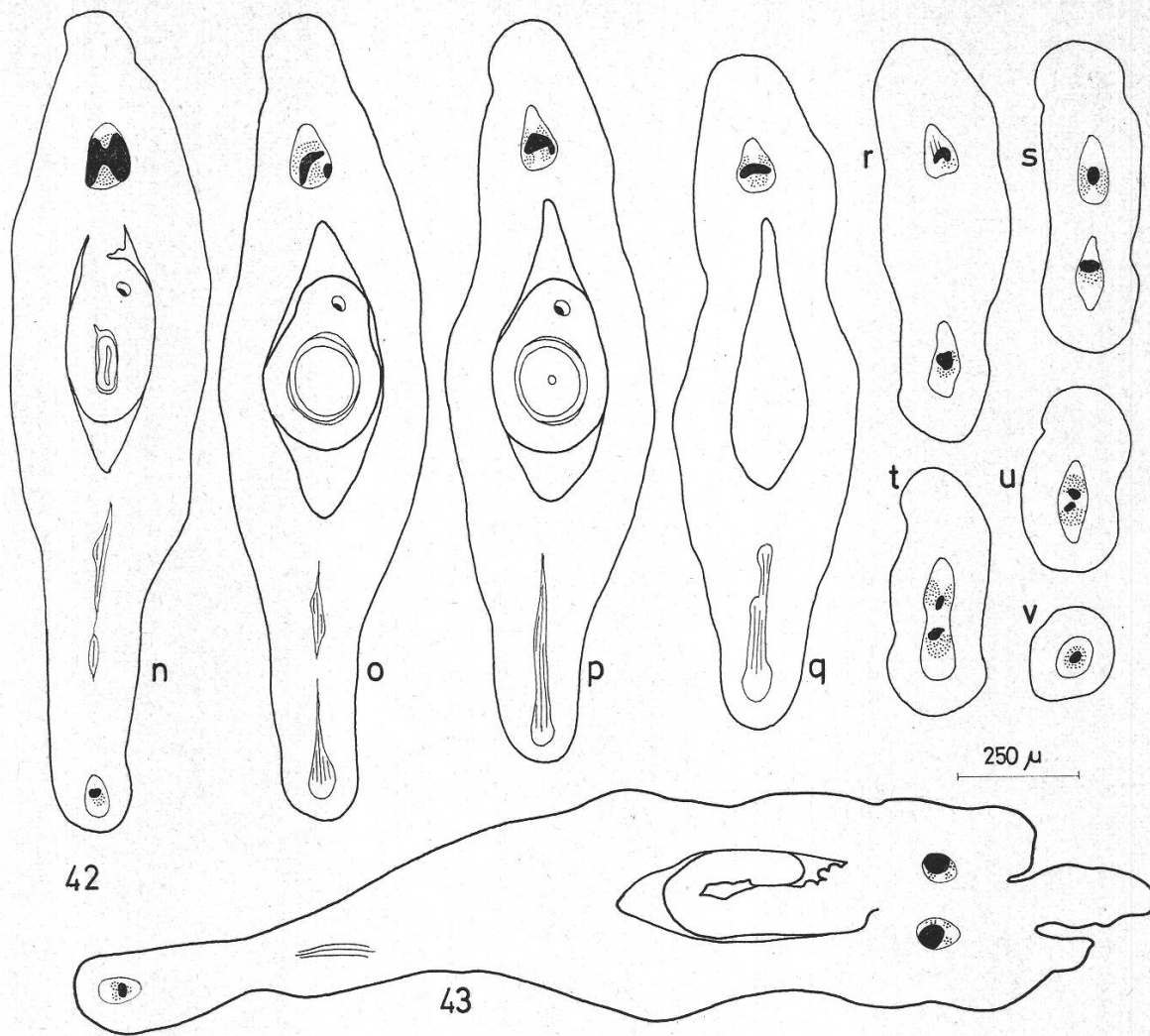
Figuren 37-41

- 37-41 Querschnittserien durch Karpelle verschiedener Stadien bis zur Anthese (ventral immer oben)
- 37 Anlage noch nicht peltat (Serie vollständig, Schnitte $10\ \mu$ dick)
- 38 Beginnende ventrale «Eindellung» in den mittleren Schnitten, das heisst, der Karpellrand erscheint (Serie vollständig, Schnitte $6\ \mu$ dick)
- 39 Rand stärker ausgeprägt. Aszidiater Abschnitt erscheint. Langer Stielabschnitt (nur jeder zweite Schnitt gezeichnet, $6\ \mu$ dick)
- 40 Samenanlage erscheint in lateraler Stellung. Dorsalbündel prokambial. Ovularprimordium und Leitbündelanlage punktiert (vollständiger Ausschnitt aus der Serie, $15\ \mu$ dick; vgl. auch Abb. 3 a, b)
- 41 Anthese. Ausgeprägte Narbenzone, bis in den aszidiaten Abschnitt hinunterreichend. Samenanlage weiter nach unten gerückt. Lateralbündel sichtbar geworden. Bezeichnungen wie bei Figur 40. Innere Begrenzung der Epidermis im Bereich der Narbenzone gestrichelt



