

ÜBER DEN STAMMBAUM DER ONAGRACEAE

Von

D. J. BROEKENS.

KAPITEL I.

Der Zusammenhang zwischen Alter und Verbreitungsgebiet der Arten nach der Theorie von Willis.

§ 1. Über die Verbreitung der Arten.

Das Studium der Pflanzengeographie hat nicht nur zum Zweck, sich Kenntnisse zu erwerben über die Verbreitung der verschiedenen Pflanzengattungen und Familien über die ganze Erdoberfläche, sondern ganz besonders musz der Forscher auf diesem Gebiete sich es angelegen sein lassen, sich eine Einsicht in die Art und Weise zu verschaffen, wie diese Verbreitung zu Stande gekommen ist.

Nun hat J. C. Willis während der letzten 26 Jahre eine Reihe von Aufsätzen veröffentlicht, in denen er zu zeigen suchte, dasz die Verbreitung der Pflanzen von allgemeingültigen Gesetzen beherrscht werde und unabhängig von sog. „Anpassungen“ oder von besonders vorteilhaften Umständen, lokalen Verhältnissen gegenüber, vor sich gehe. Er betrachtet nämlich die Zeit als den Hauptfaktor für die Verbreitung und zwar weil diese alle Pflanzen auf dieselbe Weise beeinflusst. Je älter eine bestimmte Gruppe ist, um so gröszer wird das von ihr eroberte Gebiet im Laufe der Zeit geworden sein, d. h. das von einer Pflanzengruppe bewohnte Gebiet ergibt einen Maszstab für deren Alter. Schon Lyell schrieb 1853: „Als allgemein gültige

Regel kann man behaupten, dass die in weit auseinander liegenden Gebieten vorkommenden Arten als die ältesten anzusehen sind." Die verbreitetsten Gattungen und Arten in jeder Familie müssen deshalb als die ältesten innerhalb dieser Familie betrachtet werden und im allgemeinen werden die übrigen um so jünger sein, je nachdem sie ein kleineres Verbreitungsgebiet einnehmen. Nimmt man an, dass die Zahl der entstandenen Arten mit der Zeit zunimmt, so geht daraus zugleich hervor, dass die grössten Familien und Gattungen, d. h. die mit der grössten Zahl der Arten die ältesten sein dürften und daher die grösste Bodenfläche behaupten werden. Diese Zusammenfassung von Willis' wichtigsten Resultaten bildet einen scharfen Gegensatz zu der vorherrschenden Meinung, die kleinern und meistens auf beschränktem Gebiet vorkommenden Genera und Familien sollten die ältesten und im Aussterben begriffen sein.

Natürlich wird das Alter an sich betrachtet nicht die Ursache der Verbreitung sein können, doch zeigte es sich aber Willis bei seinem Studium der Ceylonschen Flora, dass der Einfluss des Alters auf die Verbreitung so gross war, dass dieser tabellenmässig ausgedrückt werden konnte. Während die Verbreitung einer Art von der komplizierten Beeinflussung vieler Faktoren bedingt wird, die fördernd oder hemmend einwirken können, so ist es klar, dass nur bei der Betrachtung von Gruppen verwandter Arten, die resultierende Wirkung all dieser Faktoren fast gleich bedeutend für die verschiedenen Gruppen auftreten wird. Lässt man z. B. auf eine bestimmte Pflanzengruppe von zehn verwandten Arten die Faktoren a, b, e und f und auf eine andere verwandte Gruppe von 10 Arten die Faktoren a, b, e und g einwirken, und bezeichnet man das von beiden Gruppen resp. eingenommene Gebiet mit 10 und 20, so bekommt man die beiden Gleichungen $(a + b + e + f) \times \text{Alter} = 10$ und $(a + b + e + g) \times \text{Alter} = 20$, woraus hervorgeht, dass der Unterschied im Verbreitungs-

gebiet namentlich vom Alter bedingt ist; betrachtet man aber zwei nicht verwandte Gruppen, so kann man die Gleichungen folgendermassen aufstellen: $(a + c + d + e) \times A = 10$ und $(b + d + f + g) \times A = 20$, wobei der Unterschied in Gebiet sowohl von den Faktoren als vom Alter bedingt sein kann.

Betrachtet man also lange Entwicklungsperioden und faszt man die Arten in kleine Gruppen zusammen, damit man daraus die Durchschnittswerte berechnen kann, so findet man schliesslich, dass diese Arten sich unendlich verbreiten mit einer verhältnismässig konstanten Durchschnittsgeschwindigkeit. Der Besitz eines guten Mechanismus zur Verbreitung (z. B. leichte oder geflügelte Samen) kann für das Individuum vom Vorteil sein, besonders für die Eroberung eines Wachstumortes in unmittelbarer Nähe, ist aber durchaus noch nicht notwendig für die Erlangung eines weltumfassenden Verbreitungsgebietes.

Bei seinen Pflanzengeographischen Untersuchungen erhielt Willis den Eindruck, dass in der Regel die Verbreitung äusserst langsam geschieht, wobei er namentlich zwei Ausnahmen macht: 1. wenn eine Art auf unbewachsenen Boden landet und dort also keine Konkurrenz zu befürchten hat, 2. wenn der Mensch durch die Kultur die Verbreitung der Art willkürlich oder unwillkürlich fördert. Er fand weiter oft gewaltige Unterschiede im Verbreitungsgebiet einiger Arten desselben Genus, während ihre morphologischen Merkmale doch keineswegs begreiflich machten, warum eine Art soviel geeigneter als die Andere sein sollte, den Kampf ums Dasein mit grösserem Erfolg zu führen. Die allgemeine Auffassung, dass die lokalen Arten gerade an dem Orte wachsen sollten, wo sie sich „anpassen“ könnten, kann also nach Willis nicht richtig sein. Als er die Arten einer bestimmten Gegend in Gruppen ordnete, ihrem Verbreitungsgebiet entsprechend, fand Willis, dass die endemischen die zahlreichsten waren in

den niedrigsten Gruppen (mit kleinstem Wachstumsgebiet), während die Zahlen immer abnahmen für die grösseren Gruppen; die weit verbreiteten Arten waren gerade in entgegengesetzter Richtung geordnet. Diese Regelmäßigkeit in ihrer Verteilung spricht gegen die Voraussetzung, dass endemische Arten Anpassungen an örtliche Verhältnisse sein sollten und auch gegen eine andere Voraussetzung: näml. als sollten sie Relicte sein, aber spricht im Gegenteil für eine mechanische Erklärung, wovon die wahrscheinlichste diese ist, dass das durchschnittlich bewohnte Gebiet zunimmt mit ihrem Alter und die endemischen Arten erst Anfänger sind.

Willis wählte als Ausgangspunkt seiner statistischen Untersuchungen die Flora von Ceylon und wandte nachher seine Ergebnisse auf andere Inseln oder mehr oder weniger isolierte Gegenden an, indem er schliesslich seine Untersuchungen mit einer Betrachtung der Flora der ganzen Welt abschloz.

Die Flora von Ceylon umfasst 2809 Arten der Angiospermen, von denen 809 endemische sind; von den letzten sind 200 beschränkt auf ein sehr kleines Gebiet und deren Hälfte kommt nur auf Berggipfeln oder kleinern Gebirgsgruppen vor. Es gibt im Ganzen 1027 Gattungen, von denen 23 auf Ceylon beschränkt sind und von den 146 Familien ist dies bei 6 der Fall. Die meisten dieser endemischen Gattungen besitzen nur eine Art, 4 haben 2 bis 3 Arten und nur zwei Gattungen, *Doona* (Fam. *Dipterocarpace.*) und *Stemonoporus* (id.) enthalten mehr. Diese endemischen Typen sind deutliche Linnésche Arten und als solche scharf von ihren nächsten Verwandten unterschieden, doch weist ein Vergleich ihrer Eigenschaften keinerlei Qualitäten auf, welche als besonders nützlich betrachtet werden könnten mit Bezug auf die auf ihrem Standort herrschenden Verhältnissen. Ausserdem sind sie in dieser Beziehung ihren mehr verbreiteten Verwandten keineswegs überlegen und

manche von ihnen kommen nur in sehr beschränkter Zahl, 12 oder weniger, und auf äusserst kleinem Gebiet vor. Diese Tatsachen legen die Schlussfolgerung nahe, dass die endemischen Arten gewöhnlich nicht die letzten Überbleibseln sind von Formen, die früher ein grösseres Wachstumsgebiet besaßen, jetzt aber allmählich aussterben sollten.

Auch was die Verbreitungsgeschwindigkeit betrifft, ist durch Willis' Untersuchungen vieles aufgehehlt, worüber man sich früher nur sehr vage Vorstellungen bilden konnte. Der Ritigala, eine Bergspitze im Nördlichen Ceylon, und die Insel Krakatau wurden von ihm mit einander verglichen. Ersterer wird umgeben von einer Gegend, wo ein trockenes Klima vorherrscht, und war ursprünglich vermutlich mit einer mehr oder weniger xerophilen Vegetation bedeckt, die aber allmählich auf dem Gipfel von Arten aus dem feuchtern mittlern und südlichen Ceylon verdrängt sein dürfte. Insgesamt sind wahrscheinlich dorthin also 103 Pflanzenarten überbracht worden, von denen 24 Früchte haben, welche von Vögeln verbreitet werden, 49 mit leichten Früchten, die vom Winde ausgesät werden, und 30, deren Art und Weise der Verbreitung nicht mit Sicherheit festzustellen ist. Die Überbringung dieser verhältnismässig geringen Zahl Arten über eine kurze Entfernung bedurfte vielleicht Tausende von Jahren. Vergleicht man damit Krakatau, das innerhalb 30 Jahren nicht weniger als 137 Arten empfang, so geht daraus deutlich hervor, von welcher Wichtigkeit die Boden-Verhältnisse für eine sich ausbreitende Pflanzenart sein musz. Meistens ist der Boden schon von einer sog. Pflanzenassoziation besetzt, die „offen“ sein kann, d. h. neuen Bewohnern noch Aufnahmemöglichkeiten anbietet, oder aber „geschlossen“, d. h. die Höchstzahl der Pflanzen, welche auf einem bestimmten Grundstück wachsen kann, hat den Boden in Besitz genommen.

Von viel geringerem Interesse für die Verbreitung der Art zeigen sich die Einrichtungen, welche bei vielen Früchten und Samen zur Förderung ihrer Verbreitung vorhanden sind. Dasz diese Einrichtungen von viel weniger allgemeinem Interesse sind, als man glauben sollte, geht z. B. aus der Tatsache hervor, dasz viele Genera mit mangelhaft entwickeltem Schwebemechanismus oder sogar ohne diesen ebenso weite Verbreitung gefunden haben, ja wahre Kosmopoliten sind, als andere, mit der vollkommensten Schwebevorrichtung begnadeten. Mehr als die Hälfte der Kosmopolitischen Genera besitzt keinen guten Verbreitungsmechanismus. Die zehn grössten Familien (*Compositae*, *Orchidaceae*, *Leguminosen*, *Rubiaceae*, *Gramineae*, *Asclepiadaceae*, *Euphorbiaceae*, *Umbelliferae*, *Cruciferae* und *Acanthaceae*) besitzen keine besondern Verbreitungsvorrichtungen, auszer den beiden erstgenannten. Die Verbreitung wird also nicht bedingt von dem Besitz einer guten „Anpassung“ zum Zweck, geschieht vielmehr, wenn man grosze Zahlen und lange Epochen überblickt, mehr oder weniger mechanisch. Diese Untersuchungen über die Geschwindigkeit der Verbreitung werden noch von Guppy ergänzt, der die Entwicklung der örtlich vorkommenden Arten der Pazifischen Inseln studierte, von Small, der die Verbreitung der *Compositae* verfolgte, von Ridley, welcher im botanischen Garten in Singapore die *Dipterocarpaceae* untersuchte, und einigen andern. Die allgemeine Schlussfolgerung, die sich aus diesen Untersuchungen ergibt, ist wohl diese, dasz für die Verbreitungsmöglichkeit über die ganze Erde besagte Vorrichtungen nur von untergeordnetem Interesse sind und die Erweiterung eines Gebietes nur sehr langsam vor sich geht, es sei denn, dasz das neue zu erobernde Gebiet noch vollständig offen ist, oder aber der Mensch eine schnellere Verbreitung begünstigte. Finden in neue Gegenden eingeführte Pflanzen eine besonders schnelle Verbreitung, so verdanken sie dies der für die Einbürgerung günstigen Lage

der Verhältnisse im neuen Gebiet, z. B. durch Zerstörung der ursprünglichen Pflanzen-Assoziation, nicht aber der Tatsache, dass diese Pflanzen gewöhnlich von einer zusammengesetzten oder „wirksamern“ Flora herrührten.

