

Vergleich von *Dysphania* mit *Chenopodium* und mit *Illecebraceae*

Von *Theo Eckardt*, Berlin-Dahlem

(Aus dem Botanischen Garten und Museum Berlin-Dahlem)

Manuskript eingegangen am 23. März 1967

Einleitung

In zwei vorausgehenden Studien haben wir einiges Neue über die Blütenentwicklung und den Blütenbau der beiden Arten *Dysphania myriocephala* Benth. und *D. plantaginella* F. v. M. mitgeteilt (Eckardt 1967 a und 1967 b). Diese Untersuchungen stützen sich auf die Auswertung von Mikrotomschnitten nach lebend fixiertem Material. Sie sollten die systematische Stellung der kleinen australischen Gattung *Dysphania* R. Br. klären helfen und erbrachten gewichtige Argumente zugunsten einer engen Verwandtschaft mit den *Chenopodiaceae*, speziell mit *Chenopodium* L. selbst.

Untersuchungsaufgabe. In dieser Arbeit sollen nun die zahlreichen Übereinstimmungen von *Dysphania* mit gewissen, auch einheimischen *Chenopodium*-Arten und die vielfältigen Unterschiede zu einigen *Illecebraceae* (bzw. *Caryophyllaceae*) etwas genauer dargestellt werden.

Damit rücken diese australischen Gewächse in unseren mitteleuropäischen Gesichtskreis, und das Thema dieser kleinen Gabe für den verehrten Jubilar, Herrn Dr. Alfred Becherer, ist nicht so weit hergeholt, wie es auf den ersten Blick scheinen könnte. *Dysphania* ist ja sogar adventiv schon in Deutschland, Belgien und den Niederlanden aufgetreten aber offenbar in der Schweiz selbst noch nicht registriert worden, vgl. Aellen (1961, S. 748). Im Sommer 1966 fanden wir an einem Haus in Fex-Platta im Oberengadin stattliche Exemplare von *Chenopodium foliosum* (Moench) Aschers. und haben davon ganze Serien von Blütenentwicklungsstadien fixiert. Gerade die Sektion *Eublittum* Moq. von *Chenopodium*, zu der *Chenopodium foliosum* gehört, bot sich nach den Angaben in Eichlers «Blüthendiagrammen» (1878, S. 78f.) zum Vergleich mit *Dysphania* an. Auf gewisse auffällige Übereinstimmungen im Blütenbau von *Chenopodium foliosum* und *Ch. capitatum* mit *Dysphania* hatte auch Aellen in seiner wichtigen, grundlegenden Studie über *Dysphania* (1930 a, S. 485) hingewiesen. Vorher hatten wir auf dem Typusbogen von *Dysphania plantaginella* aus dem Herbarium Kew auch ein Etikett mit dem Namen *Blitum Plantaginella* Ferd. Müller gesehen und daraus auch auf eine besonders enge Beziehung zur Sektion *Eublittum* geschlossen. Die Problematik der systematischen Stellung von *Dysphania* ist

in den genannten Arbeiten von A e l l e n (1930a, 1961) und E c k a r d t (1967a und b) ausführlicher dargelegt worden; von ihr wird in der Schlussbetrachtung noch zu reden sein.

Material und Methode

Das Material von *Dysphania myriocephala* und der behandelten Arten von *Chenopodium*, *Corrigiola*, *Herniaria*, *Paronychia*, *Illecebrum* und *Scleranthus* stammt aus dem Botanischen Garten von Berlin-Dahlem, *Chenopodium foliosum*, wie oben erwähnt, aus dem Oberengadin. Bereits fixiertes Blütenmaterial von *Dysphania plantaginella* verdanke ich Herrn Dr. Kubitzki, Botanisches Institut der Universität Münster. Mein Dank gilt ferner Herrn Dr. H. J. Eichler, State Herbarium of South Australia, Adelaide, für die Sendung von Samen und von Herbarmaterial der *Dysphania*-Arten und australischer *Chenopodium*-Arten, dann Herrn Paul Aellen in Basel, und dem Herbarium von Kew für die Ausleihe von Typusmaterial.

Die Objekte wurden in CRAF V (Chromsäure – Essigsäure – Formalin), FAA (Formalin – Eisessig – Alkohol), FPA (Formalin – Propionsäure – Alkohol) oder Carnoy fixiert und entlüftet; über die Fixierungsgemische vergleiche man Sass (1951, S. 15-18). Es wurden Paraffin-Serienschnitte von 6-8-10 μ Dicke hergestellt, sie wurden mit Hämatoxylin nach Heidenhain und Fast Green FCF gefärbt. Für die Herstellung eines Teils der Schnitte danke ich Fräulein Renate Dudat, Fräulein Therese Dittrich und Herrn M. Hakki (von *Chenopodium foliosum*) bestens. Die Zeichnungen habe ich mit dem Zeichenprisma 24⁰ der Firma Ernst Leitz, Wetzlar, angefertigt; sie wurden von Frau Dr. Gertrud Hoffmann, Frau A. Tröger und Frau Heide Meyer in Tusche ausgeführt. Die Habitusbilder sind Originale der Zeichnerin Frau Annemarie Tröger, entworfen nach vorgelegtem Alkohol- oder Herbarmaterial. Allen gilt mein bester Dank für ihre Mitwirkung.

Ergebnisse

1. *Dysphania* R. Br.

Eine Gesamtpflanze von *Dysphania plantaginella* im Zustand der Vollblüte ist in Abb. 1 dargestellt. Es handelt sich um ein relativ sehr kleines Exemplar mit zahlreichen, mäuseschwanzähnlichen Blütenständen, die den Hauptspross und die Seitensprosse abschliessen. Dazu kommt noch eine Bereicherung aus den Achseln von Hochblättern unterhalb der jeweiligen Blütenstände. Jeder Blütenstand selbst ist von komplexer Natur. Er trägt zahlreiche schuppenförmige Tragblätter, die äusserlich kaum hervortreten und daher vielfach übersehen worden sind. In ihren Achseln entspringen die winzigen Blütenknäuel (Abb. 6) d. h. Partialinfloreszenzen von anfangs dichasialem Aufbau (Abb. 10), deren letzte Ausgliederungen aber sehr schwer genau festzustellen sind und vermutlich wickelig oder schraubelig enden. So entsteht eine Scheinähre als Gesamtfloreszenz, die übrigens nicht mit einer Endblüte abschliesst, sondern offen bleibt und einen mächtigen vegetativen Vegetationspunkt trägt (Abb. 7). Auf einem Querschnitt in Höhe des massiven Vegetationspunktes (Abb. 5) werden zunächst

nur die kleinen Tragblättchen der Gesamtinfloreszenz mit einem Divergenzwinkel von ungefähr 137° , also nahe der Limitdivergenz, angetroffen. Darin und in den anderen genannten Punkten herrscht Übereinstimmung mit *Dysphania myriocephala* (siehe Eckardt 1967 a, Abb. 1, 2, 4-11). Alle Teile der Pflanze, besonders aber die Blätter, tragen einzellreihige, sogenannte Glieder-Drüsenhaare, deren Entwicklung man in Abb. 6 gut verfolgen kann.

Dysphania plantaginella hat einen Doppelgänger unter den australischen *Chenopodium*-Arten, nämlich *Ch. rhadinostachyum* F. v. M. (Abb. 2). Diese Pflanze ist zwar meist viel grösser und reicher verzweigt, ausserdem haben die Blätter einen anderen Zuschnitt und sind buchtig-lappig; aber blühende Exemplare sind



Abb. 1. *Dysphania plantaginella* F. v. M. Habitus einer kleineren Pflanze mit Blütenständen. Nach dem Exemplar H. j. Eichler No. 17249 des State Herbarium of South Australia Adelaide (Herb. AD/96431144).

Abb. 2. *Chenopodium rhadinostachyum* F. v. M. Teil einer Pflanze mit Blütenständen. Nach dem Exemplar Strehlow des State Herbarium of South Australia Adelaide (Herb. AD/96623156). Zeichnungen von Annemarie Tröger.