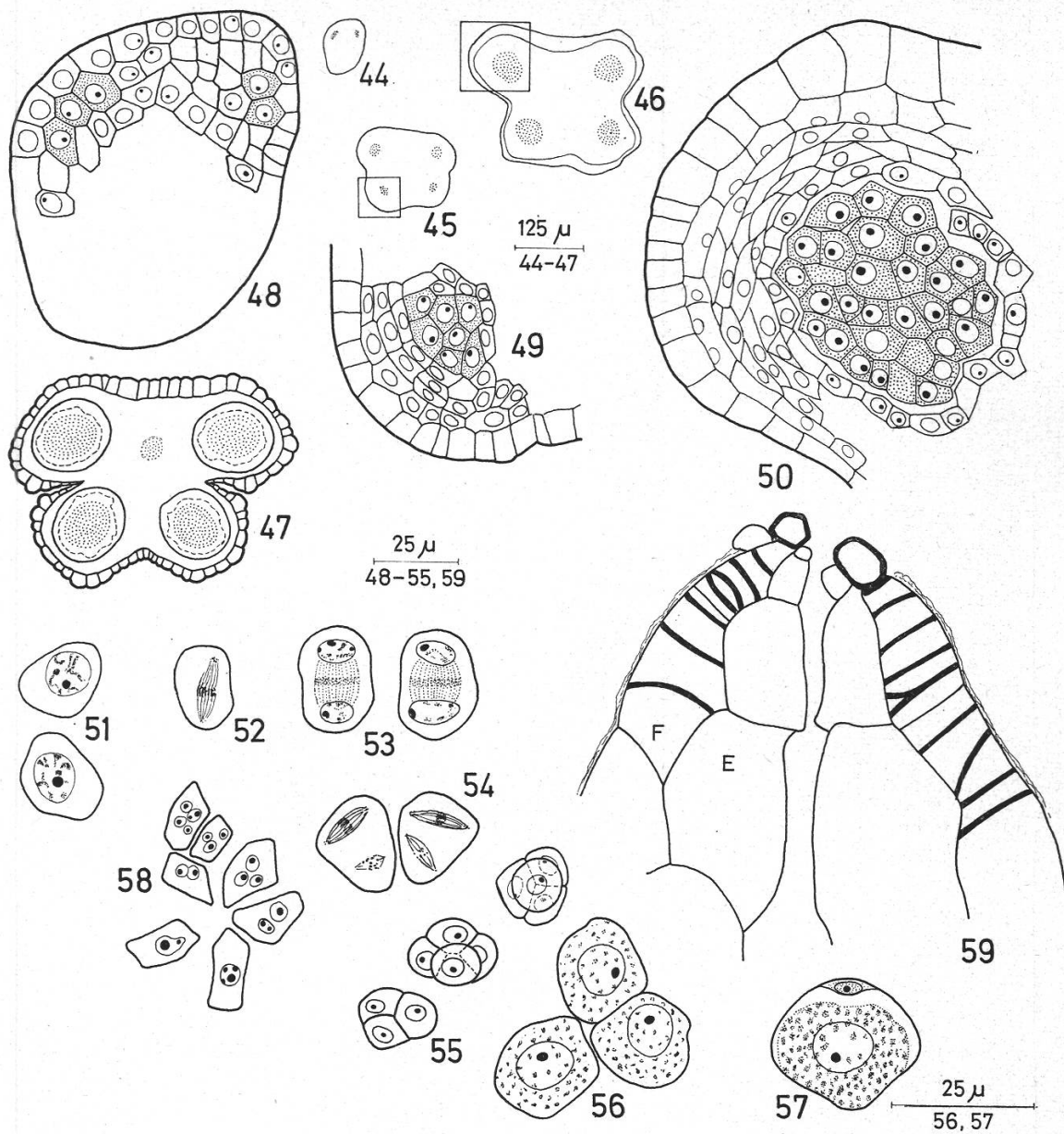
Figur 42

42 Querschnittserie durch ein Karpell 1 ½ Monate nach der Anthese. Leitbündel konturiert, schräger Verlauf schraffiert, Xylem schwarz, Phloem punktiert. Im Ventralspalt Epidermis angedeutet. Die kollabierten Narbenpapillen auf den Narbenwülsten nicht eingezeichnet