Dass die Verbreitung durchaus nicht schnell vor sich zu gehen braucht, geht schon aus der Länge der Epochen hervor, welche zu diesem Zweck vorhanden sind.

In der Natur wird die Verbreitung denn auch eher gehemmt als gefördert werden. Die wichtigsten solcher hemmenden Faktoren sind z. B. offene Meere, Bergketten, Flüsse (welche aber auch fördernd einwirken können!), Bodenbeschaffenheit, Wandlung von Verhältnissen im allgemeinen, sowohl des Ortes als der Zeit, u. s. w.

§ 2. „Age and Area“.

Gehen wir jetzt etwas tiefer ein auf die eigentliche „Age and Area“ theorie und fangen wir dazu mit Willis' Untersuchung der endemischen Flora Ceylons an.

Trimen verteilt in seiner grossen Flora von Ceylon alle Arten in 6 Klassen nach ihrer Seltenheit, näml.: sehr allgemein (s. a.), allgemein (a), ziemlich allgemein (z. a.), ziemlich selten (z. s.), selten (s) und sehr selten (s. s.). Verteilt man nun alle auf Ceylon vorkommenden Arten in drei Gruppen: 1. endemische Arten, 2. diejenigen, welche sich auf Ceylon und Vorderindien beschränken und 3. diejenigen mit umfassenderm Verbreitungsgebiet, lässt man die erste der genannten sechs Klassen (s. a.) aus, mit Rücksicht auf unsere ungenügenden Kenntnisse des von ihr bewohnten Gebietes, und bezeichnet man die übrigen fünf Klassen mit 1, 2, 3, 4 und 5, so kann man, um diese Gruppen vergleichen zu können, die Anzahl der Arten innerhalb jeder Gruppe mit den genannten Faktoren multiplizieren, diese Summen addieren und dividieren durch die Gesamtzahl der Arten. Man bekommt auf diese Weise z. B. folgende Tabelle:

Endem. sp. von Ceylon	Auch auszer- halb Ceylon und Vorderindien vorkommende Arten.	Einteilung nach Seltenheit.	Endem. sp.	Weiter verbreitete sp.
a. 90	462	1	90 × 1 = 90	462 × 1 = 462
z. a. 139	313	2	139 × 2 = 278	313 × 2 = 626
z. s. 136	209	3	136 × 3 = 408	209 × 3 = 627
s. 192	159	4	192 × 4 = 768	159 × 4 = 636
s. s. 233	144	5	233 × 5 = 1165	144 × 5 = 720
			790	3071
			2709	1287

durchschn. Seltenh. 3,4 durchschn. Seltenh. 2,3

In obige Tabelle wurde die zweite Hauptgruppe, d. h. die Arten, welche über Ceylon und Vorderindien verbreitet sind, nicht aufgenommen. Berechnet man auch dafür auf die angegebene Weise die Durchschnittseltenheit, so findet man dafür 2,7, also denselben Wert, den man auch für die Gesamtflora von Ceylon findet.

In einer andern Arbeit von Willis (The endem. flora of Ceylon, Phil. Trans., Serie B., vol. 206) findet man eine sehr lehrreiche Tabelle, in der noch einmal die durchschnittliche Seltenheit verschiedener Gruppen von Arten aus Ceylon berechnet wird. In dieser Tabelle ist auch die Gruppe s. a., welche die 19 verbreitetsten Arten umfasst, mitberechnet, so dass die Zahlen der durchschnittliche Seltenheit natürlich nicht mit denen obiger Tabelle übereinstimmen.

Diese zweite Tabelle ist folgende:

	Anzahl sp.	Durchschn. Seltenheit.
Durchschn. Seltenheit aller Arten von Ceylon	2809	3,5
Arten mit Verbreitung auch auszerh. C. und Vorderindien	1508	3,0
Arten aus Ceylon und Vorderindien	492	3,5
Endem. Arten aus Ceylon	809	4,3
Die Arten aller 23 endem. Gen.	52	4,5
Arten von <i>Doona</i> (endem.)	11	4,6
„ „ <i>Stemonoporus</i> (endem.)	15	5,4

Aus beiden Tabellen geht hervor, dass die Arten mit grosser Verbreitung die allgemeinsten sind, diejenigen Ceylons oder Vorderindiens haben eine Durchschnittseltenheit und die endemischen sind ziemlich selten, aber die seltensten sind die Arten der endemischen Genera. Diese Einteilung gilt auch für jede einzelne Familie oder für Gruppen von 14 oder mehr verwandten Arten und gilt ebenso für andere Pflanzengebiete. Es ist klar, dass ein gewisses allgemein gültiges Gesetz diesen Erscheinungen zu Grunde liegen muss. Wären die endemischen Arten entstanden durch natürliche Zuchtwahl in Übereinstimmung mit lokalen Verhältnissen, welche die Entstehungsorte beherrschen, so würden sie von ihrer Entstehung an besser diesen Verhältnissen angepasst sein als ihre Eltern. Daraus würde hervorgehen, dass sie ihre Vorfahren im Kampf ums Dasein überflügeln müssten und also bald zahlreicher werden müssten als jene. Die Tabelle zeigt aber genau das Umgekehrte! Von 809 endemischen Arten Ceylons sind nur 90 jetzt allgemein, die übrigen sind selten oder sehr selten. Wo sie also nicht über ihre Stammeseltern hinausstrebten und in grössere Gebiete hinausdrangen, ist es klar, dass sie nicht speziell den auf der Insel herrschenden Verhältnissen angepasst waren und wenigstens nicht günstigere Verhältnisse fanden als die Arten, von denen sie abstammten, d. h. also, dass sie nicht entstanden durch Anpassung an die Umgebung. Natürlich kann in seltenen Fällen schneller Verbreitung einer neuen Art eine bessere Anpassung als einer der Hauptfaktoren betrachtet werden, aber durchschnittlich ist Verbreitung ein langsam sich entwickelnder Prozess. Willis ist daher der Ansicht, dass weite Verbreitung und allgemeines Vorkommen namentlich abhängig sind von einem hohen Alter der betreffenden Art und nur selten von Adaptation. In jeder Familie müssen die am weitesten verbreiteten Genera als die ältesten aufgefasst werden, die mit kleinerm Gebiet als jünger und

die bloß örtlich vorkommenden Arten als die jüngsten aller. Die beiden bis jetzt herrschenden Auffassungen über endemische Arten als sollten sie 1. örtliche Anpassungen sein oder 2. Relicten sein, werden unhaltbar, wo es sich zeigt, daß endemische und weit verbreitete Arten in eine bestimmte Reihe einzuordnen sind, die endemischen Arten von viele mit kleinem Gebiet bis einige wenige mit einem groszen Gebiet, die „wides“, wie Willis sagt, in umgekehrtem Sinne. Man kann nicht annehmen, daß lokale Adaptation eine also sich steigernde Reihe ergeben könnte, und ebensowenig, daß die im Aussterben begriffene Zahl der endemischen Arten gerade die allergröszte sein sollte und sich verkleinere, je weiter sie noch von diesem Augenblick entfernt sind. Die einzige annehmlliche Erklärung musz sein, daß das Gebiet sich mechanisch mit zunehmendem Alter erweitert. Diese Theorie, von Willis mit „Age and Area theory“ benannt, wird von ihm in seinem Werk: „Age and Area, a study in geographical distribution and origin of species“ in folgende Worte gefaszt:

“The area occupied at any given time, in any given country, by any group of allied species at least ten in number, depends chiefly, so long as conditions remain reasonably constant, upon the ages of the species of that group in that country.”

Weiter widmete Willis seine Aufmerksamkeit den endemischen Arten von Neuseeland. Unter den Angiospermen besitzt Neuseeland nicht weniger als 902 endemische Arten und 399 mehr verbreitete Arten, von denen 98 beschränkt sind auf Neuseeland und umliegende Inseln. Indem man die beiden Hauptinseln selbst durch Querlinien in Zonen verteilt, kann man die Verbreitungsgebiete der verschiedenen Pflanzengruppen bequem verfolgen. Die Inseln selbst besitzen keine nennenswerten Hemmnisse für die Verbreitung, sind aber getrennt durch eine Strasse, breit genug, um die Verbreitung der Arten im allgemeinen aufzuhalten. Beiden

Inseln gemeinsame Formen müssen vor ihrer Trennung entstanden sein. Nun wird eine endemische Art älter, die andere jünger sein; erstere werden die ganze Gegend einnehmen, letztere Teile davon und die jüngsten nur sehr beschränkte Gebiete. Das Klima und die weitem allgemeinen Verhältnisse sind auf den Inseln so einheitlich, dass nach der Theorie der natürlichen Zuchtwahl eine Art nicht bessere Aussicht auf Erfolg hat als eine andere, um endemische Arten zu erzeugen, und man könnte also eine gleichmäßige Verbreitung erwarten. Die zu beobachtenden Tatsachen sind aber damit nicht in Übereinstimmung und zeigen, dass die endemischen Arten mit dem kleinsten Gebiet im Zentrum ungefähr der Insel angehäuft sind, während sie nach Norden und Süden regelmäßig seltener werden. Die endemischen Arten, die man an beiden Enden antrifft, sind fast nur diejenigen, welche im ganzen Gebiet oder in einem grossen Teil desselben, vorkommen. Diese merkwürdige Erscheinung wird von Willis mit zahlreichen statistischen Daten erörtert und weist deutlich auf irgend eine Ursache hin, unabhängig von lokalen Verhältnissen und ebenso von einer speziellen Anpassungsfähigkeit der Art.

