

CYNOMORIUM UND HIPPURIS.

VON

O. JUEL.

Vor einigen Jahren veröffentlichte ich eine Untersuchung über die Entwicklungsgeschichte von *Cynomorium*. Die systematische Stellung dieser merkwürdigen Schmarotzerpflanze ist noch in Dunkel gehüllt, denn zu den Balanophoraceen, mit denen sie früher vereint wurde, hat sie wahrscheinlich keine näheren Beziehungen. Dagegen haben verschiedene Verfasser auf eine gewisse Ähnlichkeit im Blütenbau zwischen *Cynomorium* und *Hippuris* hingewiesen und sich für eine Verwandtschaft zwischen diesen beiden Gattungen ausgesprochen. Um diese Hypothese etwas näher zu prüfen habe ich eine entwicklungsgeschichtliche Studie über *Hippuris vulgaris* vorgenommen. Mit dieser Untersuchung bin ich schon zum grössten Teil fertig, nur muss ich, bevor ich sie publizieren kann, mehr Material haben zum Studium der Befruchtung, die hier recht schwierig zu verfolgen ist und vom gewöhnlichen Typus abweicht. Diese Zeilen sind nun eine Art vorläufige Mitteilung zu dieser *Hippuris*-Arbeit. Ich werde indessen hauptsächlich nur solche Resultate meiner Untersuchung erwähnen, die für die Frage nach der Verwandtschaft zwischen *Cynomorium* und *Hippuris* von Belang sein können.

J. D. HOOKER dürfte der erste gewesen sein, der eine Verwandtschaft zwischen den Balanophoraceen und den Halorrhagidaceen angenommen hat. In seiner Monographie der Balanophoreen (1859) hebt er die Ähnlichkeit zwischen *Lophophytum* und *Gunnera* hervor, dann aber auch zwischen *Cynomorium* und *Hippuris*: Als gemeinsam für den beiden letzteren Gattungen gibt er folgende Merkmale an: ein einziges, epigynes Staubblatt auf einem Fruchtknoten, der aus einem Fruchtblatte besteht, mit einer einzigen hängenden Samenanlage und einem Griffel. Mit Hinweis auf HOOKER'S Darstellung nimmt auch HOFMEISTER (1859, p. 603) die Verwandtschaft zwischen *Cynomorium* und *Hippuris* an, EICHLER (1878, p. 545) findet diese Ansicht beachtenswert, CARUEL (1876, p. 41) glaubt sie durch die Entwicklungsgeschichte bestätigen zu können, und sie findet endlich auch bei ENGLER (1907, p. 175) einen Ausdruck, indem er die Unterreihen *Hippuridinae* und *Cynomoriinae* neben einander am Ende der Myrtifloren auführt.

Unter modernen Verfassern sind, so weit ich weiss, PIROTTA und LONGO (1900, p. 114) die einzigen, die *Cynomorium* einen weit niedrigeren Platz im System anweisen. Sie haben erwiesen, dass diese Gattung sich durch »aporogame Acrogamie« auszeichnet, d. h. dass die Mikropylarregion von einem geschlossenen Gewebe eingenommen wird, durch das der Pollenschlauch hindurchwächst. Sie betrachten *Cynomorium* daher als einen Typus, der die niederen, durch Basigamie oder Mesogamie ausgezeichneten Reihen

(Amentiferen, Urticineen) mit den höheren, porogamen, Reihen der Choripetalen verbindet.