Dysphania plantaginella oft zum Verwechseln ähnlich. Beim Studium von Herbarmaterial haben wir mehrmals sowohl unter *Dysphania plantaginella* als auch unter *Dysphania simulans* F. v. M. et Tate ex Tate Exemplare von *Chenopodium rhadinostachyum* vorgefunden. F. v. Müller bildet in seiner prächtigen Ikonographie (1890, Taf. 33) ein kleines Exemplar von *Ch. rhadinostachyum* ab, das *Dysphania simulans* auf Taf. 34 des gleichen Werkes ausserordentlich ähnelt. Wer sich jedoch in die Materie «eingesehen» hat, der wird *Chenopodium rhadinostachyum* sofort an dem vierzähligen, ganz anders behaarten und gestalteten Perianth erkennen; gehört sie doch zu der bemerkenswerten Sektion *Tetrasepala* Aellen (Aellen 1930 b).

Die Blütenverhältnisse von *Dysphania plantaginella* sind von mir bereits eingehend dargestellt worden (Eckardt 1967 b im Druck). Um jedoch eine Vergleichsbasis zu haben, müssen die wichtigsten Daten hier zusammengestellt und durch einige Abbildungen illustriert werden. Jeder Blütenknäuel in der Achsel eines Tragblattes besteht aus etwa 10-15 Blüten, deren erste, die Primanblüte, zwittrig ist, während alle übrigen weiblich sind. Ein tangentialer Längsschnitt durch eine Gesamtinfloreszenz erfasst zuerst nur die Zwitterblüten, von denen man dabei ungefähr Querschnitte erhält (Abb. 8). Jede Zwitterblüte besitzt 3 Tepalen in einer Aufeinanderfolge von $\frac{1}{3}$ Divergenz (T_1 , T_2 , T_3) und imbricater Ästivation. Das einzige Staubblatt steht immer dem ersten Tepalum gegenüber, das entweder rechts oder links vom Tragblatt gelegen ist (in Abb. 8 haben 4 Blüten Rechtslage von T_1 , 2 Blüten Linksage). In Abb. 9 ist nochmals eine Einzelblüte herausgezeichnet, an der deutlich die imbricate Ästivation zu beobachten ist; das Pistill liegt immer dem Staubblatt gegenüber in dem Winkel zwischen den Tepalen 2 und 3. An der Basis sind die Tepalen nur auf eine kurze Strecke miteinander verwachsen.

Im Blütenknäuel sind keine Vorblätter entwickelt. Das ist vielleicht auch der Grund, weshalb die weiblichen Blüten, die sich dichasial um die Primanblüte I gruppieren (Abb. 10, 2 Sekundanblüten II und 4 Tertianblüten III), die entgegengesetzte Stellung der Tepalen im Vergleich mit der Zwitterblüte zeigen. Bei ihnen steht das unpaare Tepalum T_1 vorne, gleichsam anstelle des hier fehlenden Tragblattes (Vorblattes) und die beiden anderen T_2 und T_3 schräg hinten. An dem Pistill der Zwitterblüte und der weiblichen Blüten ist auffällig und bemerkenswert, dass die Ovarwand von keinem Bündel innerviert wird. Lediglich die grundständige Samenanlage erhält direkt aus der Blütenachse ein Bündel, das durch den Funikulus bis in die Region der Chalaza zieht. Das oberständige Pistill dürfte aus 2 Karpellen bestehen, obwohl meist nur ein Narbenast, sehr selten aber auch deren zwei entwickelt sind (Abb. 11). Die beiden Karpelle nehmen vermutlich mediane Stellung in der Blüte ein, wie man indirekt aus der Umwendung der Samenanlage zur Kampylotropie im Verlauf ihrer Entwicklung schliessen kann. Ihre Umkrümmung erfolgt nämlich meist in Richtung auf die jeweilige Abstammungsachse, die z. B. in Abb. 11 rechts zu denken ist.

Dysphania myriocephala mit ganz anderem Habitus (Abb. 3, Teilstück) hat grundsätzlich denselben Aufbau der Blütenknäuel, die etwas grösser und viel blütenreicher sind als bei *D. plantaginella*. Die Tragblätter der Blütenknäuel sind hier laubblattartig und ragen deutlich aus der Gesamtinfloreszenz hervor. Auch hier ist nur die Primanblüte zwittrig, unterscheidet sich aber durch 2 Staubblätter in schräg vorderer Stellung vor den Tepalen 1 und 2. Ausserdem



Abb. 3. *Dysphania myriocephala* Benth. Einzelzweig einer blühenden Pflanze mit Mittelstück und Endabschnitt. In der Achsel der Laub- bzw. Hochblätter die Blütenknäuel (Partialinfloreszenzen). Exemplar Botanischer Garten Berlin-Dahlem 23. 6. 1965.

Abb. 4. *Chenopodium foliosum* (Mönch) Aschers. Mittelstück und Endabschnitt einer blühenden Pflanze mit Blütenknäueln in den Blattachsen. Nach Herbar Th. Eckardt Nr. 783, Botanisches Museum Berlin (B).

Zeichnungen von Annemarie Tröger.

besitzen die weiblichen Blüten dieser Art meist nur 2 Tepalen (selten deren 3 oder nur eines) und es werden häufiger 2 Narbenäste angetroffen.

Auf der Grundlage dieser Daten soll nunmehr ein entsprechender blüten-anatomischer Vergleich mit *Chenopodium*-Arten durchgeführt werden und zwar in der Hauptsache mit *Chenopodium foliosum* (Abb. 4).

2. *Chenopodium* L.

Chenopodium foliosum (Moench) Aschers.

Wie bei *Dysphania myriocephala* (Abb. 3), so reicht auch bei *Chenopodium foliosum* (Abb. 4) die Beblätterung bis zur Spitze des Blütenstandes hinauf. Die in der Achsel der Laub- bzw. Hochblätter stehenden Blütenknäuel sind durch kurze Internodien voneinander getrennt und treten dadurch deutlich hervor. Während aber bei *D. myriocephala* die Gesamtinfloreszenz offen ist, schliesst sie bei *Ch. foliosum* mit einer endständigen Gipfelblüte ab (Abb. 12, E). Die Blütenknäuel werden unmittelbar darunter angelegt und treten bereits in der Achsel der ersten Tragblätter 2-4 unterhalb der Endblüte in Erscheinung. Die Blattstellung folgt auch hier etwa dem Wert der Limitdivergenz von 137° . Die beginnende dichasiale Verzweigung der Blütenknäuel ist deutlich in Abb. 13 bei den Blüten 8-10 zu erkennen.

Die Blütenverhältnisse. Die Primanblüte und die beiden Sekundanblüten sind zwittrig, von den Tertianblüten an werden fast stets nur weibliche Blüten beobachtet (Abb. 18). Wie bei *Dysphania* wird die Primanblüte mit den von ihr ausgehenden dichasialen Verzweigungen im Verlauf der Entwicklung des Blütenknäuels rekauleszent auf das Tragblatt verschoben; man vergleiche dazu Abb. 12 mit Abb. 20. Was die Stellungsverhältnisse in den Zwitterblüten anlangt, muss man zwischen der Primanblüte des Knäuels und den Sekundanblüten unterscheiden. Das wurde in den Angaben von Eichler (1878, S. 78 f.) und von Cohn (1914, S. 61) übersehen. Dabei liegt gerade in diesem Unterschied eine besonders eindrucksvolle Übereinstimmung mit den Verhältnissen von *Dysphania* vor.

Legenden zu den Abbildungen auf nebenstehender Seite:

Abb. 5-11: *Dysphania plantaginella* F. v. M.

Abb. 5. Querschnitt durch einen Blütenstand in Höhe des VP. Tragblätter der Infloreszenz nach der genetischen Reihenfolge beziffert.

Abb. 6. Querschnitt durch dieselbe Infloreszenz weiter unten, mit Primordien der Blütenknäuel PI in den Achseln der Brakteen und Entwicklungsstadien der Drüsen-Gliederhaare.

Abb. 7. Längsschnitt durch den Scheitel einer Infloreszenz mit End-VP und Anlegung der Blütenknäuel PI in der Achsel der Brakteen Br.