Dasselbe Gesetz gilt offenbar für Arten, Familien und grössere Gruppen, sowohl für diejenigen, welche ausserhalb der beiden Inseln vorkommen, als für diejenigen, welche auf die Inseln beschränkt sind, m. a. W. es beherrscht sowohl die Verbreitung derjenigen Formen, die in Neuseeland angekommen sind, als der ursprünglich einheimischen. Die von W. mitgeteilte Erklärung ist Folgende: Da Neuseeland durch einen breiten Meeresstreifen von Australien getrennt ist, ist es unwahrscheinlich, dass mehrere Arten in letzter Zeit eingeführt sein sollten, ausser denen, welche kultureller Zwecke wegen dorthin kamen. Die Arten, welche sich ursprünglich zunächst in Neuseeland niederliessen, also solche, welche die grösste Verbreitung haben, werden deshalb die ältesten sein müssen und sich überall über die

Inseln verbreitet haben. Nun beweisen Peilungen, dasz die untiefsten Wasserstellen Neuseeland in der Nähe des Zentrums nahekommen und hier hat man also vielleicht die letzte Verbindung mit dem groszen Kontinent zu suchen, das in geologischer Zeit unter der Meeresoberfläche verschwunden ist. Von dieser Stelle aus dürfte die Verbreitung des bedeutendsten Teiles der Angiospermenflora ihren Ausgangspunkt genommen haben. Während die „wides“ sich allmählich von diesem Zentrum aus nach Süden und Norden verbreiteten, werden sie von Zeit zu Zeit neue Formen hervorgebracht haben. Deren älteste haben jetzt schon das ganze Gebiet erobert, den jüngern fehlte es dazu bis jetzt noch an Zeit, m. a. W. sie kommen bloz örtlich vor. Ungefähr $\frac{3}{4}$ der „wides“ und nur $\frac{1}{3}$ der endemischen Arten nehmen jetzt mehr als die halbe Länge der beiden Inseln ein und diese Tatsache zeigt deutlich, dasz die endemischen Formen nicht besser für ihre Verbreitung angepasst sind in Neuseeland als die „wides“. Auf der andern Seite gibt es nur 30 „wides“, die sich bis auf $\frac{1}{6}$ der ganzen Länge der Inseln beschränken, während dies bei $\frac{1}{3}$ aller endemischen, d. i. 296 Arten, der Fall ist. Es ist deutlich, dasz aus irgend einem Grunde die „wides“ sich verbreiten konnten, während die endemischen nicht dazu im Stande waren. Keine Anpassungstheorie gelingt es diese Erscheinung zu erklären, doch wird sie sehr begreiflich durch Willis' Theorie: dasz die örtlichen Arten die jüngsten sind und noch keine genügende Zeit hatten sich einer weitem Verbreitung über die Inseln hinzugeben.

Viele andere Untersuchungen haben ausserdem Willis' Gesetz bestätigt, z. B. die Untersuchung der Orchideenarten von Jamaica und Cuba, der Angiospermenflora der Hawaii-Inseln, von *Callitris* (einer primitiven Gymnospermenart) in Australien, u. s. w. Auch zeigten die endemischen Farnarten auf Neuseeland sich, ein viel grözeres Gebiet zu bewohnen als die endemischen Angiospermen, ein Ergebnis,

das mit Rücksicht auf das viel grözere Alter ersterer Gruppe nach Willis' Gesetz wohl zu erwarten war, aber ganz einer Erwartung zuwiderläuft, welche auf der Ansicht beruht, endemische Arten sollten im Aussterben begriffen sein. Schliesslich zeigen in Neuseeland nicht alle Gattungen die Höchstzahl ihrer endemischen Arten im Zentrum. Bei *Pittosporum* und *Metrosideros* z. B. liegt diese Höchstzahl nördlich vom Zentrum, bei *Ranunculus* und *Veronica* südlich davon und bei *Drimys* und *Coprosma* ungefähr gerade im Zentrum. Daraus folgert W. noch, dasz wahrscheinlich auf drei Wegen neue Gattungen festen Fusz auf Neuseeland fassen konnten. Als das Klima in Neuseeland warm war, fand eine Verschiebung von Nord nach Süd statt; darauf folgte eine Abkühlung im Süden, wodurch die Verschiebung von Süd nach Nord erklärt werden kann.

Viele haben Einwürfe gegen die „A. and A'“-Theorie erhoben, die meisten aber übersahen, dasz genannte Theorie nur für durchschnittliche Gruppen von wenigstens 10 gilt; je grözser man die Anzahl verwandter Arten nimmt und je längere Epochen in Betracht gezogen werden, um so deutlicher wird der Einflusz des Alters zu Tage treten.

Ein bedeutendes Hindernis für die Annahme der „A. and A'“-Theorie bilden ganz besonders diejenigen endemischen Arten, welche tatsächlich Relikten sind, wobei man aber, gerade weil letztere genau studiert wurden, auf die falsche Ansicht verfiel, diesen Reliktzustand als den allgemeinen zu betrachten, während doch nur \pm 400 Relikten bekannt sind und es namentlich in tropischen Gegenden Zehntausende von endemischen Arten gibt. Sie bilden also nur einen sehr kleinen Teil der Gesamtzahl und verdanken ihre beschränkte Verbreitung dem Umstande, dasz sie Reste bilden von Typen, die sonstwo ausgestorben sind und die jetzt in diesen isolierten Gebieten im Kriege gegen kräftigere Arten unterliegen. Die Kanarischen Inseln und Madeira besitzen solche Arten in ausgiebigem Masze,

doch haben wir keine Beweise, dass sie dort im Aussterben begriffen sein sollten. Willis' Gesetz deutet ja auch auf die Tendenz hin, das besetzte Gebiet wenigstens zu behaupten, solange die Verhältnisse sich mehr oder weniger gleich bleiben. *Cupressus macrocarpa* (Monterey-Zypresse) ist sehr geeignet für ein subtropisches Klima und denn auch überall in solchen Gegenden gepflanzt, scheint aber in ihrer eigentlichen Heimat (Monterey-Halbinsel) verschwinden zu wollen durch die Austrocknung des Kalifornischen Klimas.

Die wichtigste Ursache für die Entstehung obiger Relikten sind wohl Eiszeiten gewesen, die aber über einen verhältnismässig geringen Teil der Welt ihren Einfluss geltend gemacht haben. Warum sollten Arten, welche weit von diesem Einflusse entfernt waren unter ungefähr konstanten Verhältnissen, auf rein mechanische Weise aussterben? Ausserdem war die Zahl der endemischen Arten mit sehr beschränktem Gebiet weitaus die grösste — weshalb sollten so viele also gerade im Begriffe sein auszusterben, eine geringere Zahl etwas weiter von diesem verhängnisvollen Zeitpunkt entfernt sein, u.s.w.? Die Wahrscheinlichkeit einer Reliktennatur ist in tropischen und subtropischen Gegenden gewiss nicht deutlich genug, um sofort die Schlussfolgerung ziehen zu können, dass die meisten tropischen Endemismen auf diese Weise entstanden sein sollten.

Als ein anderes Bedenken wird angeführt, dass an Stellen, wo viele endemische Arten vorkommen, man öfters auch Gattungen findet, welche *nur* aus endemischen Arten bestehen. Sinnott z. B. glaubt, dass solche Arten allmählich seltener werden und schliesslich verschwinden, vielleicht durch die fortwährende Kreuzung mit umringenden Arten („swamping-out“). Dieser Prozess ist noch nicht ganz klar, scheint aber mit dem Alter der Pflanzen parallel zu gehen, besonders bei holzigen Gewächsen. Der Wert von „A. and A.“ wird dadurch aber nicht angegriffen.

Einige haben als Einwand die Tatsache hervorgehoben, dass *W.* nur mit Linnéschen Arten arbeitet, während viele davon schon in kleinere unterverteilt wurden, die wohl Jordanonten genannt werden nach den Unterarten von *Draba Verna*, welche von Jordan gefunden wurden und erblich vollständig konstant sind. Will man diese kleineren Unterarten noch in Rechnung stellen, so bedeutet das doch, dass eine Anzahl Arten aus der Spalte der „wides“ in die endemischen hinübergehen, was der Theorie also gerade zugute kommt.

Noch einige andere Bedenken wurden von Willis mit Erfolg widerlegt, indem er mit Recht bemerkt, dass auf viele Fragen, die man darüber stellen kann, nur durch die „A. and A.“-Theorie eine endgültige Antwort gegeben werden kann.

§ 3. „Size and Space“; einige Anwendungen der Theorie.

Gehen wir jetzt zu einer Betrachtung des Zwillingsprinzips von „Age and Area“, näml. „Size and Space“ über. Damit ist gemeint, dass innerhalb jeder Gruppe verwandter Genera die grössten, d. h. diejenigen mit der grössten Anzahl Arten, die ältesten sein werden; Gebiet und Anzahl der Arten laufen also mit dem Alter parallel. Nach dieser Regel würde also *Senecio* mit ± 1500 Arten die älteste Gattung der *Compositae* sein, *Astragalus* mit ± 1600 Arten die älteste Gattung der *Papilionaceae*, u.s.w. Bei einer diesbez. Untersuchung der britischen Flora zeigte es sich, dass die verschiedenen Genera in einem ihrer Artenzahl adäquaten Gebiet vorkamen; daraus geht sofort hervor, dass auch die Artenzahl mit dem Alter parallel laufen musz. So nehmen z. B. *Senecio* und *Astragalus* mit 1500 oder mehr Arten ein gewaltiges Gebiet ein, während z. B. die monotypischen Gattungen *Fatsia*, *Welwitschia*,

Ionopsidium, *Kitaibelia* u.a.m. nur eine lokale Verbreitung haben und Genera mit einer dazwischen liegenden Zahl Arten auch ein entsprechendes, zwischen diesen beiden Äussersten gelegenes Gebiet einnehmen. Die Anzahl der Arten einer speziellen Gattung wird in allgemeiner Beziehung stehen zu der mehr oder weniger groszen Veränderlichkeit der Verhältnisse in ihrem Gebiet; diese Wandlung in den Verhältnissen kann vielleicht die Bildung neuer Arten fördern, eine gröszere Änderung der Verhältnisse bedeutet in den meisten Fällen ein gröszeres Gebiet, also die Zahl der Arten und Gebiet werden parallel laufen.

Eine bedeutende Anwendung der statistischen Methode von Willis finden wir in der Untersuchung von Small, der einen Stammbaum der *Compositae* aufstellte, welcher sich sehr von den herrschenden Auffassungen unterschied. Die *Compositae* bieten den groszen Vorteil, dasz ihre kleinen, harten und einsamigen Früchtchen in Tertiärschichten in groszen Mengen bewahrt geblieben sind und dasz man daraus das Alter der einzelnen Unterfamilien unmittelbar herleiten kann. Diese rein empirische Seite des Stammbaumes bildet nun die Grundlage für die weitere Untersuchung nach andern Methoden nach den verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Gruppen. Seiner systematischen Einteilung legt Small die Merkmale des Stempels, des Griffels und der Staubfäden zu Grunde; diese sind am einfachsten gebaut bei der Gattung *Senecio*. Dieses Geschlecht ist ausserdem das älteste und hat die meisten Arten. *Senecio*-Früchtchen sind schon in den obern Schichten der Kreidezeit gefunden worden, in denen ausser diesen nur noch einige Verwandte von *Gnaphalium* anzutreffen sind, während alle übrigen Gruppen erst im Tertiär erscheinen. Die Zahl der bekannten Arten von *Senecio* ist etwa 1500. Die heutige geographische Verbreitung wird für die Unterfamilie der *Senecioneae* wie folgt berechnet: Die Verbreitung, in Millionen Quadratmeilen angegeben, ist für jede

Gattung dieser Unterfamilie durch eine einfache Zahl wiederzugeben. Diese Zahlen werden addiert und durch die Zahl der Gattungen dividiert. Das Ergebnis war 7,9 und diese Zahl bezeichnet also die durchschnittliche Größe der Gebiete, die von den *Senecioneae* bewohnt werden. Für die andern Unterfamilien wird diese Zahl auf dieselbe Weise berechnet und Small fand immer kleinere Zahlen, sodass die *Senecioneae* sich als die Unterfamilie mit der größten Verbreitung zeigte, während das Gemeine Kreuzkraut (*Senecio vulgaris*) deren verbreitetste Art ist. Dieses steht also vermutlich der Urform der *Compositae* am nächsten; die ganze Gruppe ist übrigens sehr formenreich, man findet allerhand Typen von sehr kleinblütigen Arten ab bis zu den Riesengebilden der afrikanischen Wüsten (z. B. *S. Johnstoni*), welche eine Höhe von einigen Metern erreichen. Vom Hauptstamm der *Senecioneae* haben sich nun während der Tertiärzeit die übrigen Unterfamilien abgegliedert. Ordnet man sie nach den Merkmalen der Geschlechtsorgane und berücksichtigt man den durchschnittlichen Reichtum an Arten und das Durchschnittsgebiet der Gattungen für jede Gruppe, so ergibt sich eine eigenartige Übereinstimmung. Die Zahl der Arten pro Gattung, sowohl als das Gebiet nehmen bei zunehmender morphologischen Differentiation regelmässig ab. Sonnenblumen und Astern sind Vertreter sehr alter Unterfamilien, die schon im Eozen zu finden sind; sie sind sehr reich an Arten und ihre Verbreitung wird von den Zahlen 6,4 und 6,2 angegeben. Die Ringelblumen (*Calenduleae*) erschienen erst im Pliozen und haben nur eine Verbreitung von 3,6. Die andern Gruppen finden ihre Stellung in regelmäßiger Rangordnung zwischen den beiden Endpunkten. Noch jüngern Datums als *Calendula* ist wahrscheinlich die bekannte Hängepflanze *Othonna crassifolia*, die mit einigen Verwandten nur in Ostafrika wächst. Aus dem Stammbaum, der weiter nicht in Einzelheiten verfolgt werden kann, geht

noch hervor, dass die Gattungen mit nur Zungenblüten sich mit *Lactuca* im obern Eozen vom Hauptstamm abgegliedert haben, während die Gattungen mit nur Röhrenblüten jüngern Datums sind. Röhrenblütige Varietäten sind auch jetzt noch unter dem Namen „discoïdea“ allgemein bekannt, zumal bei den Genera *Matricaria* und *Bidens*.