Ebenso wie *Cynomorium* aus der Familie Balanophraceae ausgeschaltet worden, so ist auch *Hippuris* in letzterer Zeit von dem Verbands mit den Halorrhagidaceen losgerissen worden. SCHINDLER (1904-05), der diese Operation ausgeführt, hat hervorgehoben, dass ausser der habituellen Ähnlichkeit keine gemeinsame Merkmale zwischen *Hippuris* und den Halorrhagidaceen aufgewiesen werden können. Er geht aber vielleicht zu weit, da er die Versuche (z. B. von EICHLER) das Diagramm von *Hippuris* aus einem Halorrhagidaceen-Diagramm durch Ergänzungen herzuleiten gänzlich verwirft, weil solche Ergänzungen willkürlich sind. Eine gewisse Willkür kann wohl den meisten Hypothesen vorgeworfen werden, sie können desungeachtet Wahres enthalten. Es ist auch zu bedenken, dass die Schwierigkeit das *Hippuris*-Diagramm vom Halorrhagidaceen-Diagramm abzuleiten in der starken Reduktion der *Hippuris*-Blüte und besonders in der Stellung des Staubblatts vor dem Fruchtblatte ihren Grund hat; es scheint mir aber, dass dieselbe Schwierigkeit auftreten muss, wenn man dieses Diagramm von irgend einem anderen Typus abzuleiten versucht.

Der wichtigste Grund, den SCHINDLER gegen die Verwandtschaft mit den Halorrhagidaceen anführt, scheint der abweichende Bau der Samenanlage zu sein, da diese als nackt angegeben wird. Er findet sogar wegen dieses Merkmals eine Verwandtschaft mit den Santalales wahrscheinlich (SCHINDLER 1905). Leider hat er sich hier durch Angaben älterer Autoren täuschen lassen, und hat übersehen, dass jener Irrtum durch eine neuere Untersuchung widerlegt worden ist. SCHLEIDEN (1839) dürfte der erste sein, der die Samenanlage von *Hippuris* untersuchte, und er beschrieb sie als integumentlos. So beschreiben sie auch UNGER (1849) und SCHACHT (1850). Dagegen hat HOFMEISTER, den SCHINDLER auch als Autorität anführt, so weit ich finden konnte, über diesen Punkt keine eigene Untersuchung angeführt. EICHLER aber (1878) bildet diese Samenanlage mit einem Integumente ab. Eine genaue Untersuchung über ihre Entwicklungsgeschichte lieferte endlich A. FISCHER (1880), welcher zeigte, dass der kleine Nucellus von einem einzigen kräftigen Integumente umwachsen wird. Dass seine Angaben und Abbildungen zutreffend sind, kann ich durch meine eigenen Untersuchungen bestätigen.

Da die Halorrhagidaceen im Allgemeinen zwei Integumente haben dürften, so scheint der Bau der Samenanlage von *Hippuris* eher ein Grund gegen als für die Verwandtschaft mit dieser Familie zu liefern, wenn auch zu bemerken ist, dass Schwankungen in dieser Beziehung zuweilen innerhalb einer Familie, z. B. den Ranunculaceen, vorkommen können.

Ein Vergleich zwischen *Cynomorium* und *Hippuris* in Bezug auf die Samenanlage giebt folgendes Resultat (Fig. 1-3). Beide Gattungen haben eine einzige, hängende Samenanlage, die in jüngeren Entwicklungsstadien einen ziemlich kleinen Nucellus und ein einziges, dickes Integument hat. Bei *Cynomorium* verwachsen die Ränder des Integumentes innig, so dass die Mikropyle vollkommen verschwindet. Bei *Hippuris* scheint in der That während eines gewissen Stadiums die Mikropyle ganz verschwunden

zu sein, dann tritt sie aber wieder hervor und bleibt nach der Befruchtung lange erhalten.

Die Verschiedenheiten dieser Samenanlagen sind jedoch recht viele. Bei *Hippuris* ist die Samenanlage vollkommen allotrop, bei *Cynomorium* fast atrop, so dass die Mikropylarregion schief nach unten gerichtet ist. Bei *Hippuris* ist das Integument oberhalb des Nucellus stark verlängert, bei *Cynomorium* sehr kurz. Der apikale Teil vom Nucellus verlängert sich bei *Hippuris* zu einem kegel-förmigen Körper (n), der lange erhalten bleibt, während er im Übrigen sehr bald obliteriert wird. Bei *Cynomorium* erfährt die Nucellusspitze keinen Zuwachs, sein mittlerer und basaler Teil wächst dagegen sehr erheblich zu und bildet ein sehr ausgedehntes Gewebe (n), das später vom Endosperm verdrängt wird; das Integument bleibt dabei erhalten. Bei *Hippuris* ist es das Integument, das bei der Endospermbildung resorbiert wird. *Cynomorium* hat also eine Samenschale, *Hippuris* hat keine, falls man nicht eine dünne, amorphe Haut, die ihren Platz einnimmt, als solche bezeichnen will.