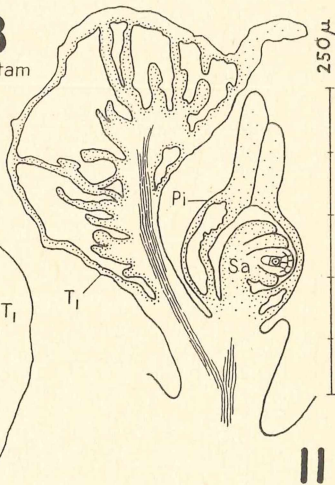
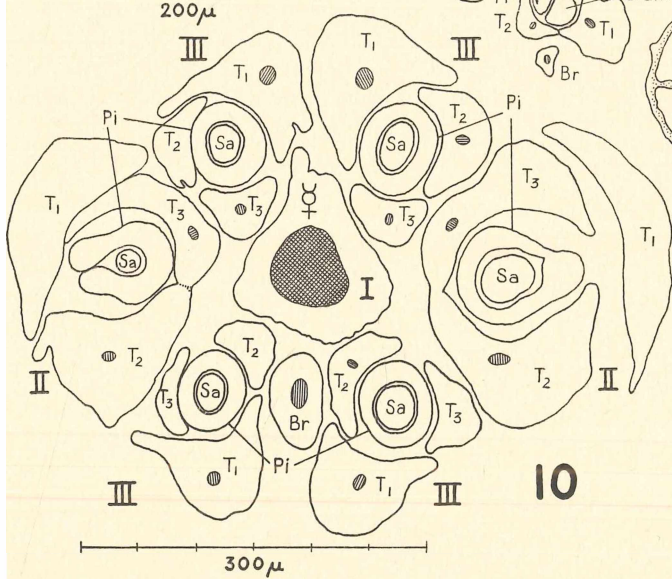
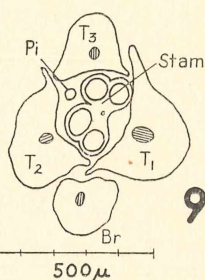
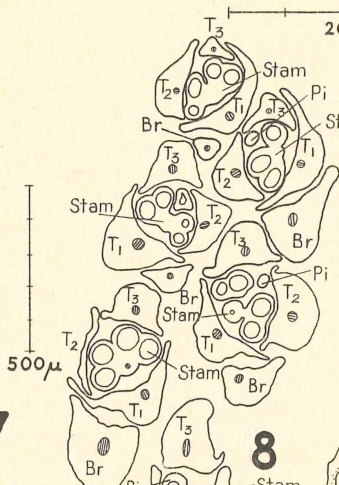
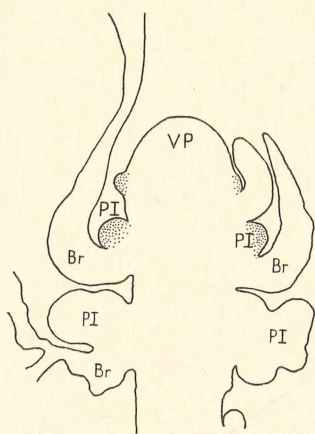
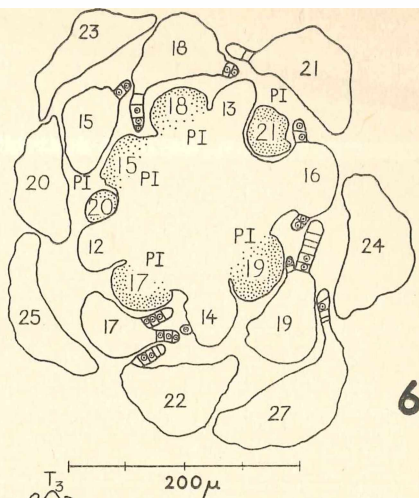
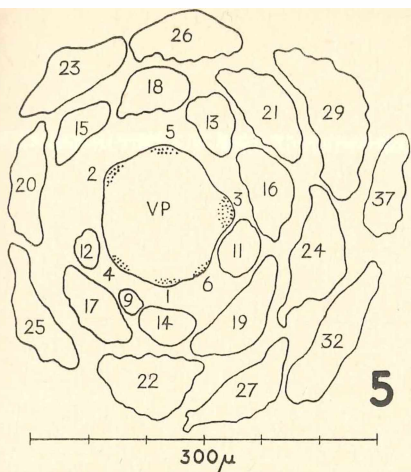
Abb. 8. Tangentialer Längsschnitt durch eine Infloreszenz in Höhe der Zwitterblüten.

Abb. 9. Querschnitt durch eine Zwitterblüte.

Abb. 10. Querschnitt durch einen Blütenknäuel mit Basis der zwittrigen Primanblüte I und den weiblichen Sekundanblüten II und Tertianblüten III.

Abb. 11. Längsschnitt durch eine junge Sekundanblüte mit Lufträumen im Tepalum und Pistill. Samenanlage im hemitropen Stadium der Umkrümmung, die gegen die Primanblüte hin erfolgt.

Beschriftung: Br Braktee, PI Partialinfloreszenz (Blütenknäuel), Pi Pistill, Stam Stamen (Staubblatt), T, T₁, T₂ usw. Tepalen (Perigonblätter), VP Vegetationspunkt, I, II, III Priman-, Sekundan-, Tertianblüten, ♀ Zwitterblüte.



Bei den Primanblüten stehen die beiden älteren Tepalen T_1 und T_2 meist schräg vorne und umfassen das median-hintere Tepalum T_3 . Die imbricate Ästivation ist erkennbar, aber nicht so deutlich ausgeprägt wie bei *Dysphania*. Das einzige Staubblatt ist stets dem genetisch ersten Tepalum superponiert und liegt je nachdem rechts (Abb. 14) oder links vorne (Abb. 15 und 19). Das meist aus 2 Karpellen bestehende Pistill zeigt am häufigsten mediane Stellung der Karpelle (Abb. 19 und 20), aber auch Schräglage bis fast zur Transversalen lässt sich beobachten (Abb. 15). Die Variabilität im Blütenbau ist überhaupt sehr bemerkenswert; sie soll in einer eigenen Untersuchung von Herrn M. Hakkı bei ausgewählten Vertretern der Chenopodiaceen genauer verfolgt werden. So können zum Beispiel auch 3 Karpelle das Pistill bilden (Abb. 16), die mit den Tepalen alternieren (Abb. 17). Welche Rolle die engen räumlichen Beziehungen und Druckverhältnisse im Blütenknäuel auf die Ausbildung der Zahlen- und Stellungsverhältnisse der Blütenorgane spielen, wird näher zu untersuchen sein. Es kommt vor, dass in der Primanblüte das unpaare Tepalum manchmal auch vorne liegt (Abb. 18).

Da Vorblätter im Blütenknäuel fehlen, ist die Stellung der Tepalen bei den ebenfalls zwittrigen Sekundanblüten stets so, dass das unpaare Tepalum T_1 median vorne steht und die beiden anderen schräg hinten (Abb. 17 und 18). Die mediane Stellung der beiden Karpelle in diesen Sekundanblüten ist deutlich der Abb. 17 zu entnehmen. In älteren Blüten erfolgt die Umkrümmung der Samenanlage in dieser Medianebene, und zwar stets nach der Mutterblüte hin: es krümmt sich also die Samenanlage der zwittrigen Sekundanblüten nach der Primanblüte zu, in den allermeist weiblichen Tertianblüten nach den Sekundanblüten hin und so fort. Jedes Karpell wird von einem Dorsalbündel versorgt und besitzt 2 Narbenäste, so dass über die Stellung der Karpelle innerhalb der Blüte kein Zweifel besteht.

Die Tertianblüten und die Blüten höheren Grades sind fast immer rein weiblich, ihr unpaares Tepalum liegt von der Sekundanblüte bzw. der jeweils vorausgehenden Blüte abgewandt, also abaxial (Abb. 18). Die nach vorne zu erwartenden Tertianblüten werden auf dem Schnittniveau Abb. 18 noch nicht getroffen, weil die Blüten des Knäuels schräg in der Blattachsel stehen. Die Reduktion in der Ausstattung der Blüten von *Ch. foliosum* ähnelt also hochgradig derjenigen von *Dysphania*, bei der die eingeschlechtigkeit bereits bei den Sekundanblüten einsetzt; man vergleiche dazu Abb. 10 mit Abb. 18.