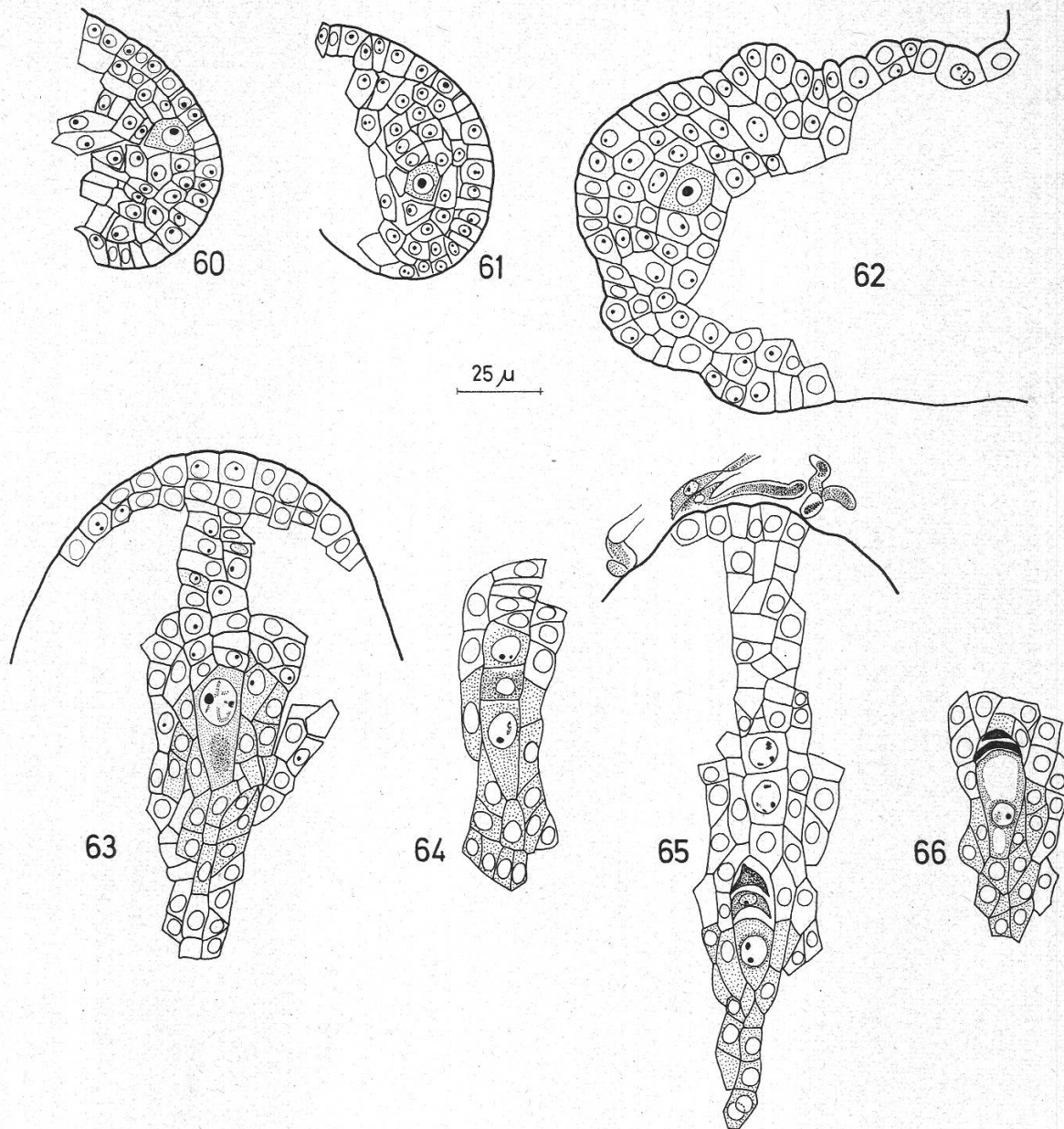
Figuren 42 und 43

43 Querschnitt durch ein Karpell 4 Monate nach der Anthese im aszidiaten Abschnitt. Medianer Narbenwulst noch stärker ausgeprägt