Imselben Werk zeigt Mrs. Reid, dass „A. and A.“ bisweilen auch Probleme palaeobotanischer Art beleuchten kann. Die Tertiärflora, welche in diesem Zusammenhang von besonderer Bedeutung ist, ist nur sehr ungenügend bekannt und zumal die Veränderungen, welchen diese Flora unterworfen gewesen ist, sodasz diese nicht viel Material für die „A. and A.“ Theorie ergibt. Wir sahen aber schon, dass die Untersuchung fossiler Samen und Früchte oft einen Vergleich ermöglicht durch die Angaben, welche wir Willis' Theorie entnehmen.

Während der Dauer geologischer Epochen wurden bestimmte Gegenden der Welt von aufeinanderfolgenden Pflanzenassoziationen besetzt. Die treibende Kraft für diesen „Zug“ ist die Veränderung des Klimas, welche man als einen Jätungsprozess ansehen könnte, sodasz die Bewegung keine strahlende Form hat, sondern in einer bestimmten Richtung erfolgt. Natürlich bedarf es für die Verschiebung solcher ecologischen Pflanzenassoziationen der Landbrücken, die das neu zu erobernde Gebiet mit dem ursprünglich bewohnten verbinden. Durch die Untersuchung von Tertiärschichten u. a. in Westeuropa hat man eine Tertiärflora entdeckt (die Chinesisch-Nordamerikanische Pflanzenassoziation), wovon nur noch zwei Pflanzenassoziationen existieren; 1. die Waldflora der Ostasiatischen Berge, 2. die verwandte Flora bestimmter Teile Nordamerikas. Wahrscheinlich sind alle drei Zweige einer ursprünglichen circumpolären Flora, die gegen Ende der Tertiärzeit nach Süden gedrängt wurde durch Abkühlung der nördlichen Hemisphäre. Der europäische Zweig ging nahezu

ganz verloren, die beiden andern wurden isoliert. Angehörige dieser circumpolären Flora waren u. a. *Magnolia*, *Liriodendron*, *Menispermum*, *Nyssa* u. a., welche in Europa ausgestorben sind, aber noch leben in Ostasien und Nordamerika. Ihr Gebiet ist aber oft sehr beschränkt; sodasz man sie zu den endemischen Arten oder Gattungen rechnen musz, m.a.w. endemische Arten sind oft die Überlebenden einer Gruppe, die in der Vergangenheit eine weite Verbreitung besasz. Dem Forscher der Tertiärflora begegnen oft solche Fälle. Ein bekanntes Beispiel ist die *Sequoia*, die ehemals in Europa, Ostasien, im Arktischen Gebiet und einem groszen Teil von Nordamerika vorkam, jetzt aber auf einige sehr kleine Gebiete Kaliforniens beschränkt ist. Doch widersprechen solche Fälle "A. and A." nicht, wenn man nur annimmt, dasz endemische Arten sowohl Relikten sein können als auch neu aufblühende Generationen. Es ist nur die Frage, welcher von beiden Fällen Regel ist. Nun besitzt Nordamerika nur einige Hunderte solcher Relikten, während das kleine Ceylon 800 endemische Arten, Brasilien 12000 und Neuseeland und viele andere Inseln noch mehr aufweisen, wenn man Gebiete derselben Oberfläche vergleicht. So kann man die echten Relikten nur auf 1—2 % aller endemischen Arten ansetzen und deshalb können sie nie betrachtet werden als deren normaler Typus, sodasz man die Gesetze, unter denen sie zustande kamen, nicht auf alle endemischen Arten anwenden kann, ja diese sogar als Ausnahme von der allgemeinen Regel zu betrachten hat. Die "A. and A."-Theorie berücksichtigt die grosze Masse der endemischen Arten, der Palaeobotaniker betrachtet nur 1—2 % davon, denn die übrigen 99 % sind nach Willis gerade die jüngsten Glieder ihrer Flora und an denselben Orten entstanden, wo wir sie jetzt finden, haben also keine fossilen Reste noch liefern können.

Zeigt nun die Chinesisch-Nordamerikanische Flora eine Verbreitung nach dem Breitengrad, parallel mit dem Alter

ihrer Angehörigen? Letzteres würde doch viel mehr für "A. and A." sprechen als eine Verbreitung entsprechend dem Längengrad, denn während der Abkühlung in den Eiszeitepochen musz natürlich eine Verbreitung nach Süden stattgefunden haben. Die Angaben, die man bis jetzt sammeln konnte, weisen daraufhin, dasz diese Verbreitung in die Breite hinein tatsächlich mit dem Alter zusammenzuhängen scheint. Besonders einige Gattungen aus ältern Pliozenfloras zeigen diese Erscheinung, z. B. *Hakea*, *Symplocos*, *Styrax*, *Polanisia*, und *Trichosanthes*. Zusammenfassend kann man also sagen, die Vertreter der Chinesisch-Nordam. Flora scheinen aus Norden hergezogen zu sein und ihre heutige Verbreitung dem Breitengrad gemäsz scheint mit ihrem Alter zusammenzuhängen.

§ 4. Endemische Arten; die hohle Kurve; Entstehung der Arten.

Schlieszlich geht Willis noch etwas tiefer auf die Erscheinung der Endemismen ein, zunächst für Arten, sodann für Gattungen. Er bemerkt in erster Linie, dasz die Zahl der endemischen Arten nach Süden zunimmt und eine Höchstzahl erreicht in Westaustralien, Südafrika und einigen Inselgruppen (Juan Fernandez, Mascarenen, Neucaledonien). Am allgemeinsten kommen sie vor in gebirgigen Gegenden und auf Inseln und zwar, je weiter die Insel vom Kontinent entfernt liegt, also je mehr isoliert, um so gröszter ist die Zahl der endemischen Arten. Gerade diese gewaltigen Unterschiede im Verbreitungsgebiet zwischen sich sehr ähnlich sehenden Arten, welche nur in Merkmalen abweichen, die für die Art im Kampf ums Dasein nicht von geringster Bedeutung sein können, veranlaszten Willis, eine wichtigere Richtschnur für die Verbreitung, als einfache Anpassung, zu suchen. Ein lehrreiches Beispiel bietet z. B. *Coleus elongatus*, der in etwa zwei Duzend Exemplaren wächst auf einer felsigen offenen Stelle auf dem

Gipfel des Ritigala (Ceylon). Sein engster Verwandter ist *C. barbatus*, der in ganz tropisch-Asien und Afrika vorkommt. Vergleicht man die verschiedenen Merkmale beider Arten, so zeigt sich keines wesentlich der Art förderlich in ihrem Daseinskampf. Ein Vergleich der verschiedenen *Coleus*-arten Ceylons liefert den Beweis, dass kein Zusammenhang besteht zwischen dem besetzten Gebiet und Art der Verbreitung. Andere Gattungen (*Doona* aus Ceylon, *Haastia* und *Ranunculus* aus Neuseeland u. a.) bestätigen diese Regel. Verteilt man alle *Ranunculus*-arten auf Neuseeland in fünf Gruppen, welche Gebiete einnehmen von bezw. 0—200, 200—400, 400—600, 600—800, und 800—1000 Meilen, so enthalten sie bezw. 14, 7, 5, 1 und 1 Art. Zeichnet man das in eine graphische Figur hinein, so entsteht ein „hollow curve.“ Merkwürdigerweise findet man denselben Verbreitungstypus mit derselben hohlen Kurve bei allen Genera zurück, gleichgültig ob man mit endemischen Genera zu tun hat, wie *Doona* auf Ceylon, oder mit Genera mit weiter Verbreitung, welche auf kleinem Gebiet viele endemische Arten erzeugten, wie *Ranunculus* auf Neuseeland. Verfolgt man in beiden Fällen das Verbreitungsgebiet für einzelne Arten, so nimmt z. B. eine Art einen Kreis von bestimmtem Umfang ein und eine andere einen zweiten, der den ersten berührt oder schneidet, sodass man den Eindruck bekommt, dass einzelne isolierte Angehörige der ersten Art die zweite gebildet haben könnten, u. s. w. Diese teilweise in andere übergreifende Gebiete sind kennzeichnend und kehren immer wieder. Endemische und nicht-endemische Genera zeigen in ihrer Artenverbreitung dieselben allgemeingültigen Gesetze; beide zeigen wenige Arten mit groszer Verbreitung und immer grözere Zahlen Arten mit kleinerm Gebiet; immer erscheint also derselbe Kurvetypus wieder, mit einer Anhäufung von Arten an einem Ende. Die grosze Regelmässigkeit, womit dieser Typus immer wiederkehrt, bildet ein starkes Argument gegen

die Theorie, dass Arten mit kleinem Gebiet speziell diesem Gebiet angepasst sein sollten. Ausserdem gehören die zahlreichen endemischen Arten, die nicht einem endemischen Genus angehören, im allgemeinen nicht zu kleinen, in Auflösung begriffenen Genera, die man sich dann als aussterbend vorstellt, aber grösztenteils zu den grössten und bedeutendsten Genera. Je mehr man sich entfernt von den Gebieten, wo sich die meisten lokalen Genera und Arten angehäuft haben, um so gröszer wird die Anzahl nicht endemischer Genera. Das stimmt ja mit dem Prinzip von "S. and S.", das ja besagt, dass die Genera mit den meisten Arten (d. h. die nicht-endemischen Genera) die grössten Gebiete bewohnen.

Dass die endemischen Arten junge Anfänger sind und abstammen von den „wides“, wird also wahrscheinlich gemacht: 1. durch die gegenseitige Lage ihrer Verbreitungsgebiete ("wheels within wheels"), 2. durch die Tatsache, dass die Zahl endemischer Arten in jedem Geschlecht in einer bestimmten Gegend zu einem bestimmten Maximum wächst, 3. dass dies die Stelle ist, wo auch viele andere Genera ihre Höchstzahl erreichen, 4. dass die Verbreitung der endemischen Arten hohle Kurven bilden, 5. dass diese Kurven allgemein vorkommen und sowohl für Arten endemischer Genera gelten als für endemische Arten grösserer Genera und auch für diejenigen Genera, wovon einige Arten endemisch sind, andere aber nicht, 6. dass die Arten endemischer Genera in einer Gegend weniger verbreitet zu sein scheinen als endemische Arten nicht-endemischer Genera, 7. dass die endemischen Arten zu den grössten, bedeutendsten und verbreitetsten Gattungen gehören, 8. dass endemische Arten sich genau so betragen, wie alle andern Arten, 9. dass endemische Arten in Anzahl nach Süden zunehmen (während man doch nach der Reliktentheorie die meisten im Norden anzutreffen erwarten sollte).