Chenopodium bonus-henricus L.

Bei dieser *Chenopodium*-Art mit meist aufrechten Samenanlagen (Abb. 22) und Samen sind die beiden das Pistill bildenden Karpelle kräftig entwickelt, in der 4- bis mehrschichtigen Pistillwand treten schon frühzeitig grosse Lufträume (Interzellularräume) auf (Abb. 21). Auf einem Längsschnitt durch eine jüngere Blütenknospe (Abb. 21) ist deutlich die Oberständigkeit des Pistills über den Basen der Stamina zu erkennen. Der Schnitt ist fast median im Hinblick auf die Samenanlage, die gerade das hemitrope Stadium ihrer Umwendung durchläuft, jedoch die beiden Dorsalbündel des Pistills werden nicht getroffen; sie sind gut entwickelt, an ihrer Stelle ist die Ovarwand sogar verdickt.

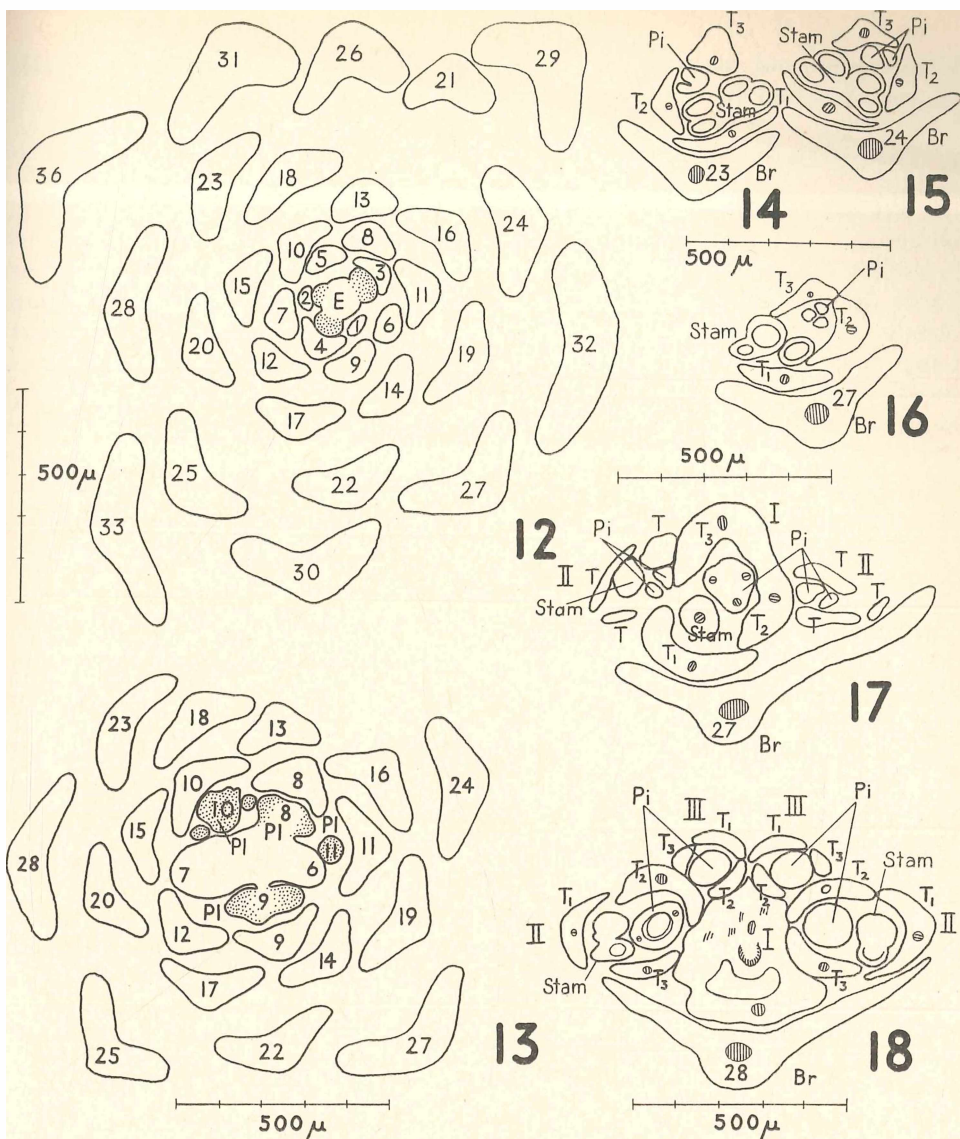


Abb. 12-18: *Chenopodium foliosum* (Moench) Aschers.

Abb. 12. Querschnitt durch eine blühende Pflanze direkt unterhalb der Endblüte E mit Anlegung der Blütenknäuel.

Abb. 13. Querschnitt etwas tiefer mit Primordien der sich dichasial verzweigenden Blütenknäuel.

Abb. 14 und 15. Querschnitte durch junge Primanblüten mit unterschiedlicher Stellung des Tepalums T₁.

Abb. 16. Querschnitt durch junge Primanblüte mit 3 Karpellen (Narbenästen).

Abb. 17. Querschnitt durch dieselbe Primanblüte I, tiefer unten, mit jungen Sekundanblüten II.

Abb. 18. Querschnitt durch einen Blütenknäuel mit Basis der zwittrigen Primanblüte I, den beiden zwittrigen Sekundanblüten II und den zwei oberen (hinteren) weiblichen Tertianblüten III.

Beschriftung: Br Braktee, E Endblüte, PI Partialinfloreszenz (Blütenknäuel), Pi Pistill, Stam Stamen (Staubblatt), T, T₁, T₂ usf. Tepalen (Perigonblätter) in genetischer Folge, I, II, III Primar-, Sekundan-, Tertianblüten.

Übereinstimmend mit *Dysphania* sind die Lufträume im Pistill, die vertikale Samenanlage und die ausgeprägte Hypogynie.

Chenopodium ambrosioides L.

Auf einem Querschnitt einer Blütenknospe in Höhe der Antheren (Abb. 23) ist das ebenfalls 5zählige Perigon bereits verwachsen (Syntepalie). Es interessiert besonders das zweikarpellige Pistill, dessen 4schichtige Ovarwand zahlreiche kleine Interzellularräume aufweist und keinerlei Leitbündel besitzt. Insofern besteht völlige Übereinstimmung mit dem Pistill von *Dysphania*. An einem Längsschnitt durch eine weibliche Blüte (Abb. 24) ist ein Gewebezapfen aus Papillen bemerkenswert, der wie ein Obturator von oben in die Ovarhöhlung hineinragt, ohne Zweifel eine Einrichtung zur Pollenschlauchleitung. Der kurze Griffel geht in zwei lange Narben über, der Perigonsaum umschliesst den Grund des Griffels ganz eng. Die horizontale Lage der Samenanlage ist gut erkennbar. Die sehr auffälligen und grossen, geknieten Drüsenhaare am Pistill sind nicht mitgezeichnet worden; vergleiche dazu auch Aellen 1960, S. 572 und 588.

Chenopodium schraderianum Roem. et Schult. (= *Ch. foetidum* Schrad.)

Bei dieser Art kommt es häufig zu Reduktionen in der Blüte. So z. B. besitzt die Zwitterblüte der Abb. 25 nur zwei Staubblätter vor den Tepalen 1 und 3. Die Tepalen sind mehr oder weniger stark gekielt. Das Pistill mit horizontaler Samenanlage hat eine 3- bis 4schichtige, leitbündellose Wand mit Interzellularräumen und ähnelt darin den Strukturen bei beiden *Dysphania*-Arten ganz erheblich. Dies gilt auch von den heranreifenden Früchten, deren Perikarp sehr zart ist und aus den kollabierten Zellagen der Ovarwandung besteht.

Zusammenfassend lässt sich feststellen: die reduktiven Tendenzen, die zur Blütenstruktur von *Dysphania* führen, zeichnen sich bereits bei den wenigen, hier vorgeführten *Chenopodium*-Arten deutlich ab. Wir sind überzeugt davon, dass eingehendere Untersuchungen bei den gesamten Chenopodiaceae noch weitere Unterlagen dafür liefern werden.