Figuren 44–59

- 44–50 Antherenquerschnitte (dorsal immer oben)
 44, 48 Subepidermales Archespor (punktiert)
 45, 49 Sporogene Zellen (punktiert). Bildung der Wandschichten
 46, 50 Endgültige Zahl der Wandschichten erreicht
 47 Anthere mit Pollenmutterzellen
 51 Pollenmutterzellen in Prophase der ersten Reifeteilung
 52 Erste Reifeteilung
 53 Dyaden
 54 Zweite Reifeteilung
 55 Tetraden
 56 Einzelpollen
 57 2zelliger Pollen zirka eine Woche vor der Anthese
 58 Tapetumzellen aus der gleichen Anthere wie Figur 52
 59 Querschnitt durch reife Anthere (vgl. Abb. 6). Stomiumregion. E = Epidermis, F = Faserschicht, darauf die Reste der Wandschichten



Figuren 60–66

60–75 Entwicklung von Samenanlage und Embryosack. Längsschnitte

60 Subepidermales Archespor

61 Sporogene Zelle mit Deckzelle

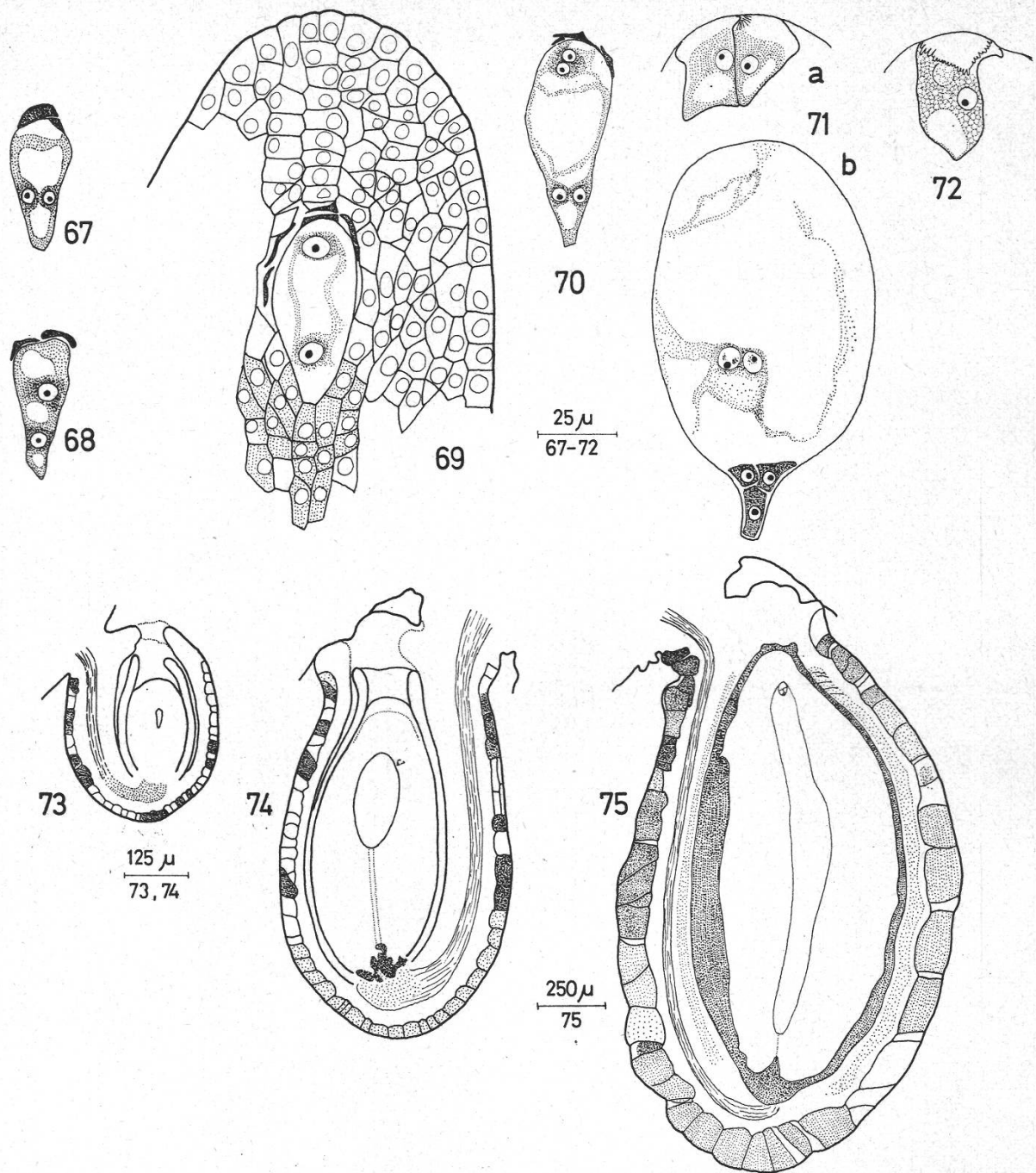
62 Sporogene Zelle mit 2 Deckzellen, die eine antiklin geteilt. Integumentanlagen