Eine Untersuchung der endemischen Genera und ihre

Verbreitung zeigt, dass sie sich auf gleichförmige Weise benehmen als die endemischen Arten. Man trifft sie wieder in denselben Gebieten an, sie nehmen von Nord nach Süd mit einer bestimmten Höchstzahl zu und auch der Vergleich endemischer Genera mit weit verbreiteten ergibt keinen prinzipiellen Unterschied. Einige Ausnahmen kommen vor, so besitzt z. B. *Polemonium*, eine sehr weit verbreitete Gattung, weniger Arten als einige andere derselben Familie mit beschränkterem Gebiet. Vielleicht sind die Eiszeiten daran Schuld, die meisten zeigen aber, dass die von ihnen bewohnten Gebiete ihrer Artenzahl entsprechen, sogar wenn man sie einzeln betrachtet.

Die endemischen sowohl als die nicht-endemischen Arten und Gattungen haben also Gebiete, welche abwechseln zwischen vielen mit einer kleinen und vereinzelt mit einer grossen Oberfläche, welche graphisch durch die hohle Kurve wiedergegeben werden können. Der bedeutendste Unterschied zwischen dem neuen und alten Standpunkt ist also, dass "A. and A." alle Arten (mit einigen Ausnahmen) an Gebiet zunehmen lässt, während man früher meinte, nur einige Arten folgten dieser Regel, die meisten aber verkleinerten ihre Gebiete. Ist es nicht viel logischer anzunehmen, dass die Arten sich ungefähr in derselben Weise betragen, m. a. w. im Gebiet zunehmen? Alle Inseln der Welt besitzen zusammen 1582 endemische Genera, von denen 1037 monotypisch sind, d. h. 65 % und 233 ditypisch, also zusammen $\frac{4}{5}$ der ganzen Anzahl. Die ganze Erde hat 4853 monotypische Gattungen, 1632 ditypische, 921 tritypische u.s.w. bis 1600 Arten pro Gattung zu. Also wiederum tritt die hohle Kurve auf, d. h. die grösste Zahl der Gattungen besitzt die wenigsten Arten, indem die Kurve allmählich zu den grösseren Gattungen hinuntersteigt und dieser „Schwanz“ wird um so länger, je grösser das fragliche Gebiet ist. Diese mono- und ditypischen Gattungen bilden zusammen schon mehr als 50 % aller Genera.

Auch die Familien sind auf dieselbe Weise anzuordnen und bilden wiederum eine hohle Kurve. Auch für niedrigere Pflanzen, für Tiergruppen u.s.w. bekommt man dieselbe typische Anordnung.

In den einzelnen Gebieten der Erde (z. B. die einzelnen Kontinente) ist der Prozentsatz Monotypen sehr groß. Die Genera, welche sich über die ganze Erde verbreiten konnten, werden nach "Size and Space" im allgemeinen zahlreiche Arten enthalten müssen; hier tritt also die umgekehrte Erscheinung zu Tage, während Gattungen mit Durchschnittsgebiet eine mittlere Anzahl Arten haben werden. Das von einer monotypischen Gattung bewohnte Gebiet kann ganz bedeutend in der Größe schwanken, ist aber gewöhnlich klein; die alte und die neue Welt haben deren nur 66 gemeinsam. Wie die endemischen Arten zu den größten und bedeutendsten Gattungen gehören, findet man die monotypischen Gattungen (also solche mit dem kleinsten Gebiet) wiederum in den größten Familien. Daraus geht hervor, dass man hier unmöglich mit Relikten zu tun haben kann, während aus dem merkwürdigen arithmetischen Zusammenhang der Monotypen mit den andern Genera hervorgeht, dass "Anpassung" mit Verbreitung nichts zu schaffen hat, dass aber "A. and A." wahrscheinlich hier die richtige Erklärung bietet.

Diesem Gesetze gemäß hat die Verbreitung der Arten ihre Grenze also noch nicht erreicht. Dieser Einfluss des Alters allein wurde früher allgemein angenommen, man hat diesen aber nach dem Vordringen der Theorie der natürlichen Zuchtwahl immer mehr aus dem Auge verloren. Nach dieser Theorie sollte nämlich eine neu entstandene Art ihre Stammeseltern in verhältnismäßig kurzer Zeit ganz verdrängen und also schon bald ein großes Gebiet einnehmen; die Arten mit kleinerm Gebiet wären also die ältern und viele davon wären im Kampf ums Dasein schlimm gefährdet. Das Ergebnis war, dass Arten mit einem kleinen Gebiet

als Misserfolge bezeichnet wurden, als weniger geeignet für den Existenzkampf, und diese Meinung wurde von der Palaeobotanik unterstützt, die zeigte, dass in geologischer Zeit viele Pflanzenarten ausgestorben sein müssen.

Die hohle Kurve stellt aber offenbar ein allgemeines Verbreitungsprinzip dar, sowohl im Raume wie in der Zeit. Wenn eine Art ältert, erweitert sie gerade ihr Gebiet, indem ein Genus ausserdem seine Anzahl Arten ausdehnt und die jüngern Arten nehmen kleinere Gebiete ein, welche gewöhnlich innerhalb des Gebietes der ursprünglichen Art liegen.

Die "A. and A."-Theorie wirft ein überraschendes Licht auf die Entstehung der Arten. Die junge Art wird ja sofort nach ihrer Entstehung gewöhnlich einen sehr schweren Kampf ums Dasein zu führen haben und wenn ihre Beschaffenheit nicht den in ihrem Geburtsorte herrschenden Verhältnissen angemessen ist, so wird sie sofort, meistens spurlos, verschwinden. Kommt die neue Art aber über diese kritische Zeit hinweg, so wird sie fortfahren, sich zu verbreiten, solange sie Verhältnissen begegnet, in denen sie gedeihen kann, und ihr zu eroberndes Gebiet wird von ihrem Alter hauptsächlich bedingt sein.

Die frühere Ansicht, dass Arten entstehen durch graduelle Anhäufung kleiner "fluktuerender" Variationen, verschwindet durch Willis' Untersuchung zu Gunsten einer Mutationslehre oder plötzlicher Formabänderungen, die nach dieser Theorie ihre Entstehung Veränderungen innerhalb der materiellen Träger erblicher Eigenschaften verdanken. Eine grosse Schwierigkeit bleibt für die Zuchtwahltheorie die Existenz verwandter Variationen, von denen oft eine nützlich, eine andere schädlich ist. Allmählich hat man entdeckt, dass die meisten morphologischen Merkmale durchaus nicht "nützlich" für die Art sind, m. a. w. dass die unnützigen Strukturmerkmale die nützlichen in Anzahl weit überragen und dass dieser Nutzen sogar in weitaus den meisten

Fällen für die junge Pflanze wenigstens als recht zweifelhaft anzusehen ist. So zeigen z. B. die verschiedenen Arten von *Podostemonaceae* typische Strukturunterschiede, die aber durchaus nicht übereinstimmenden Unterschieden in ihren Verhältnissen entsprechen. Oft findet man mehrere Arten auf einer kleinen Stelle beisammen und gerade diese Tatsache, dass verwandte Arten gewöhnlich in der Nähe von einander leben, ist ein kräftiger Einspruch gegen die Meinung, dass Anpassung in den meisten Fällen die Entstehung neuer Arten in die Hand arbeiten sollte. Nichts anderes als Mutation (wenn man darunter eine erbliche Abwandlung meszbarer Grösze versteht, welche nicht durch eine ungeheure Anzahl kleiner Stufen mit der typischen Form der Mutterpflanze verbunden und nicht in einer bestimmten Richtung orientiert ist, m. a. W. unabhängig von den Verhältnissen, soweit wir sie jetzt überblicken können) scheint imstande zu sein, die meisten Strukturmerkmale zu erklären, die jetzt vorkommen. Arbeitet man mit groszen Zahlen und langen Epochen, so erscheint die Verbreitung der Arten und Gattungen über die Welt als ein fast mechanischer Prozess, dessen Fortschritt etwa nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit vorauszusagen ist.

Auch die Jordanschen Unterarten zeigen dieselbe Art der Verbreitung wie die Linnéschen Arten und nehmen manchmal ebenso grosze Gebiete ein, indem sie vollkommen ihrer Rasse treu bleiben und keine Variationen aufweisen. Nun hat man vielfach diese Unterarten als kleine Stufen angesehen, durch welche die Art in der Natur sich hindurchentwickelt haben sollte. Um eine richtige Linnésche Art wie *Draba verna* gestalten zu können, musz man voraussetzen, dass grosze Massen Unterarten von *Draba verna* ausstarben und zwar so lange, bis die Unterschiede zwischen den übrigbleibenden Unterarten in zunehmendem Masze die nötigen unterscheidenden Merkmale in dem Grade ausgebildet hatten, um sie als Arten ansehen zu können. Es

liegt aber kein einziger Grund vor, einen solchen massenhaften Aussterbungsprozess anzunehmen, und Willis' Untersuchungen lehren uns, dass solch ein Prozess in der Natur eher eine Ausnahme als eine allgemeine Regel ist. Offenbar sind sie weder die Zwischenglieder, welche früher etwa die jetzt bestehenden Arten verbänden, noch jene kleinen Abarten, welche zu dem Ursprung neuer Arten führen könnten. Wahrscheinlich bilden Mutationen also sowohl "Jordanonten" als "Linneonten" und das scheint wohl eine allgemeine Regel, obgleich man zugeben kann, dass in Ausnahmefällen das Aussterben intermediärer Formen zur Entstehung jetzt vorliegender Unterschiede geführt haben mag. Die natürliche Zuchtwahl zeigt sich also nicht als ein fördernder Faktor in der Evolution, sondern vielmehr als ein zerstörender. Der Entwicklungsgang scheint also nicht zu gehen von Abart zur Art, von Art zur Gattung, von Gattung zur Familie, sondern gerade umgekehrt. Die grossen Familien und Genera erschienen zunächst auf Erden und nacheinander spalteten sich neue Gattungen und Arten ab.

Verfolgen wir noch einmal den Lebenslauf einer bestimmten Art seit ihrer Entstehung. In einer langsam vorsich gehenden Ausdehnung kam sie in immer wechselnde Verhältnisse, in denen sie sich zu behaupten wusste, aber in einer bestimmten Epoche, in einer bestimmten Gegend waren die Verhältnisse ihrer Entwicklung ganz besonders günstige und hier erhielt die Art ihre grösste Verbreitung. So muss man sich z. B. die merkwürdige Anpassung bei Wüstenpflanzen u. d. denken. Ob diese speziellen Merkmale unter analogen Verhältnissen entstanden oder aber unter ganz verschiedenen Verhältnissen, wissen wir nicht; letzteres ist wahrscheinlich. Der bräuchliche Ausspruch, dass die Arten sich ihrer Umgebung angepasst haben, muss also derart aufgefasst werden: die meisten Arten leben heute unter ihnen angemessenen Verhältnissen. Die Anpassung liegt hier also auf der Seite der Verhältnisse, d. h. im

Laufe einer langen Entwicklungszeit hat eine jegliche Art diejenigen Verhältnisse sich ausgewählt, die ihr am förderlichsten waren und unter denen sie sich am ausgiebigsten verbreiten konnte. Dem Glauben an Anpassung als eine der Hauptursachen der Evolution von Artmerkmalen wird durch die statistischen Untersuchungen von Willis entschieden widersprochen, welche ausserdem von jeder persönlichen Schätzung biologischer Faktoren frei sind.