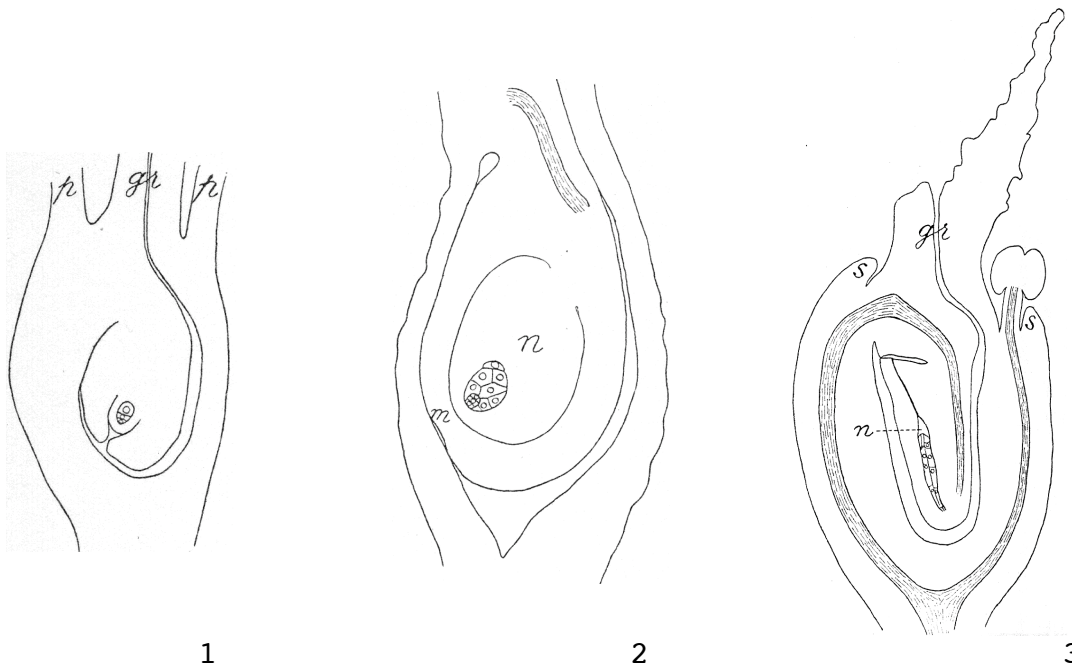


Fig. 1. Medianer Längsschnitt einer jungen *Cynomorium*-Blüte. Tetrade im Nucellus, Mikropyle noch offen. *p* = Perigon, *gr* = Griffel.

Fig. 2 Medianer Längsschnitt einer älteren *Cynomorium*-Blüte, mit Embryo und jungem Endosperm, mit geschlossener Mikropyle. *n* = Nucellus, *m* = Mikropylarregion.

Fig. 3. Medianer Längsschnitt einer (weiblichen) *Hippuris*-Blüte, mit Embryo und angelegtem Endosperm. *gr* = Griffel, *S* = Perigonsaum, *n* = Nucellusspitze.

Bevor ich die Samenanlage von *Hippuris* verlasse, will ich noch ein paar Punkte in ihrem Bau berühren. Ihre Mikropyle liegt unter dem Funiculus verborgen, sie ist also

apotrop (im Sinne AGARDH'S, der dies auch richtig angiebt). Apotrop sind übrigens auch die Samenanlagen von *Myriophyllum*. Die überaus starke Verlängerung des Integuments bei *Hippuris* (Fig. 3) wird nur zum Teil dadurch erklärt, dass der Embryosack sich später, während der Endospermibildung, erheblich verlängern wird, die Bedeutung davon wird erst durch den Keimungsvorgang erklärt. Wie schon RETZIUS (1783) beobachtet, und dann TULASNE (1849) gut beschrieben und schön abgebildet hat, wird bei der Keimung im oberen Ende der Frucht ein Pfropfen ausgestossen. Dieser gehört aber nicht, wie TULASNE annimmt, der Fruchtwand, sondern ist der obere, verholzte, Teil der Samenanlage. Der obere, horizontale, Teil der Fruchtwand hat keine Holzschicht.