63 Makrosporenmutterzelle, doppelte Deckzellreihe, Nucelluskalotte. Punktiert die Makrosporenmutterzelle und dunkler gefärbte Zellen der Umgebung

64 Triade

65 Triade. Die beiden mikropylaren Zellen zugrunde gehend. An der Nucellusspitze Pollenschläuche

66 Makrosporenmutterzelle vakuolisiert



Figuren 67–75

67–69 2kernige Embryosäcke

70 4kerniger Embryosack

71 8kerniger Embryosack

a: 2 Zellen des Eiapparates; b: Polkerne und Antipoden

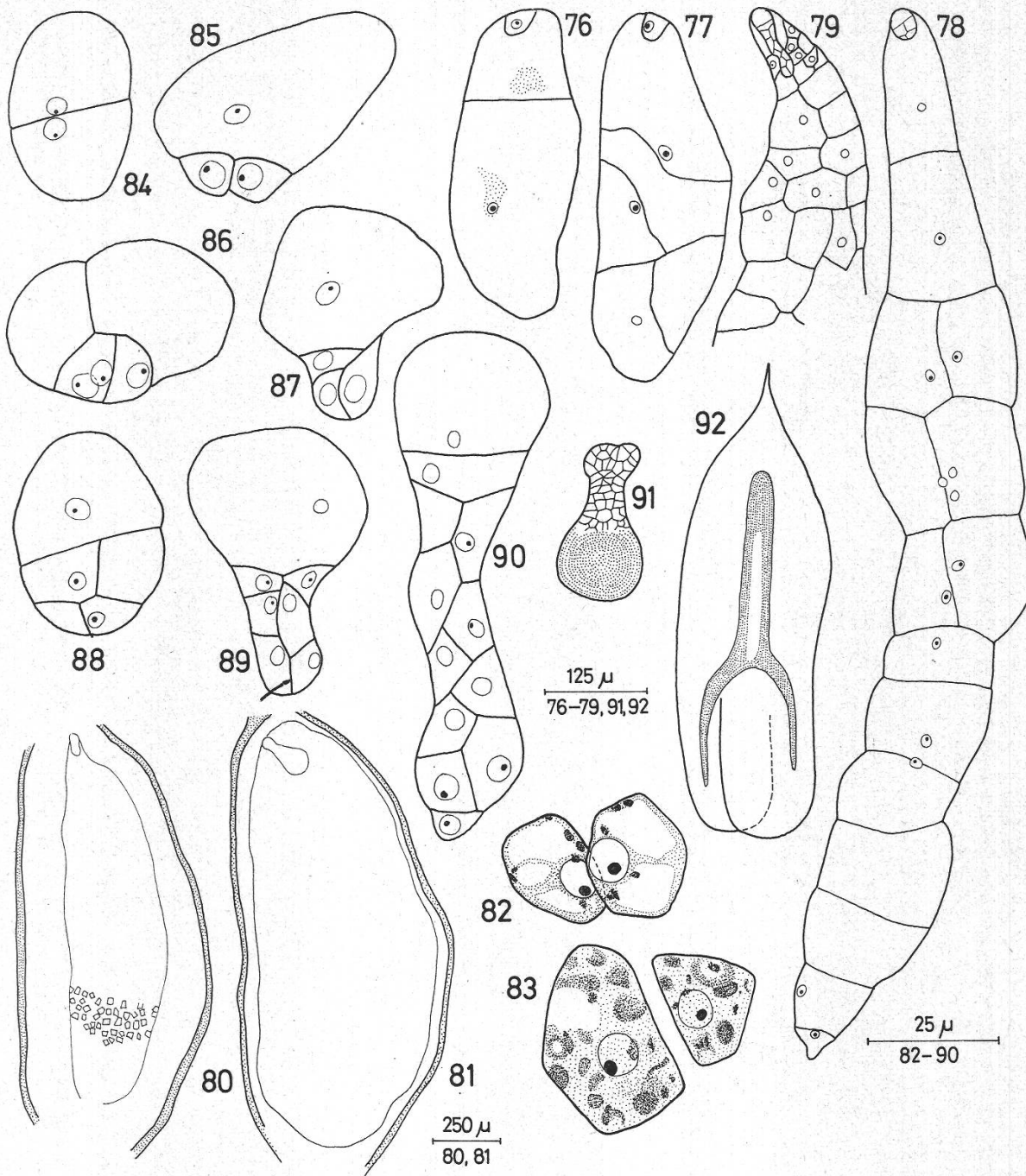
72 Synergide eines 7kernigen Embryosackes mit Fadenapparat und Haken