Überlegen wir schliesslich noch, was für ein Licht obige Betrachtungen auf die geographische Verbreitung der Pflanzengruppen werfen können. Das "Wie" dieser Verbreitung musz ein unlösliches Problem bleiben, solange man sie mittels der Theorie der natürlichen Zuchtwahl zu erklären sucht, und je ernsthafter dies versucht wird, um so schwerer wird es, Theorie und Praxis zu vereinigen. Das Studium der geographischen Botanik ist demzufolge immer mehr vernachlässigt worden, da man davon überzeugt war, dass keine Evolutionstheorie bestehen kann, welche die Tatsachen der Verbreitung nicht zu erklären vermag. Die wichtigsten Schlussfolgerungen der Zuchtwahltheorie, welche das Fortschreiten unserer Kenntnisse der Pflanzengeographie wesentlich hemmen, sind folgende:

1. Die Verbreitung der Arten über die Welt ist gewöhnlich schnell erfolgt.

2. Die gegenwärtige Verbreitung von Genera und Species über die Welt ist die grösste, je erreichbare, m.a.W. die Verbreitung ein abgeschlossenes Ganzes.

3. Die Merkmale der lebenden Arten und Gattungen entwickeln sich in der Regel als "Anpassung" an ihren Entstehungsort.

4. Lokalisierte Arten und Gattungen sterben aus (sind m. a. W. Relikten).

5. Gattungen mit geringer Artenzahl sind gleichfalls Relikten oder Anpassungen an besondere Verhältnisse.

Die Tatsache, dass die zur "nördlichen Invasion" ge-

hörenden Arten in Neuseeland keinen Zuwachs lokaler Arten in den Gegenden zeigen, wo die südliche „Invasion“ ihr Maximum erreicht, und umgekehrt, ist schon ein starker Beweis gegen die Behauptung, das örtliche Verhältnisse wirklich etwas mit dem Zuwachs der Arten zu tun hätten. Die „wides“ findet man in grösster Anzahl in den Gruppen mit grösstem Gebiet bis zu wenigen in den Gruppen mit kleinstem Gebiet; die endemischen waren in umgekehrter Folge geordnet. Diese regelmässige Anordnung widerspricht der Auffassung einer Reliktennatur vollkommen, denn wie könnte es viele geben gerade im letzten Stadium ihres „Reliktentums“, weniger im letzten Stadium bis auf eins, noch weniger bis auf zwei u. s. w.? Auch der Gegensatz zur Ansicht der örtlichen Anpassung ist handgreiflich, denn weshalb sollten gerade viele an die kleinsten Gebiete angepasst sein, u. s. w. mit regelmässig geringern Zahlen, je nachdem man grössere Gebiete in Betracht zieht?

Erst, wenn wir uns von der Meinung befreien, das viele Arten im Aussterben begriffen seien und die meisten schon ihre grösstmögliche Verbreitung hätten, können wir das Eindringen und die Verbreitung der Arten mit Hoffnung auf Erfolg studieren, was unter ältern Gesichtspunkten ausgeschlossen ist. Der Kampf ums Dasein kann nicht länger als die wichtigste Triebfeder in der Evolution betrachtet werden; dieser Kampf musz am kräftigsten von Individuen neu entstandener Arten geführt werden. Gelingt es ihnen nicht, sich in diesem Kampf zu behaupten, so werden sie einfach verschwinden; sind sie aber glücklich durch das „Sieb“ der Zuchtwahl hindurchgeschlüpft, so existieren sie weiter als lebensfähige Geschöpfe im Gebiet ihrer Entstehung, obgleich noch viele Gefahren drohen; ein kleines Gebiet wird leichter zerstört als ein groszes Gebiet! Ist das Gebiet einmal etwas grösser, so werden nur die Individuen, nicht die Art, durch diesen Kampf ums Dasein

bedroht werden. Nur in seltenen Fällen wird eine neue Art das Gebiet ihrer Stammeltern ganz oder grösztenteils bedecken und diese selbst vernichten. Eine neue Art braucht also gar nicht auf Kosten ihrer Ahnen zu entstehen; die Stammeltern leben weiter. Die Voraussetzung, dasz eine Art B ein unmittelbarer Nachkomme von A ist, einer andern lebenden Art, ist viel einfacher als die Theorie, dasz beide von einer hypothetischen Art A abstammen sollten, die jetzt ausgestorben ist und diese Betrachtungsart wird die Arbeit der Phylogenie gewisz vereinfachen. Diese hypothetischen Stammeltern müszten ausserdem zu Tausenden anzutreffen sein, was durchaus der Fall nicht ist.

Über die Entstehung bestimmter Pflanzengebiete wissen wir noch wenig. Allerdings ist uns bekannt, dasz im allgemeinen in jüngern geologischen Epochen eine Verschiebung von Nord nach Süd unter dem Einfluss der Eisepochen stattgefunden haben musz, und da die wahrscheinlich nachfolgende Verschiebung nach Norden noch keine deutlichen Erfolge gehabt hat, enthalten die südlichen Gegenden die gröszte Anzahl endemischer Arten. Weiter werden Gegenden, die eine grosze Zahl endemischer Arten besitzen, welche über viele Familien verbreitet sind, als Gebiete betrachtet werden können, welche schon durch lange Zeiten bestehen, vielleicht in mehr oder weniger abgeschnürtem Zustand. Wenn Arten gefunden werden, deren Verbreitung deutlich abweicht von dem, was nach "A. and A." zu erwarten war, so zeigt es sich, dasz diese in der Regel eingeführt wurden oder nicht vollkommen sicher zu identifizieren sind. Handelt es sich also umpflanzen geographische Probleme, so wird auch hier die statistische Methode, die meistens unbenutzt blieb seit Hooker vor langem deren Nutzen aufzeigte, wahrscheinlich ein bedeutendes Hilfsmittel für ihre Beantwortung werden können.

Literaturverzeichnis zu Kap. I.

- Guppy, H. B. The position of the Age and Area-Theory. Ch. X aus "Age and Area".
- Reid, Mrs. E. M. Age and Area from a Palaeobotanical standpoint. Ch. XIV aus "Age and Area".
- Ridley, H. N. Endemism and the Mutation-Theory. *Annals of Botany*, XXX, 1916.
- Schonland, S. On the Theory of Age and Area. *Annals of Botany*, vol. XXXVIII, No. CLI, 1924.
- Sinnott, E. W. The Age and Area Hypothesis and the Problem of Endemism. *Ann. of Bot.*, XXXI, 1917, (p. 209).
- The Age and Area Hypothesis of Willis. *Science*, XLVI, 1917, (p. 457).
- Small, James. Age and Area and Size and Space, in the *Compositae*; Ch. XIII aus "Age and Area".
- Willis J. C. Age and Area, a study in geographical distribution and origin of species. Cambridge, at the University Press, 1922.
- On the Lack of Adaptation in the Trist. and Podostem.; *Proc. R. S.; B.*, vol. 87, 1914, (p. 532).
- The Evolution of Species in Ceylon with reference to the dying out of species; *Ann. of Bot.*, vol. XXX, No. CXVII, 1916, (p. 1).
- The Distribution of Species in New Zealand; *Ann. of Bot.*, vol XXX, No. CXIX, 1916, (p. 437).
- The relative Age of Endemic Species and other controversial Points; *Ann. of Bot.*, vol. XXXI, No. CXXII, 1917, (p. 189).
- The Distribution of the Plants of the Outlying Island of New Zealand; *Ann. of Bot.*; vol. XXXI, No. CXXIII and CXXIV, 1917, (p. 327).

- Willis, J. C. Further Evidence for Age and Area; its Applicability to the Ferns, etc.; *Ann. of Bot.*, (p. 335).
- The Sources and Distribution of the New Zealand Flora, with a reply to Criticism; *Ann. of Bot.*, vol. XXXII, No. CXXVII, 1918, (p. 339).
- The Flora of Stewart Island (New Zealand): A Study in taxonomic Distribution; *Ann. of Bot.*, vol. XXXIII, No. CXXIX, 1919, (p. 23).
- The Floras of the Outlying Islands of New Zealand and their Distribution; *Ann. of Bot.*, vol. XXXIII, No. CXXXI, 1919, (p. 267.)
- Plant-Invasions of New Zealand with reference to Lord Howe, Norfolk and the Kermadec Islands; *Ann. of Bot.*, vol. XXXIV, No. CXXXVI, 1920, (p. 471).
- Endemic Genera of Plants in their Relation to Others; *Ann. of Bot.*, vol. XXXV, No. CXI, 1921, (p. 493).
- Age and Area; a Reply to Criticism, with further Evidence; *Ann. of Bot.*, vol. XXXVII, No. CXLVI, 1923, (p. 193).
- and Yule G. U.; Some Statistics of Evolution and Geographical Distribution in Plants and Animals, and their Significance. *Nature*, vol. 109, No. 2728; 9 Febr. 1922, (p. 177).
- The Endemic Flora of Ceylon, with reference to Geographical Distribution and Evolution in General; *Phil. Trans. B.*, vol. 206, 1915, (p. 307).

KAPITEL II.

Anwendung von Willis' Grundsätzen auf einige grözere Familien der niederländischen Flora.

Beim Studium der im vorigen Kapitel genannten Arbeit von Willis betrachtete ich als eins der auffallendsten merkwürdigen Resultate die regelmäzige Wiederkehr der sog. "hollow curve of distribution". Diese hohle Kurve zeigte sich ja sowohl bei der graphischen Darstellung des "Age and Area"-prinzips selbst als bei der Verbildlichung von "Size and Space".

Verfolgen wir noch einmal, für welche Fälle die hohle Kurve die charakteristische Darstellung bildete, und die Geschichte dieser Kurve, so finden wir, dasz Willis diese zunächst im Jahre 1912 bei seinem Studium der Flora von Ceylon entdeckte. Diese Flora enthielt 1028 Genera, von denen 573 nur eine Art besaßen. Bezeichnen wir das mit 573/1 und andere Fälle auf ähnliche Art, so findet Willis diese Reihe: 573/1, 176/2, 85/3, 49/4, 36/5, 20/6 u.s.w. Zeichnet man das in einer Kurve, so entsteht eine „hohle Linie“¹⁾ (Fig. 1).

¹⁾ Eine kurze Bemerkung über den von Willis angewandten Ausdruck "hollow curve" dürfte hier wohl angebracht sein. Von ihm wird eine hohle Kurve gezeichnet als graphische Linie, welche die konkave Seite aufwärts kehrt und also grosse Übereinstimmung mit dem sich senkenden Zweig der Wahrscheinlichkeitskrumme zeigt und damit wohl verwandt sein könnte. Wir müssen diese hohle Kurve also wahrscheinlich nicht zu sehr als eine Einzelercheinung betrachten, sie aber in Zusammenhang mit der Wahrscheinlichkeitskrumme studieren, indem ihre „Idealform“ vermutlich asymptotisch der abszis werden wird. Über diesen Zusammenhang lässt sich aber wenig feststellen.