Gegenüber den Differenzen im Bau der Samenanlagen von *Cynomorium* und *Hippuris*, scheinen die gemeinsamen Merkmale nicht wichtig genug zu sein, um Beweise für eine Verwandtschaft zwischen den beiden Gattungen zu liefern. Gehen wir jetzt zur Prüfung der übrigen morphologischen Merkmale über.

Die Perigonblätter sind bei *Cynomorium* epigyn, sie entspringen aber dem Fruchtknoten in etwas verschiedener Höhe. Ihre Anzahl wechselt, vielleicht ist die typische Zahl 5, sie kann aber bis auf 8 steigen oder bis auf 1 sinken. Die Perigonblätter sind am Grunde schmal und ganz frei unter einander. Dieses Perigon, bei welchem weder die Zahl noch die Quirlstellung fixiert ist, scheint einem niedrigen Typus anzugehören, ist, wahrscheinlich nicht aus einem doppelten Perigon durch Reduktion entstanden.

Bei *Hippuris* wird der niedrige Saum (Fig. 3 s), der den Fruchtknoten krönt, als der Rest eines stark reduzierten Perigonkreises aufgefasst. Er ist nicht in Abschnitte geteilt, und der Gefässbündelverlauf giebt in dieser Beziehung auch keinen Aufschluss, denn der Saum empfängt keine Gefässbündel. Er muss aber aus einem ausgeprägten Quirl hervorgegangen sein, und die Glieder dieses Quirls müssen mit einander verwachsen oder wenigstens so breit gewesen sein, dass sie sich mit ihren Rändern berührt haben. Dieser Quirl kann dem äusseren Kreise eines doppelten Perigons entsprechen.

Um die Diagramme und den Gefässbündelverlauf der *Cynomorium* und *Hippuris*-Blüte mit einander zu vergleichen, müssen wir zuerst wissen, wie die Blüte von *Cynomorium* zu ihrer Abstammungsachse orientiert ist. Dies wird von WEDDELL (p. 294) folgendermassen angegeben: » la cannelure du style se trouve assez constamment dirige vers l'axe de la cyme dont la fleur depend. Cette position peut varier un peu par suite de la compression opérée par les parties voisines; mais ce n'est qu'un cas tout accidentel. » Die nebenstehenden Diagramme (Fig. 4-6) sind dieser Angabe gemäss gleichsinnig orientiert. Die Insertion der Samenanlage ist in beiden Gattungen dieselbe. Der Platz des Staubblattes ist dagegen verschieden, bei *Cynomorium* der Abstammungsachse, bei *Hippuris* dem Tragblatte genähert. Der Umstand, dass beide Gattungen nur ein Staubblatt [sic. Staubblatt] besitzen, kann kein Beweis sein für eine Verwandtschaft, da diese Staubblätter einander nicht entsprechen.