73–75 Mediane Längsschnitte durch Samenanlagen. Epidermis und Leitbündel eingezeichnet, die Zellen mit dunklem Inhalt punktiert

73 Stadium der Makrosporenmutterzelle (wie Fig. 63)

74 Stadium mit 7kernigem Embryosack. An der Chalaza gerbstoffführende Zellen punktiert. Nucellus birnförmig, Nucelluskalotte punktiert begrenzt

75 Stadium mit jungem Proembryo (wie Fig. 78, 88). Auch die innere Schicht des Innenintegumentes gerbstoffführend, innere Schicht des Aussenintegumentes locker punktiert (später sklerenchymatisch werdend)



Figuren 76-92

76-83 Endospermentwicklung

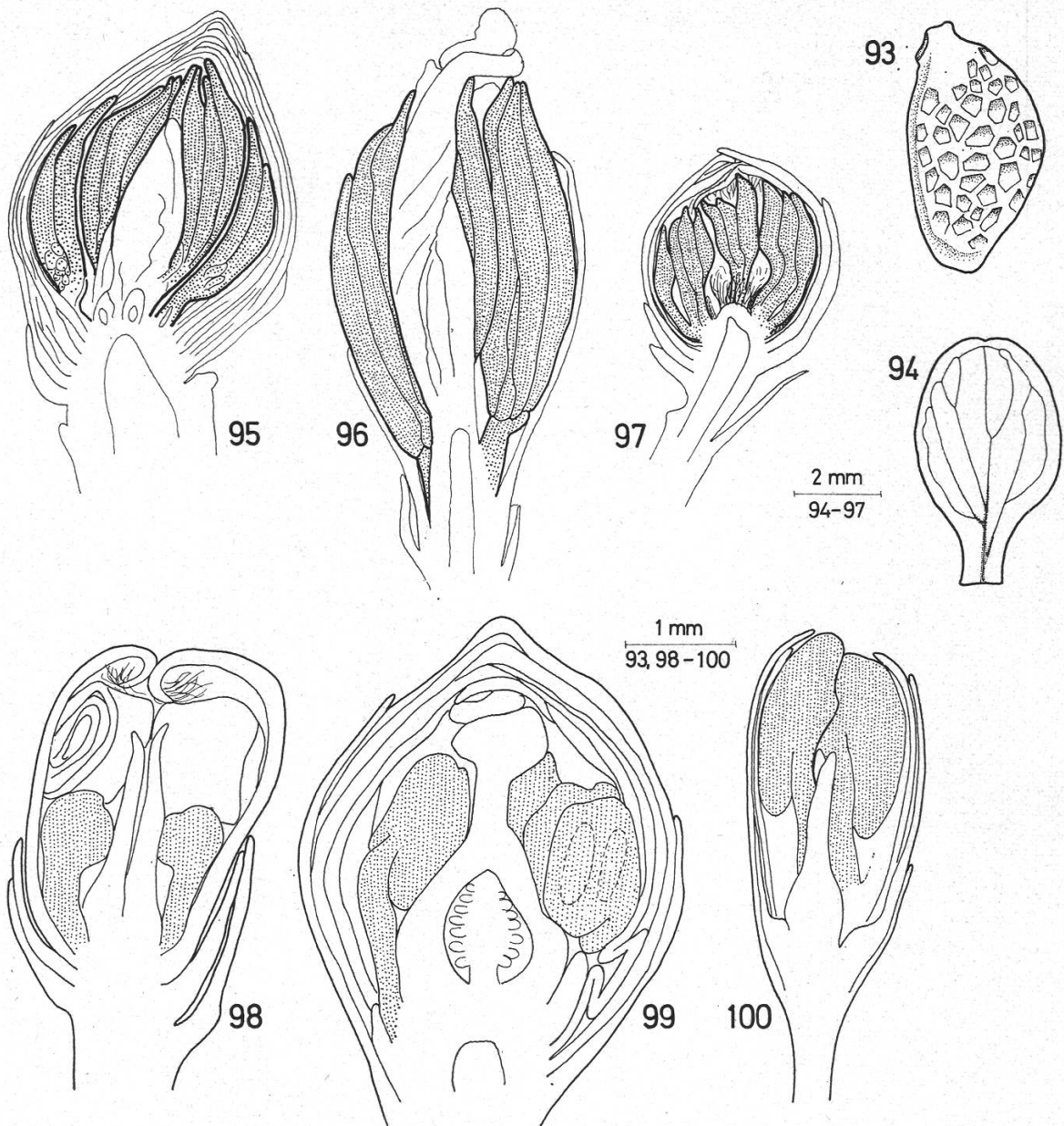
80, 81 Endosperm, Embryo und innere Schicht des Innenintegumentes angedeutet