Als Willis 1916 die Flora van Neuseeland studierte, teilte er, wie wir schon gesehen haben, die Inseln in Zonen ein und gab das durchschnittliche Gebiet einer Art dadurch

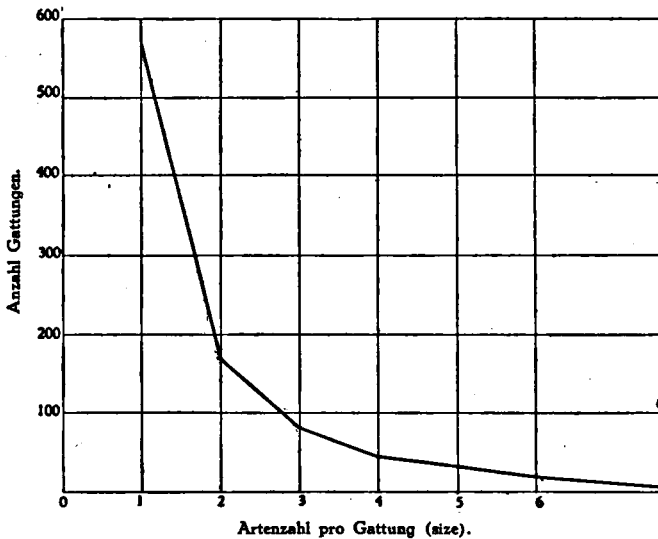


Fig 1.

an, dass er die Anzahl Zonen zählte, in denen besagte Art vorkam. Ordnete er nun die endemischen Arten in 10 Klassen nach ihrem Durchschnittsgebiet ein (indem er das Gebiet aller Arten der Gruppe zusammenstellte und durch die Anzahl Arten dividierte), so fand er, dass die Klasse mit dem kleinsten Durchschnittsgebiet (die zehnte) weitaus die grösste Anzahl Arten enthielt (168 der 902), die neunte eine geringere Zahl (128) u.s.w. bis zu der ersten Klasse (dem grössten Gebiet) mit nur wenigen Arten. Auch hier zeigt sich also wiederum die „hohle Kurve“, obgleich in diesem Falle etwas unregelmässig wegen der grözern Anzahl Arten in den Klassen mit Durchschnittsgebiet (vermutlich dem Einfluss der Cooksstrasse in der Mitte Neuseelands zuzuschreiben). Weiter

studierte Willis die ausserhalb Neuseeland gelegenen Inseln und fand, dass die endemischen Arten wiederum eine hohle Kurve bilden, aber jetzt in umgekehrtem Sinne (Klassen mit dem grössten Durchschnittsgebiet enthalten auch die grösste Anzahl Arten und umgekehrt). Die hohle Kurve wurde danach erforscht und von Willis genau konstruiert bei der endemischen Flora der Hawaii-Inseln, den *Callitris*-Arten in Australien, *Ranunculus* in Neuseeland, *Cyrtandra* und seiner lokalen Verbreitung auf den Hawaii-Inseln, den *Boraginaceae* von Neuseeland, *Olearia* dortselbst, *Doona* auf Ceylon u.s.w. Die meisten dieser Kurven sind in Willis' Arbeit über "A. and A". zu finden. Diese Kurve ist also sowohl eine allgemeine Erscheinung bei der Artenverbreitung über verschiedene Gebiete als für das "Size and Space"-prinzip.

Diese durchgehende Erscheinung der hohlen Kurve führte mich dazu, einmal zu untersuchen, ob auch grössere Familien unserer einheimischen Flora diesem Prinzip genügen. Die Nachprüfung des "Age and Area"-prinzips war für unser Land unmöglich wegen unserer verhältnismässigen Unbekanntheit mit den von den verschiedenen Arten bewohnten Gebieten.

Wer aber in unserer Flora einigermaßen zu Hause ist, weisz, dass auch bei uns die Zahl der Arten mit beschränktem Verbreitungsgebiet die grösste ist, während die Zahl der Arten, welche über das ganze Land verbreitet sind, viel geringer sein musz. Vermutlich werden die übrigen Arten auf mehr oder weniger regelmässige Weise sich zwischen diese Äussersten hineinordnen, welche Anordnung um so regelmässiger sein dürfte, je nachdem wir nach dem Beispiel von Willis mehrere Arten in Gruppen zusammenfassen. Ein genaues Resultat ist aber, ohne eine tiefgehende Untersuchung nach den von den verschiedenen Angehörigen unserer Flora bewohnten Gebieten, nicht zu erzielen und deshalb habe ich mich, was unsere einheimische Flora betrifft, denn auch darauf beschränken müssen, zu prüfen,

in wiefern die Anzahl Arten in jeder Gattung unserer grössten Familien, wenigstens in Gruppen zusammengefasst, Willis' Gesetz entsprechen will.

Ich habe dazu folgende 10 Familien ausgewählt:

1) *Gramineae*, 2) *Liliaceae*, 3) *Caryophyllaceae*, 4) *Ranunculaceae*, 5) *Cruciferae*, 6) *Papilionaceae*, 7) *Umbelliferae*, 8) *Rosaceae*, 9) *Labiatae*, 10) *Compositae*.

Gramineae.

Betrachten wir zunächst die *Gramineae*, so können wir die einheimischen Gattungen aufstellen und hinter diesen zwei Zahlenreihen auführen, deren erstere die Artenzahl bezeichnet, welche in Holland vorkommt, die zweite die Gesamtartenzahl, welche nach Durand über die ganze Welt vorkommt.

Letztere wird nach dem "Size and Space"-prinzip ungefähr dem bewohnten Gebiet entsprechen, ist also wohl als dessen Maszstab zu gebrauchen, indem wir zugleich aus der Gesamtartenzahl auf ihr relatives Alter schlieszen dürfen. Beachten wir nur die richtigen einheimischen Genera, also ohne die eingeführten oder verwilderten zu berücksichtigen, so zeigt es sich, dasz etwa 40 einheimische Genera der *Gramineae* vorkommen. Ordnen wir diese nach der Artenzahl, die jede nach Durand's Angaben im ganzen enthält, so bekommen wir folgende Zahlen: 1, 1, 1, 1, 1, 1, 2, 4, 4, 5, 6, 6, 6, 6, 6, 6, 7, 8, 9, 10, 10, 10, 10, 12, 13, 13, 15, 16, 20, 26, 30, 36, 40, 50, 50, 80, 100, 100, 135, 280. Ordnen wir diese in Klassen nach ihrer Artenzahl, so zeigt es sich, dasz 28 eine Artenzahl von 1—20 besitzen, 5 von 20—40, 2 von 40—60, 1 von 60—80, 2 von 80—100, 0 von 100—120, 1 von 120—140, und 1 über 140. Diese Einteilung liefert die nachstehende hohle Kurve (Fig. 2).

Betrachten wir bloz die in Holland vorkommenden Arten, so ergibt sich folgende Verteilung: 18/1, 6/2, 4/3, 4/4, 2/5, 2/6, 2/6—10, 2/10, oder die Kurve aus Fig 3.

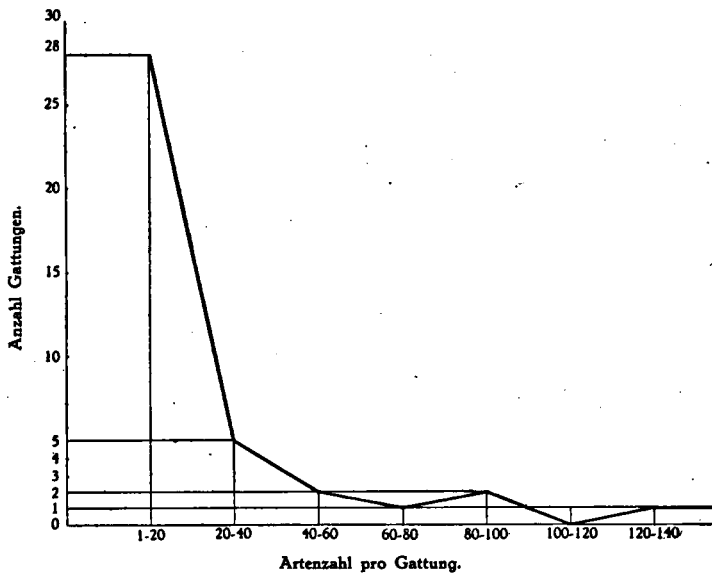


Fig. 2.

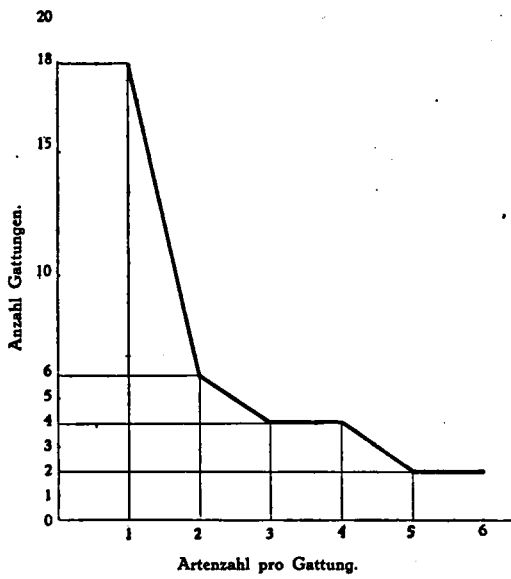


Fig. 3.

Die acht artreichsten Gattungen sind: *Panicum* mit ± 300 , *Calamagrostis* mit 135, *Poa* und *Agrostis* beide mit 100, *Festuca* mit 80, *Avena* und *Trisetum* je mit 50 und *Bromus* mit 40 Arten. Prüfen wir, ob das eingenommene Gebiet tatsächlich der Artenzahl entspricht, so geht aus Durand hervor, dass alle 8 genannten Genera über einen grossen Teil der Welt verbreitet sind, sowohl in der alten Welt wie in Amerika, sodass "Size and Space" hier schon recht schön übereinstimmen. Die Durchschnittszahl der Arten, welche aus diesen 8 Gattungen in Holland vorkommen, ist: $(11 + 1 + 4 + 11 + 6 + 8 + 8 + 6) : 8 = 6,87$. Vergleicht man diese Zahl mit der Durchschnittszahl der holländischen Arten der übrigen Gattungen, so findet man für letztere 2,0; daraus geht also wohl hervor, dass auch in Holland die genannten 8 grossen Gattungen die meisten Arten besitzen. Aus diesen Vergleichen kann man schliesslich die Schlussfolgerung ziehen, dass die Gattungen *Panicum*, *Calamagrostis*, *Poa*, *Agrostis* und *Festuca* die ältesten der einheimischen Genera aus der Familie der *Gramineae* sein dürften. Nichteinheimische Genera mit sehr vielen Arten sind noch: *Andropogon* mit etwa 200 Arten (a. und n. W.), *Paspalum* mit etwa 160 Arten (a. und n. W.), *Aristida* und *Stipa* je mit etwa 100 Arten (a. und n. W.), *Muehlenbergia* mit 60 Arten (a. und n. W.), *Sporobolus* mit ± 80 Arten (a. und n. W.), *Danthonia* mit etwa 100 Arten (a. und n. W.) und *Eragrostis* mit etwa 100 Arten (a. und n. W.). Vielleicht müssen also *Panicum*, *Calamagrostis*, *Andropogon* und *Paspalum*, deren Artenzahl 100 übersteigt, als die ältesten Gattungen der *Gramineae* angesehen werden.

Liliaceae.