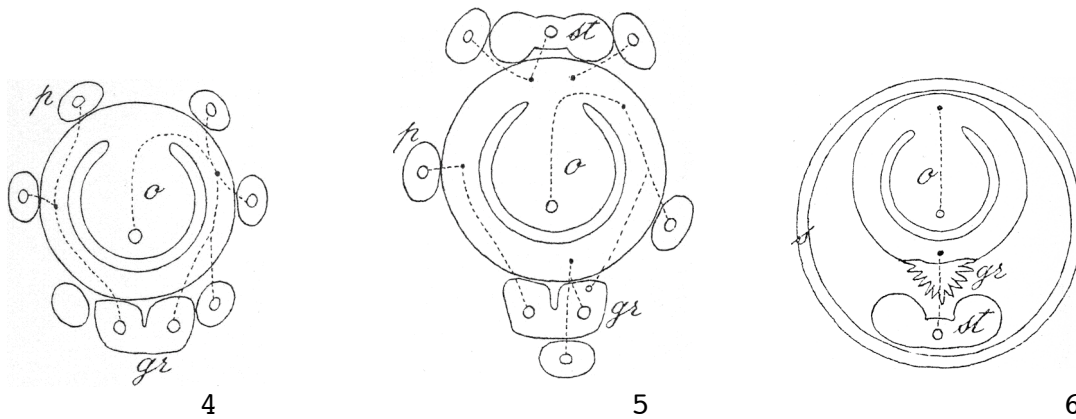


Fig. 4. Diagramm einer weiblichen Blüte von Cynomorium.

Fig. 5. Diagramm einer Zwitterblüte von Cynomorium.

Fig. 6. Diagramm einer Hippuris-Blüte.

p= Perigon, *s*=Perigonsaum, *st*=Staubblatt, *gr*=Griffel, *o*= Samenanlage. Die Punkte bezeichnen die Lage der Gefässbündel im unteren Teil der Blüte, die gebrochenen Linien geben ihre Verzweigungen an, die Kreise ihre endgültige Lage.

Der Gefässbündelverlauf ist bei Hippuris (Fig. 3 und 6) sehr konstant und sehr einfach. Ein Bündel tritt in den Blütengrund hinein, teilt sich aber sogleich in zwei Äste, die im Fruchtknoten in der Medianebene, vorne und hinten, verlaufen. Der vordere geht zum Staubblatte. Der hintere geht in einem grossen Bogen nach der Chalaza. Am Gipfel des Bogens macht er aber ein Knie, so dass es fast so aussieht, als ob er hier einen Ast nach oben abgeben wollte. Ein solcher abortierter Ast könnte für ein zweites Staubblatt oder für den Griffel abgesehen sein, was sich ja nicht entscheiden lässt. Der Griffel empfängt kein Gefässbündel. Er trägt nur auf der vorderen Seite eine Narbe, aber am Grunde ist er ringsum gleich kräftig entwickelt (Fig. 3 *gr*), und es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dass am hinteren Teil des Griffels ein narbentragender Abschnitt abortiert hat. Der Gefässbündelverlauf steht wenigstens nicht in Widerspruch mit der Annahme zwei median gestellter Fruchtblätter.

Bei Cynomorium scheint der Gefässbündelverlauf weit weniger fixiert zu sein. Ich habe hier zwei Beispiele, eine zwittrige und eine weibliche Blüte, diagrammatisch dargestellt (Fig. 5 und 4). Jene hat im basalen Teil der Blüte fünf, diese nur zwei transversal gestellte Bündel. Die Verzweigungen der Bündel dürften aus den Diagrammen hervorgehen. Ich will nur hervorheben, dass hier ein laterales Bündel den Ast der Samenanlage entsendet, und dass auch der Griffel wenigstens zum Teil von lateralen Bündeln mit Gefässbündeln versorgt wird. Diese Verhältnisse könnten daraufhin deuten, dass das Gynäceum hier aus zwei transversal ,gestellten Fruchtblättern gebildet ist. Ohne hier auf Wert zu legen, will ich nur betonen, dass die Diagramme von Cynomorium und Hippuris sehr wenig untereinander übereinstimmen.

Einen positiven Schluss über die systematische Stellung der beiden in Rede stehenden Gattungen kann ich aus diesen Erwägungen nicht ziehen. Was Hippuris betrifft, so

scheint mir ein strikter Beweis für ihre Stellung in der Reihe der Choripetalen bisher zu fehlen. Wie FISCHER (p. 117) hervorhebt, schliesst sich ihr Eichen ganz und gar den gamopetalen an, und der einheitliche Perigonsaum könnte auch als Grund für eine Verwandtschaft mit dieser Unterklasse verwendet werden. Unter den Choripetalen, wo es doch ratsam ist sie vorläufig bleiben zu lassen, scheint mir der Platz, den ihr ENGLER anweist, der passendste zu sein: als besondere Familie, den Halorrhagidaceen am nächsten verwandt.