82, 83 Endospermzellen mit Speicherstoffen (aus 80 bzw. 81 vergrössert)

84-92 Embryonalentwicklung (Orientierung wie in der Samenanlage, also Sprosspol nach unten gekehrt)

88 zu 78 gehörend, 90 zu 79, 91 zu 81

92 Älterer Embryo mit Keimblattanlagen. Leitgewebe punktiert



Figuren 93–100

- 93 Reifer Same mit grossen, dunklen Epidermiszellen. Oben links: Hilum
 94 Keimblatt
 95–100 Längsschnitte durch Winterknospen (früher Frühling, kurz vor der Anthese)
 95–97 Beispiele mit Infloreszenzen als Knospeneinheiten. Stamina punktiert, Einzelblüten dick konturiert
 95 *Euptelea polyandra*
 96 *Eucommia ulmoides*
 97 *Sycopsis sinensis*
 98–100 Beispiele mit Einzelblüten als Knospeneinheiten. Stamina punktiert
 98 *Hamamelis japonica* var. *zuccariniana*
 99 *Stachyurus praecox*
 100 *Abeliophyllum distichum*

Tafel I

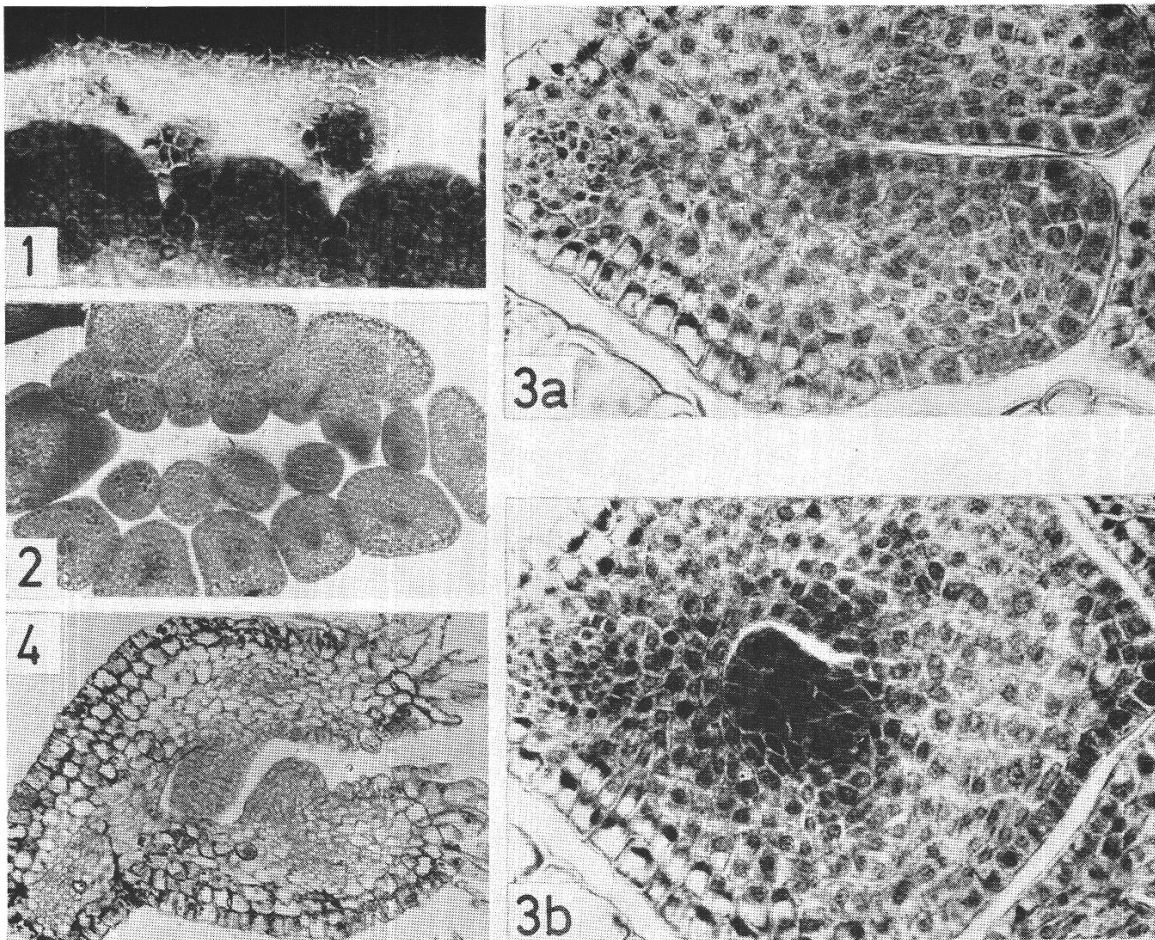


Abbildung 1

Halbkugelige Karpellprimordien (aus einem Querschnitt durch eine junge Blüte: unten Stamina, oben Blütenboden getroffen: Karpellanlagen und Stamina verschmolzen). 220:1