3. *Illecebraceae* (*Caryophyllaceae-Paronychioidae*)

Die augenfällige habituelle Ähnlichkeit von *Dysphania myriocephala* Benth. (und *D. littoralis* R. Br.) mit einem *Illecebrum* oder mit einer *Herniaria* hat manche Systematiker dazu verleitet, *Dysphania* jener Verwandtschaftsgruppe

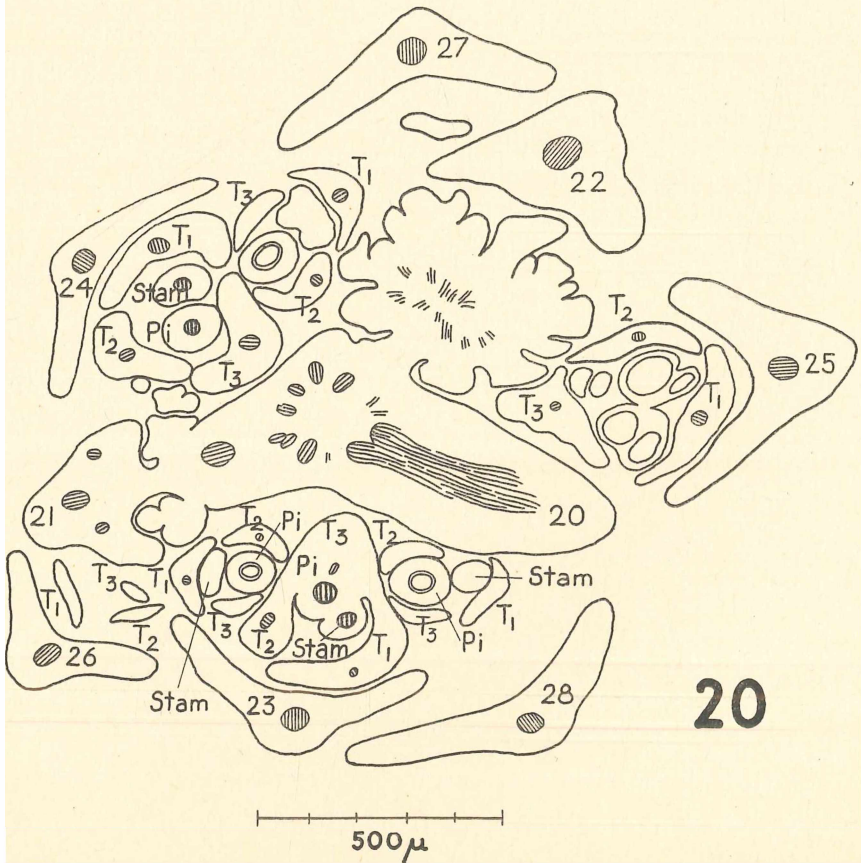
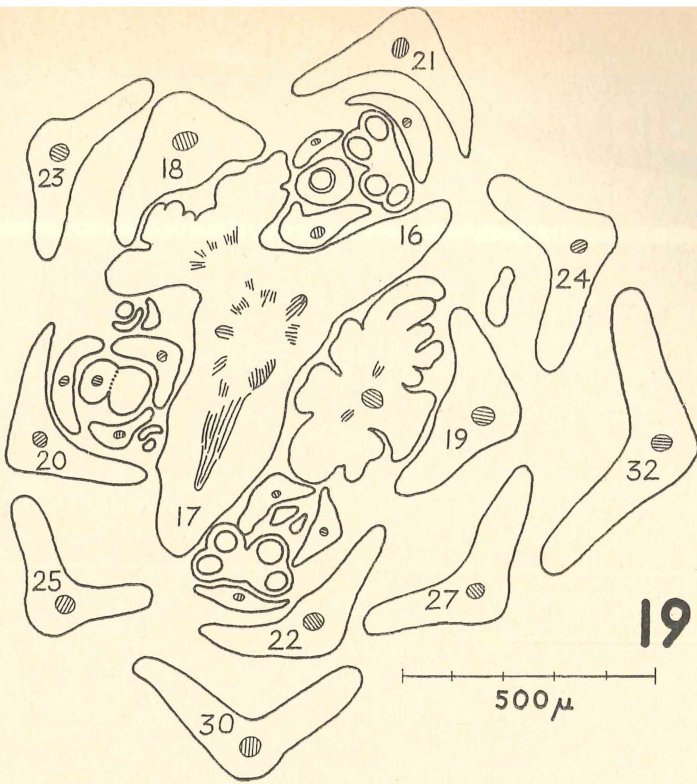
Legenden zu den Abbildungen auf nebenstehender Seite:

Abb. 19-20: *Chenopodium foliosum* (Möench) Aschers.

Abb. 19. Querschnitt durch eine Infloreszenzanlage in Höhe der Brakteen 16 und 17. Die jungen Primanblüten der Brakteen 20, 21 und 22 in unterschiedlicher Höhe quer getroffen, der Blütenknäuel in der Achsel von Braktee 19 tiefer unten, mit Andeutung des dichasialen Aufbaues.

Abb. 20. Querschnitt durch dieselbe Infloreszenz weiter unten in Höhe der Brakteen 20 und 21. Die Blütenknäuel bereits weiter verzweigt.

Beschriftung: Pi Pistill, Stam Stamen (Staubblatt), T, T₁, T₂ usw. Tepalen (Perigonblätter) in genetischer Folge. Die Brakteen sind beziffert.



einzuordnen, die – im Laufe der Zeit verschieden benannt und umgrenzt – heute entweder als Unterfamilie *Paronychioideae* bei den *Caryophyllaceae* untergebracht ist (Pax und Hoffmann 1934, S. 272, oder Englers Syllabus II, 1964, S. 93 ff.) oder als eigene Familie *Illecebraceae* gilt (Friedrich im Hegi, 1961, S. 749ff.). Obwohl Allen (1930a, S. 483) mit allem Nachdruck hervorhob, dass diese Ähnlichkeit «bestimmt nur eine oberflächliche» sei, und dass «so gut wie alle Merkmale der *Dysphania* im Widerspruch stehen zu den Familienmerkmalen der *Caryophyllaceae* (nach Pax) oder der *Illecebraceae* (nach Bentham und Hooker)», wird bis in die jüngste Zeit hinein an der Möglichkeit einer Verwandtschaft von *Dysphania* mit den *Illecebraceae* bzw. *Caryophyllaceae* festgehalten. Oder man denkt an Beziehungen der *Illecebraceae* zu den *Chenopodiaceae* über *Dysphania* als Bindeglied (siehe Friedrich 1961, S. 750).

Es soll daher im folgenden der Blütenbau einiger Vertreter dieser *Illecebraceae* analysiert und mit den Verhältnissen bei *Dysphania* und *Chenopodium* verglichen werden.

Corrigiola litoralis L.

Die bis auf das trimere Gynoeceum 5zähligen Blüten sind tetrazyklisch (Abb. 27). In normaler Alternanz folgen Kelch, Krone und Androeceum zu je 5 Organen aufeinander. Beim dreizähligen Pistill liegt das unpaare Karpell nach der Abstammungsachse zu; jedes Karpell wird von einem Dorsalbündel durchzogen, während die zentral-basale Samenanlage direkt aus dem Blütennachsenscheitel versorgt wird (Abb. 26). Die Kommissuren der Karpelle treten äusserlich nicht hervor (Abb. 28), nur an der Basis des Ovars kommt es zu einer andeutungsweisen Septenbildung am Fusse der Samenanlage (Eckardt 1955, S. 177 und Taf. IV, Fig. 3). Die Wand des Ovars ist dick und etwa 8schichtig, sie verhärtet bei der Fruchtreife durch starke Sklerenchymatisierung. Lufträume treten nicht auf. Dazu kommt noch eine schwache Perigynie mit flachem Blütenbecher (Abb. 26). In allen genannten Merkmalen weicht *Corrigiola* hochgradig von *Dysphania* und *Chenopodium* ab.

Scleranthus perennis L.

Obwohl heute nicht mehr zu den «*Paronychieen*» gerechnet, kann doch *Scleranthus* hier eingeblendet werden. Die Gattung wurde von R. Brown (1810, S. 412) sogar zusammen mit der von ihm begründeten *Dysphania* und

Legenden zu den Abbildungen auf nebenstehender Seite:

Abb. 21-22: *Chenopodium bonus-henricus* L.