Was Cynomorium betrifft, so glaube ich durch die obige Darstellung erwiesen zu haben, dass die vermutete Verwandtschaft mit Hippuris auf schwachen Gründen basiert und durch eine genauere Analyse der Tatsachen nicht bestätigt wird. Cynomorium scheint mir durchaus ein *genus inserte sedis* zu sein. Wenn man diese Gattung zu den Myrtifloren stellt, bekommt sie einen zu hohen Platz im System. PIROTTA und LONGO (1900, p. 114) haben mit Recht hervorgehoben, dass ihre Charaktere eher auf Rudimentalität als auf Reduktion hinweisen. Ich würde es vorziehen, sie in der Nähe der Balanophoreen vorläufig zu belassen. Durch ihre Schmarotzernatur und ihren Habitus würde sie gegen diese Nachbarn wenigstens weit weniger abstecken, als gegen die Myrtifloren.

LITERATUR ZU CYNOMORIUM.

- CARUEL, Osservazioni sul Cynomorium. N. Giorn. bot. Ital., 8, 1876.
EICHLER, Blüthendiagramme, II, Leipzig 1878, p. 545.
ENGLER, in ENGLER und PRANTL, Die nat. Pflanzenf., Nachtrag zu Teil II-IV. Leipzig 1897, p. 149 und 268.
- -, Syllabus der Pflanzenfamilien. 5 Aufl. Berlin 1907, p. 175.
HOFFMEISER, Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Pringsh. Jahrb., 1, 1858.
- -, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung bei Phanerogamen. Abhandl. Math.-Phys. Kl. der Sächs. Gesellsch. der Wiss., 4, 1859.
HOOKER, On the structure and affinities of Balanophore. Trans. Linn. Soc. of London, 22, 1859.
JUEL, Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von Cynomorium. Beih. zum Bot. Centralbl., 13, 1902.
LINNE, Fungus melitensis. Amoenitates academicæ. 4. Holmire, 1759.
PIROTTA e LONGO, Osservazioni e ricerche sulle Cynomoriacee etc. Ann. Ist. bot. Roma, 9, 1901.
- -, Sullo sviluppo del seme del Cynomorium coccineum. Ann. di Bot., 1, 1903.
WEDDELL, Memoire sur le Cynomorium coccineum. Arch. du Mus. d'hist. nat. Paris, 10, 1858-61.

LITERATUR ZU HIPPURIS.

- AGARDH, Theoria systematis plantarum. Lundre 1858, p. 58; tab. VI, fig. .1.
EICHLER, Blüthendiagramme, H. Leipzig 1878, p. 466, Fig. 193.

- ENGLER, in ENGLER und PRANTL, Die nat. Pflanzenf., Nachträge II zum II.-IV. Teil. Leipzig 1900, p. 249.
- FISCHER, Zur Kenntniss der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jenaische Zeitschr. für Naturw., 14 (N. F. 7), 1880, p. 117; Taf. 5, Fig. 42-48.
- HOFMEISTER, Neue Beiträge etc., p. 603.
- RETZIUS, Observationes botaoicre, III, Leipzig 1783, p. 7.
- SCHACHT, Entwicklungsgeschichte des Pflanzen-Embryon. Verhand. der 1. Kl. van het Kon.-Nederl. Inst. van Wetensch. Amsterdam, III:2, 1850, p. 164, 198.
- SCHINDLER, Die Abtrennung der Hippuridaceen von den Halorrhagaeen. Engler's Botan. Jahrb., 34, 1904-05, Beiblatt 77.
- -, in ENGLER, Das Pflanzenreich, IV:225, Leipzig 1905, p. 15.
- SCHLEIDEN, Über Bildung des Eichens und Entstehung des Embryos bei den Phanerogamen. Nova Acta Ac. Nat. Curios. Halle, 19, 1839, p. 49; Fig. 66-69.
- TULASNE, Etudes. d'embryogenie vegetale. Ann. sc. nat., sér. 3, Bot., 12, 1849, p. 67; tab. 5, fig. 8-18.
- UNGER, Die Entwicklung des Embryos von Hippuris vulgaris. Botan. Zeit., 7, 1849.