Abbildung 2

Querschnitt durch junge Blüte, die Bilateralsymmetrie und die unregelmässige Anordnung der Karpelle zeigend. 85:1

Abbildung 3

2 Querschnitte durch ein junges Karpell. 300:1

a: Die äusserste Mesophyllschicht spaltet im Karpellschenkel periklin auf und biegt gegen das Ovularprimordium ab. An der Stirn des Karpellschenkels mehrere perikline Zellreihen. Vgl. Figur 40, fünfter Schnitt

b: 3 Schnitte weiter unten. Beginn des aszidiaten Abschnittes. Ventral (rechts) lange Zellreihen. Vgl. Figur 40, achter Schnitt

Abbildung 4

Querschnitt durch ein Karpell während der Anthese (lange Narbenpapillen) mit ausnahmsweise 2 Samenanlagen und unverschlossenem Ventralspalt. 120:1

Tafel II

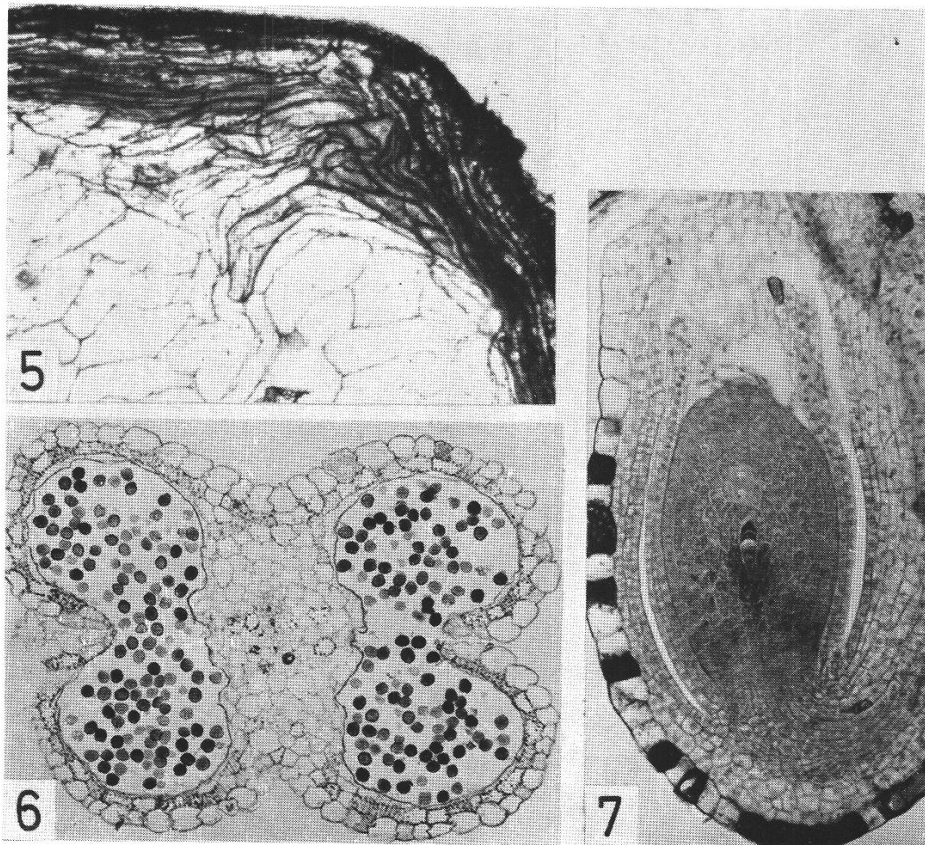


Abbildung 5

Anastomosenstelle an der «Karpellspitze» zwischen Dorsalmedianus (von links oben) und Lateralbündel (von rechts unten) mit Störung im geraden Verlauf der Tracheiden. 85:1

Abbildung 6

Querschnitt durch reife Anthere. Faserzellen vereinzelt bis zu 3 übereinander (z.B. oben Mitte, gegen links). Vgl. Figur 59. 50:1

Abbildung 7

Längsschnitt durch Samenanlage (etwa median) mit Makrosporenmutterzelle, 2 absterbenden Triadenzellen und 2 weiteren grossen darüberliegenden Zellen. In der Mikropyle am Nucellus Pollenschläuche. Vgl. Figur 65 120:1