Abb. 21. Junge Blüte fast median längs. Beachte die Lufträume in den Tepalen und im Pistill! Die Samenanlage im hemitropen Stadium der Umkrümmung.

Abb. 22. Längsschnitt durch ein fast voll entwickeltes Pistill mit grossen Lufträumen im Ovar- und Griffelabschnitt. Die Samenanlage steht vertikal.

Abb. 23-24: *Chenopodium ambrosioides* L.

Abb. 23. Blütenquerschnitt in Antherenhöhe. Ovarwand mit zahlreichen Lufträumen, ohne Leitbündelversorgung.

Abb. 24. Junge Blüte längs. Pistill mit 2 Narbenästen und Obturator; Samenanlage horizontal. In Abb. 23 u. 24 Gliederdrüsenhaare weggelassen.

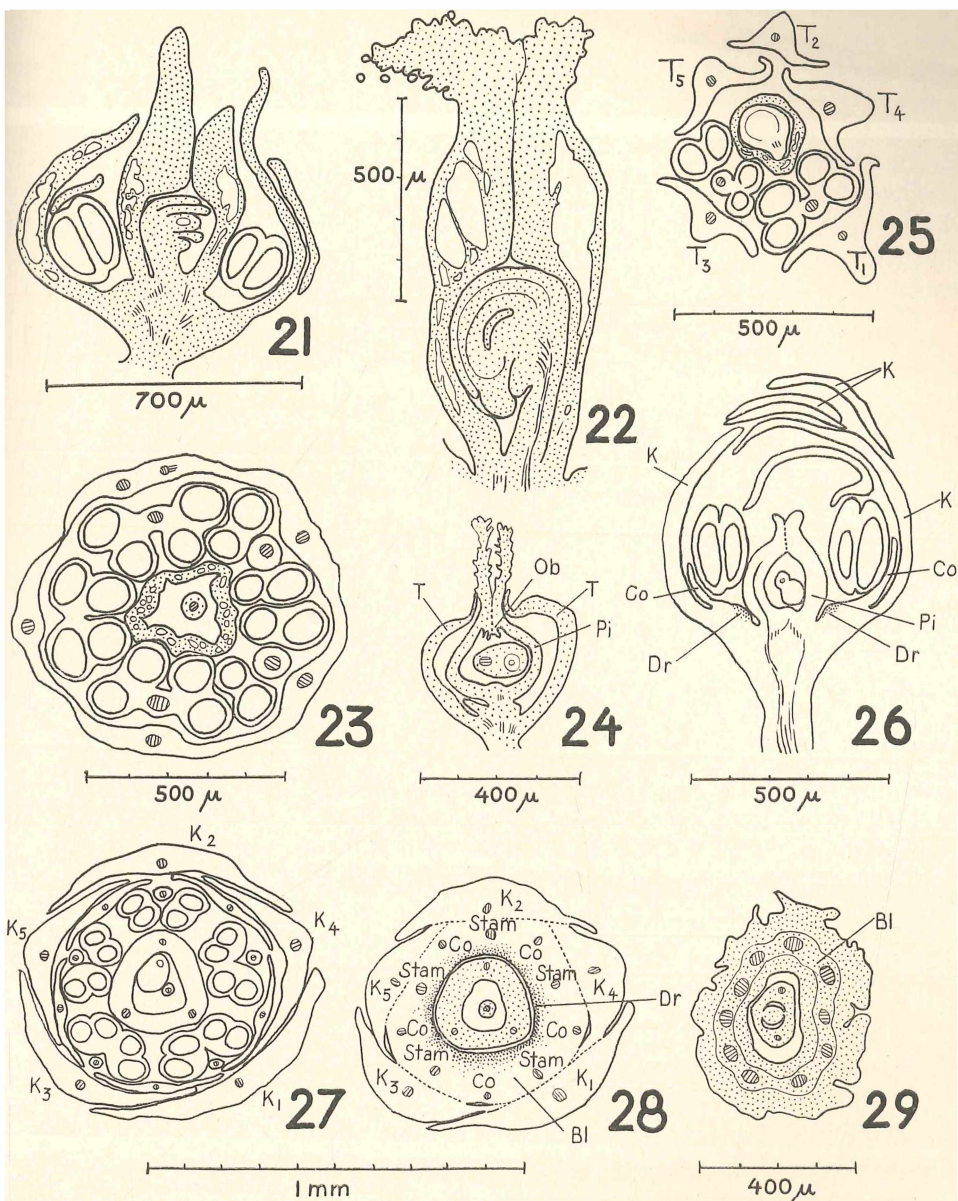


Abb. 25. *Chenopodium schraderianum* Roem. et Schult. (= *Ch. foetidum* Schrad.) Blüte quer, mit nur 2 Stamina. Tepalen gekielt, Pistill mit Lufträumen und ohne Bündel in der Ovarwand.

Abb. 26-28: *Corrigiola litoralis* L.

Abb. 26. Blütenknospe längs. Blütenbecher mit Drüsengewebe um das Pistill.

Abb. 27 u. 28. Blütenknospe quer in Antherenhöhe (27) und am Grund des Blütenbeckers (28).

Abb. 29. *Scleranthus perennis* L. Junge Blütenknospe quer, im Grunde des Blütenbeckers.

Beschriftung: BI Blütenbecher, Co Kronblätter, Dr Drüsengewebe, K (K₁-K₅) Kelchblätter, Ob Obturator, Pi Pistill, Stam Staminalebündel, T (T₁-T₅) Tepalen.

mit *Mniarum* an das Ende seiner *Chenopodeae*, als mit ihnen verwandt, gestellt. Aber der Blütenbau weicht doch erheblich von dem der *Dysphania* ab. Auf 5 sehr massive und von umfangreichen Leitbündeln durchzogene Tepalen folgen zwei 5zählige Kreise von Staubblättern und im Zentrum das median-dimere Pistill. Der Blütenbecher ist höher als bei *Corrigiola*, das Pistill ist darin eingesenkt, verwächst aber nicht mit ihm (Abb. 29). Jedes Karpell hat einen Dorsalmedianus. An den Kommissuren der beiden Karpelle ragen im obersten Abschnitt des Ovars Leisten von Papillengewebe ins Innere und im Grund des Ovars ist eine quer verlaufende Scheidewand zu sehen, aus der die einzige Samenanlage entspringt (Abb. 29 und Eckardt 1955, Taf. IV, Fig. 4 u. 5).

Paronychia serpyllifolia DC.

In der dekussierten Blattstellung und der Ausbildung von häutigen Stipeln (Abb. 30) erkennt man schon im vegetativen Bereich beträchtliche Unterschiede zu *Dysphania*. Die Stipeln sind nahe am Vegetationspunkt ansehnlich und relativ dick; sie werden später hart und trockenhäutig und splittern in den Mikrotomschnitten. Die Blattwirtel sind noch nicht ganz ideal echte Wirtel, die Blattpaare auch etwas gewinkelt. In den tetrazyklischen Blüten werden anstelle von Kronblättern nur fädliche, mit schwachem Leitbündel versehene Staminodien entwickelt (Abb. 32). In dem dimeren Pistill treten noch deutlicher als bei *Scleranthus* die Kommissuren der median stehenden Karpelle als Nahtleisten in Erscheinung; hier sind pollenschlauchleitende Haare resp. Papillen entwickelt (Abb. 34). Die Papillen sind oben im Ovar dicht verflochten und im Zuge der

Legenden zu den Abbildungen auf nebenstehender Seite:

Abb. 30-34: *Paronychia serpyllifolia* DC.

Abb. 30. Querschnitt durch den Sprossscheitel. Die Blattpaare mit den davor liegenden Stipeln vom VP aus beziffert. Beim Blattpaar 3 sind die Stipeln der einen Seite verwachsen.

Abb. 31. Blütenlängsschnitt, der das Pistill etwa transversal halbiert.

Abb. 32. Blütenknospe quer in Höhe der Antheren und Narben. Die Leitbündel der Tepalen T₁, T₃ und T₄ vereinigen sich weiter unten im Blütenbecher (Pfeile!).

Abb. 33. Pistill derselben Knospe im oberen Ovarbereich quer.

Abb. 34. Blütenknospe im Grunde des Blütenbeckers quer. An 2 Stellen (hier Pfeile!) sind die Leitbündel der Staminodien bereits mit Bündeln zu den Tepalen vereinigt.

Abb. 35-38: *Illecebrum verticillatum* L.

Abb. 35. Querschnitt durch den Sprossscheitel. Blattpaare mit den medianen Stipeln vom VP aus beziffert.

Abb. 36. Blütenknospe quer in Höhe der Antheren und Narben.

Abb. 37. Blüte quer im postfloralen Zustand. Petalen und Stamina geschrumpft.

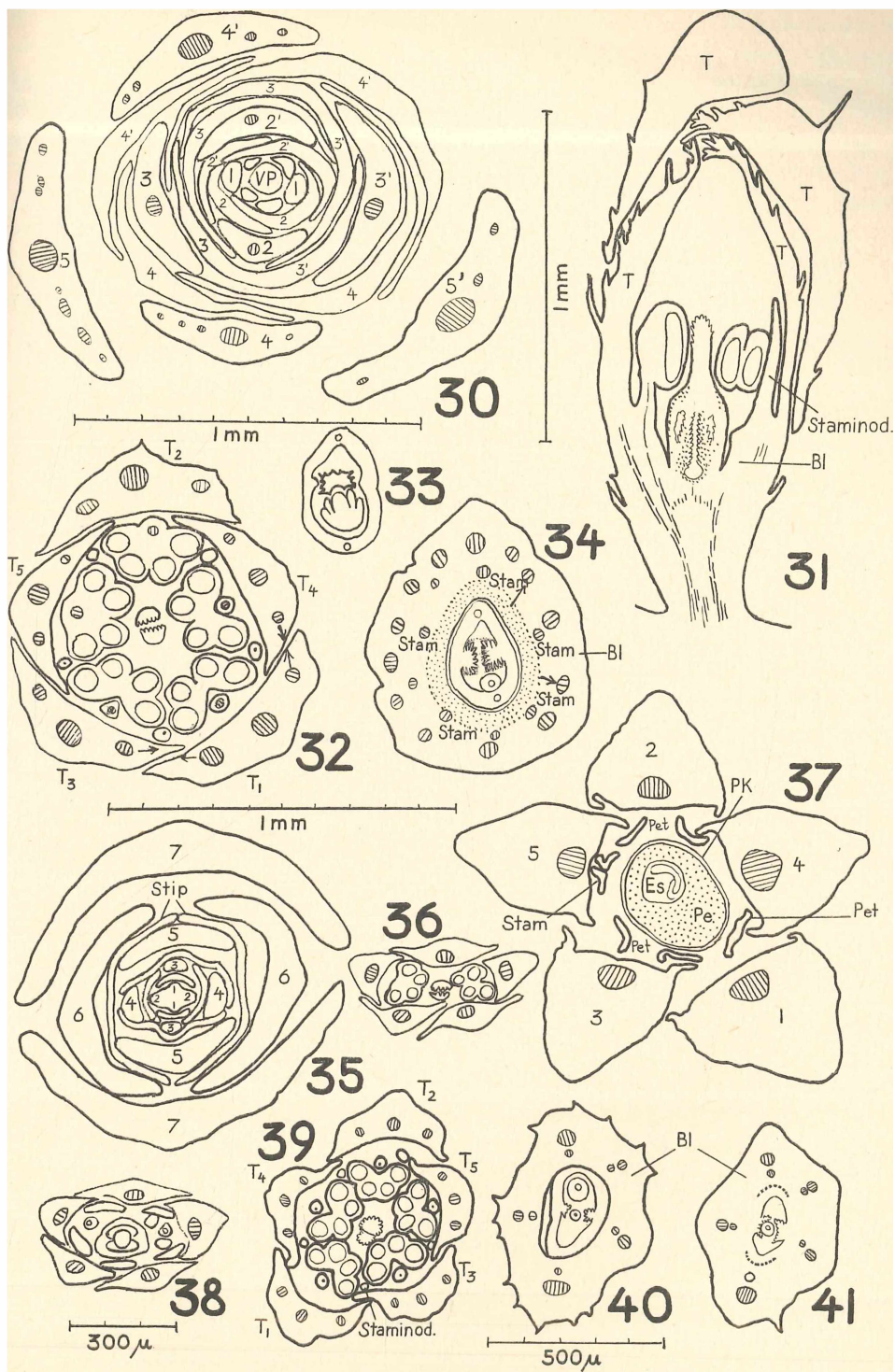
Abb. 38. Blütenknospe in Höhe der Petalen und des Ovars quer.

Abb. 39-41: *Herniaria glabra* L.

Abb. 39. Blütenknospe in Höhe der Antheren und Narben quer.

Abb. 40. Dieselbe Blüte quer, gegen den Grund des Blütenbeckers.

Abb. 41. Desgleichen, Vereinigung des Pistills mit dem Blütenbecher. Beschriftung: Bl Blütenbecher, ES Embryosack, Pe Perisperm, Pet Petalum, Kronblatt, PK Perikarp, Stam Stamina bzw. Staminalbündel, Staminod Staminodien, Stip Stipeln, T₁-T₅ Tepalen (Perigonblätter), VP Vegetationspunkt.



Entwicklung des Pistills können die so gebildeten «Scheidewände» sogar von der Ovarwand abreißen (Abb. 31 und 33), wie das ja auch bei den synkarpen *Caryophyllaceen* zu geschehen pflegt. Der Blütenbecher und die Perigynie sind sowohl auf dem Längsschnitt (Abb. 31) als auch im Querschnitt (Abb. 34) klar erkennbar. Der Funikulus der grundständigen Samenanlage mündet schliesslich in die papillentragenden Nahtleisten ein (Abb. 34); die Umwendung der Samenanlage erfolgt übrigens nach hinten (Abb. 33).

Illecebrum verticillatum L.

Illecebrum hat bei der Erörterung der Verwandtschaft von *Dysphania* eine besondere Rolle gespielt. Während Bentham in seiner «Flora Australiensis» (1870, Vol. V, S. 164) *Dysphania* noch sehr treffend bei den *Chenopodiaceae* zwischen die Gattungen *Chenopodium* und *Atriplex* eingeschoben hatte, erscheint sie in den «Genera Plantarum» von Bentham-Hooker (1883, S. 14) bei den *Illecebraceae* hinter *Illecebrum* und *Pentacaena*. *Dysphania* wird zwar ein «genus valde anomalum» genannt, das sich offenkundig durch die wechselständigen, stipellosen Blätter und die Hypogynie der Blüten von den übrigen *Illecebraceae* unterscheidet, aber zugleich wird jene merkwürdige vegetative Gestaltkonvergenz mit den Worten umschrieben: «... et *Illecebrum* miro modo in mentem revocans».

L ü d e r s (1907, S. 26f.) glaubt nun, die Verwandtschaft von *Dysphania* und *Illecebrum* in einem «höchst charakteristischen Merkmal» gefunden zu haben, nämlich in der valvaten Ästivation (Präfloration) der Tepalen resp. Sepalen, und schreibt: «Dieses Merkmal kommt den beiden Gattungen *Illecebrum* L. und *Dysphania* R. Br. zu, alle übrigen *Paronychioideae* wie auch die *Polycarpoideae* haben quincunciale, dachige Knospenlage.»

Von *Dysphania* haben wir vorne bereits erwähnt, dass die Tepalen eine imbricate (dachige) Ästivation aufweisen. Nun hat sich bei den Schnitten herausgestellt, dass auch *Illecebrum* eine imbricat-quincunciale Stellung der Kelchblätter zeigt (Abb. 36, 38), die wohl allgemein bei den *Chenopodiaceae* und den *Caryophyllaceae* die herrschende Stellung der äusseren Perianthblätter ist. *Illecebrum* ist dekussiert beblättert, die Blattpaare tragen dünnhäutige mediane Stipeln (Abb. 35). Die «Staminodien» in den Blüten sind so flächig entwickelt, dass wir berechtigt sind, hier von Petalen zu sprechen (Abb. 37 und 38). Da anscheinend nicht immer alle 5 Staubblätter entwickelt sind, ist es interessant, dass bei Reduktionen hier die den Kelchblättern 4 und 5 gegenüberstehenden Stamina übrigbleiben (Abb. 36 und 37). Die stark gekielten kapuzenförmigen Kelchblätter haben zwar eine gewisse äussere Ähnlichkeit mit den Tepalen von *Dysphania*, aber der anatomische Bau ist doch wesentlich verschieden. Ähnlich wie bei *Scleranthus* und *Paronychia* sind an den Nahtleisten der beiden medianen Karpelle deutliche Scheidewand-Vorsprünge entwickelt, zwischen denen die Samenanlage wie eingespannt erscheint (Abb. 38). Der Grund des Ovars ist ähnlich wie bei *Scleranthus* und *Paronychia* ausgebildet. Trotzdem die meist dreischichtige Ovarwandung nicht innerviert wird und später das Perikarp sehr dünn ist (Abb. 37), vermögen diese Ähnlichkeiten mit *Dysphania* nicht über die bedeutenden Unterschiede hinwegzutäuschen, die in den zahlreichen angeführten abweichenden Merkmalen liegen.

Herniaria glabra L.

Im Blütenbau stimmt *Herniaria glabra* prinzipiell mit *Paronychia* überein: auf die 5 Tepalen folgen 5 zarte, pfriemliche Staminodien, mit diesen alternieren 5 Staubblätter, im Zentrum liegt das Pistill mit 2 medianen Karpellen (Abb. 39). Die Staminodien besitzen ein Leitbündel, dagegen fehlt ein solches in dem Pistill mit seiner durchschnittlich 4 schichtigen Ovarwand. Wiederum ist auch hier im Ovar an den Nahtstellen der Karpelle ein scheidewandartiges Papillengewebe entwickelt, das den Funikulus der Samenanlage von beiden Seiten umgreift (Abb. 40). Mit dem Blütenbecher verwächst dann schliesslich der unterste Abschnitt des Ovars, das ganz im Grunde zweifährig wird (Abb. 41 und Eckardt 1955, Taf. IV, Fig. 6).

Schlussbetrachtung

In zwei vorausgehenden Studien über die Blütenmorphologie von *Dysphania myriocephala* und *D. plantaginella* wurde bereits ausführlicher auf die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gattung nach den unterschiedlichen Ansichten der Literatur und nach eigenen neuen Befunden eingegangen (Eckardt 1967 a und b). Es konnte die Auffassung jener Autoren bestätigt werden, die *Dysphania* in die Nähe von *Chenopodium* gestellt hatten, unter ihnen z. B. unlängst Black (1948, S. 292). Diese Anschauung ist nun durch die vorliegende vergleichende Untersuchung einiger *Chenopodium*-Arten, darunter insbesondere *Chenopodium foliosum*, zur Gewissheit geworden, während die geprüften Vertreter der *Illecebraceae* kaum irgendwelche beweiskräftigen Merkmalsübereinstimmungen im Blütenbereich zeigen, von anderen Bereichen ganz abgesehen. Die Meinung von Aellen (1930 a, S. 485), *Dysphania* zu den *Chenopodiaceae* zu stellen, «weil ihre Merkmale einzeln und im gesamten genommen weit weniger in Konflikt kommen mit den Merkmalen dieser Familie als mit denjenigen der *Caryophyllaceae*», hat sich vollauf bestätigt und wird sicher in embryologischen, palynologischen, chemotaxonomischen usw. Untersuchungen bekräftigt werden können. Ob sich *Dysphania* als Gattung aufrechterhalten lässt oder ob man Aellen auch in der Einbeziehung von *Dysphania* in die Gattung *Chenopodium* (1930 a) folgen soll, das möchten wir zur Zeit noch nicht entscheiden. Der Abstand zwischen beiden Gattungen ist jedenfalls durch die vorliegenden Untersuchungen weiter verringert worden. Als nächstes planen wir eine genaue embryologische und vegetativ-anatomische Bearbeitung von *Dysphania*-Arten nach lebend fixiertem Material.

Zusammenfassung

Die Untersuchungen über den Blütenbau von *Dysphania*-Arten nach lebend fixiertem Material wurden fortgesetzt. Dabei wurden die Blütenstrukturen von *Dysphania plantaginella* verglichen mit den Blütenverhältnissen einiger *Chenopodium*-Arten, insbesondere *Ch. foliosum*, ferner *Ch. bonus-henricus*, *ambrosioides*, *schraderianum* einerseits, und einer Auswahl von *Illecebraceae* (*Corrigiola litoralis*, *Scleranthus perennis*, *Paronychia serpyllifolia*, *Illecebrum verticillatum* und *Herniaria glabra*) andererseits.

Dysphania stimmt blütenmorphologisch grundsätzlich überein mit dem sehr variablen Blütentypus von *Chenopodium*, insbesondere mit den Zahlen- und Stellungsverhältnissen in der Sektion *Eublitum*, ist dagegen ganz beträchtlich verschieden von dem Blütentyp der *Illecebraceae*, die u. a. durch ihren Blütenbecher und eine ganz andere Ausbildung des Pistills abweichen. Über die Frage der Beibehaltung von *Dysphania* als eigene Gattung soll erst nach weiteren embryologischen, anatomischen u. ä. Untersuchungen entschieden werden.

Zitierte Literatur

- 1930a Aellen, P.: Die systematische Stellung und Gliederung der R. Brownschen Gattung *Dysphania*. — Bot. Jb. Bd. 63, S. 483-490.
- 1930b ——— Eine neue Sektion der Gattung *Chenopodium* (Sect. *Tetrasepala*). — Bot. Jb. Bd. 63, S. 490-492.
- 1960 ——— 45. Familie *Chenopodiaceae*. — In Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 2. Aufl. Bd. III/2, Liefg. 2, S. 533 ff. München.
- 1961 ——— 45 c. Familie *Dysphaniaceae*. — In Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 2. Aufl. Bd. III/2, Liefg. 4, S. 748. München.
- 1870 Benth, G.: *Flora Australiensis*. Bd. V, S. 164-165. London.
- 1883 Benth, G., and Hooker, J.: *Genera Plantarum*. Bd. III, S. 14. London.
- 1948 Black, J. M.: *Flora of South Australia*. Part II (Sec. edit.). Adelaide.
- 1810 Brown R.: *Prodromus Florae Novae Hollandiae et Insulae van Diemen*. Bd. I, S. 411-412. London.
- 1955 Eckardt, Th.: Nachweis der Blattbürtigkeit («Phyllospor»e) grundständiger Samenanlagen bei Centrospermen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 68, S. 167-182.
- 1967a ——— Blütenbau und Blütenentwicklung von *Dysphania myriocephala* Benth. — Bot. Jb. Bd. 86, S. 20-37.
- 1967b ——— Zur Blütenmorphologie von *Dysphania plantaginella* F. v. M. — *Phytomorphology* Bd. 17 (im Druck).
- 1878 Eichler, A. W.: *Blüthendiagramme*. Zweiter Teil. Leipzig.
- 1964 Engler, A.: *Syllabus der Pflanzenfamilien*. 12. Aufl. II. Bd. (Centrospermae S. 79ff.). Berlin-Nikolassee.
- 1961 Friedrich, H. Chr.: 46 a. Familie *Illecebraceae*. In Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 2. Aufl. Bd. III/2, Liefg. 4: 749 ff. München.
- 1907 Lüders, H.: Systematische Untersuchungen über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm. Bot. Jb. Bd. 40, Beibl. Nr. 91, S. 1-38.
- 1890 Mueller, F. von.: *Iconography of Australian Salsolaceous Plants*. Fourth Decade. Melbourne.
- 1934 Pax, F., und Hoffmann, K.: *Dysphaniaceae*. In Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl. Bd. 16 c, S. 272-274. Leipzig.
- 1951 Sass, J. E.: *Botanical Microtechnique*. 2nd. Edit. Ames, Iowa, USA.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Th e o E c k a r d t, Botanisches Museum Berlin-Dahlem, D-1 Berlin 33, Königin-Luise-Strasse 6-8.

Als Separatabdruck ausgegeben am 20. August 1967