Die Zahl einheimischer Gattungen ist 15 und davon gibt es 5 mit einer Artenzahl von 1—20, 3 mit 20—40 Arten, 3 mit 40—60, 2 mit 60—80 und 2 mit einer Anzahl über 100. Das ergibt wieder eine ähnliche, wie bei den *Gramineae*

zu konstruierende, hohle Kurve. Die vier grössten einheimischen Gattungen sind hier *Allium* (270 sp.), *Asparagus* (110 sp.), *Scilla* (80 sp.) und *Ornithogalum* (70 sp.), bezw. in Holland von 6, 1, 1 und 2 Arten vertreten, d. h. im Durchschnitt 2,5, während die durchschnittliche Artenzahl in Holland der übrigen Genera noch nicht 1,4 beträgt. *Ornithogalum* und *Allium* sind der alten und neuen Welt gemein und werden daher, kraft ihrer Verbreitung und hoher Artenzahl, wahrscheinlich als die ältesten holländischen Gattungen der *Liliaceae* betrachtet werden müssen. Suchen wir die ältesten Gattungen der *Liliaceae*, aus denen die andern entstanden sein dürften, so kommen dafür in Betracht: *Smilax* (200 sp., a. und n. W.), *Asparagus* (110 sp., a. W.), *Aloë* (85 sp.¹⁾, a. W.), *Allium* (270 sp., a. und n. W.), *Scilla* (80 sp., a. und n. W.) und *Ornithogalum* (70 sp., a. und n. W.), während wir *Smilax* und *Allium*, beide über die a. und n. Welt verbreitet und mit einer beträchtlichen Artenzahl, als die ältesten ansehen können.

Caryophyllaceae.

Diese besitzen, wenn man *Alsine*, *Ammadenia*, *Arenaria* und *Moehringia* zu einem Genus vereinigt, wie auch Durand dies tut, und ebenso *Stellaria* + *Malachium*, *Cerastium* + *Moenchia*, *Melandryum* + *Coronaria* + *Agrostemma* + *Lychnis* und *Saponaria* + *Vaccaria*, etwa 18 Gattungen in Holland. Davon besitzen 9 eine Anzahl Arten bis inclusive 10, 4 eine Anzahl von 10—50, 2 eine Anzahl von 50—100, 1 zwischen 100 und 200 und 2 über 200. Das ist wieder eine hohle Kurve. Die grössten einheimischen Gattungen sind: *Stellaria* (+ *Mal.*; a. und n. W.), *Arenaria* (+ *Alsine*, *Ammad.* und *Moehr.*; a. und n. W.), *Silene* (a. und n. W.) und *Dianthus* (a. und n. W.) mit resp. ± 100, 160, ± 300 und 225 Arten. Diese besitzen in

¹⁾ Jetzt auf ungefähr 170 zu stellen.

Holland in entsprechender Reihenfolge 8, 4, 7 und 4 Arten, also durchschnittsweise 5,75, während die Durchschnittszahl der Arten in Holland der übrigen Genera 2,5 beträgt. Erstgenannte vier Genera sind fast Kosmopoliten und dürften deshalb auch die ältesten Gattungen sein, um so mehr, da *Durand* keine Genera angibt mit höherer Artenzahl. *Stellaria* und *Arenaria* sind also die vermutlichen Stammeltern der *Alsineae*, *Silene* und *Dianthus* wahrscheinlich die der *Sileneae*.

Ranunculaceae.

· Diese umfassen 12 einheimische Genera, von denen mehrere eine ziemlich hohe Artenzahl besitzen, was für das Alter der Familie im ganzen spricht. Das stimmt mit spätern systematischen Betrachtungen überein, nach welchen die *Ranunculaceae* eine der ältesten Dicotylen-Familien sein sollten und wahrscheinlich auch mit den *Alismaceae* und besonders *Alisma ranunculoïdes* als Bindeglied die Monokotylen abgegliedert haben dürften. Das Genus *Ranunculus* (+ *Ficaria* + *Batrachium*) unterscheidet sich durch seine grosse Artenzahl (200 im Ganzen, 21 in Holland) sofort von den Uebrigen und wird daher als das älteste einheimische Genus angesehen werden müssen, was noch wahrscheinlicher wird, wenn man sich überlegt, dass die Gattung *Ranunculus* vollkommen kosmopolitisch ist. Da *Durand* keine Gattung angibt, welche *Ranunculus* an Artenzahl übersteigt, so wird diese Gattung von allen Genera der *Ranunculaceae* die älteste sein.

Cruciferae.

Davon kommen 28 einheimische Genera vor (*Arabis* + *Turritis*; *Brassica* + *Sinapis* + *Erucastrum*; *Sisymbrium* + *Stenophragma* + *Alliaria*), wovon 12 mit 1—10 sp., 8 mit 10—50, 7 mit 50—100 und 1 mit mehr als 100. Die Kurve sinkt anfangs nicht schnell, auch die *Cruciferae* scheinen

also, in soweit wir das aus ihren holländischen Genera schlieszen dürfen, eine ziemlich alte Familie zu sein. Die reichhaltigsten Genera sind: *Arabis* (+ *Turritis*; ± 100 sp., a. und n. W.), *Erysimum* (80 sp., a. und n. W.), *Brassica* (+ *Sin.* + *Erucastrum*; 85 sp., a. W.), *Sisymbrium* (+ *Stenophr.* + *All.*; 90 sp., a. und n. W.), *Lepidium* (80 sp.¹⁾, a. und n. W.), *Draba* (85 sp.²⁾, a. und n. W.) und *Alyssum* (100 sp., a. W.). Durchschnittszahl der holl. Arten: 3, 8; Durchschnittszahl holländischer Arten der übrigen Gattungen: 1,75. Größere Genera (mit mehr sp.) enthält Durand nicht, sodasz wir *Sisymbrium*, *Lepidium*, *Draba*, *Erysimum* und *Arabis* als die ältesten Gattungen ansehen können.

Umbelliferae.

Diese besitzen 26 einheimische Genera (*Peucedanum* + *Pastinaca*, *Caucalis* + *Torilis*, *Apium* + *Helosciadium*, *Berula* + *Sium*). Davon haben 14 eine Artenzahl von 1—20, 4 eine Anzahl von 20—40, 4 eine Anzahl von 40—60, 1 von 60—80, 1 von 80—100 und 1 über 100. Die Genera mit über 60 sp. sind: *Hydrocotyle* (60 sp.; a. und n. W.), *Eryngium* (100 sp.³); a. und n. W.), *Bupleurum* (75 sp.; a. und n. W.), *Peucedanum* (160 sp., a. und n. W.), *Heracleum* (60 sp., a. und n. W.), *Pimpinella* (75 sp., a. und n. W.), *Carum* (60? sp., a. und n. W.). Die durchschnittliche Anzahl Arten in Holland ist 2, 3 gegen eine Durchschnittszahl der übrigen holl. Gattungen von 1,7. *Eryngium* und *Peucedanum*, beide mit gewaltiger Verbreitung und einer Artenzahl von über 100, dürften die ältesten holl. Genera sein und, da Durand keine grösseren als diese beiden angibt, zugleichzeit die ältesten Genera aller lebenden *Umbelliferae* überhaupt.

¹⁾ Jetzt 125.

²⁾ „ ± 150

³⁾ „ ± 200 .

Papilionaceae.

Die Anzahl einheimischer Gattungen ist etwa 16, also ein sehr kleiner Prozentsatz der Gesamtzahl der bekannten Genera, indem auch ihre Artenzahl in Holland eine sehr geringe ist, im Vergleich zur Gesamtzahl der bekannten Arten. Die in Holland vorkommenden Gattungen dürften also zu den grösstern und bedeutendern gehören. Tatsächlich zeigt es sich, dass die Gesamtartenzahl inländischer Genera sehr gross ist, sodass die Kurve einen abweichenden Ablauf aufzeigt, der aber, mit Rücksicht auf den äusserst kleinen Prozentsatz aller in Holland vorkommenden Gattungen, wenig Positives besagt. Die grössten einheimischen Genera sind: *Trifolium* (170 sp. ¹⁾, a. und n. W.), *Vicia* (± 100 sp., a. und n. W.), *Astragalus* (nach einigen 1600 sp., aber vielleicht bis auf 900 zu reduzieren; a. und n. W.) und *Lathyrus* (120 sp., a. und n. W.). Von diesen überragt *Astragalus* in solchem Masse die andern, dass wir diese Gattung nach Willis' Theorie als die älteste aller *Papilionaceae* betrachten können, indem auch *Trifolium*, *Lathyrus*, *Desmodium* (etwa 170 sp., a. und n. W.) und *Galactea* (150 sp., a. und n. W.) als sehr alte Genera in Betracht kommen.

Rosaceae.

Diese besitzen etwa 13 einheimische Genera. Die grössten sind *Rubus*, *Rosa* und *Prunus*, jedes mit einer grossen Artenzahl und über die a. und n. Welt verbreitet. Von diesen überragt die Artenzahl von *Rubus* die andern und, da *Rubus* ausserdem nahezu kosmopolitisch ist (nach Durand), dürfte man nach Willis diese Gattung als die älteste ansehen.

Labiatae.

Dazu gehören etwa 18 einheimische Genera, von denen die grössten sind: *Teucrium* (100 sp.), *Salvia* (450 sp.), *Nepeta* (+ *Glechoma*, 150 sp.), *Stachys* (+ *Betonica*, 170

¹⁾ Jetzt ± 300 .

sp.), *Scutellaria* (100¹⁾ sp.). Diese fünf kommen alle sowohl in der alten wie in der neuen Welt vor und dürften also die ältesten der Labiatengenera sein, während *Stachys* und besonders *Salvia* auch von allen übrigen Genera wahrscheinlich die ältesten sein könnten. (*Hyptis* mit etwa 250 sp. beschränkt sich höchstwahrscheinlich auf Amerika).

Compositae.

Wie aus Obigem hervorgeht, sind die *Compositae* schon ausführlich studiert worden von Small, der auch einen Stammbaum aufstellte. Die wichtigsten Schlussfolgerungen, die wir seiner Arbeit entnehmen können, wurden schon früher erwähnt und darauf soll hier nicht wieder zurück gekommen werden. Teilen wir die Gattungen wieder nach ihrer Artenzahl in Gruppen ein, so finden wir folgende Reihenfolge: 19/1—20, 9/20—40, 3/40—60, 3/60—80, 3/80—100, 4/100—200, 3/200—300, 2/>300, welche Zahlen wieder leicht durch eine Kurve wiederzugeben sind. Verfolgt man jetzt die Anzahl der inländischen Arten, so ergibt sich Folgendes: 21/1, 9/2, 5/3, 5/4, 1/5, 1/6, 2/7, 0/8, 0/9, 0/10, 2/11, 0/>11. Nimmt man diese in Gruppen vor je 4 zusammen, so bekommt man: 40/1—5, 4/5—9, 2/9—13, 0/>13, sodass die Kurve dann einen noch regelmässigeren Verlauf zeigt. Die grössten einheimischen Genera sind: *Aster* (250 sp., a. und n. W.), *Senecio* (960²⁾ sp., a. und n. W.), *Eupatorium* (160³⁾ sp., a. und n. W.), *Centaurea* (350⁴⁾ sp., a. und n. W.), *Helichrysum* (\pm 300 sp., a. W.), *Cirsium* (160 sp., a. und n. W.), *Crepis* (\pm 200 sp., a. und n. W.), *Hieracium* (200⁵⁾ sp., a. und n. W.). Ihre Durchschnittsartenzahl in Holland ist

1) Jetzt 180.

2) Nach andern Angaben 1300.

3) " " " \pm 400.

4) " " " \pm 500.

5) " " " \pm 400.

6,0, die Durchschnittsartenzahl der übrigen holländischen Genera: 1,9.

Versuchen wir uns mit diesen wenigen Angaben ein Bild vom Stammbaum der *Compositae* zu machen, so kommen als älteste Gattungen in Betracht: *Senecio*, *Vernonia*, (500 sp., a. und n. W.), *Centaurea*, *Eupatorium*, *Aster*, *Hieracium*, *Cirsium* und *Crepis*. Dieses Resultat stimmt in sofern mit den von Small erreichten überein, dasz *Senecio* als Stammvater betrachtet wird. Was die Gattung *Vernonia* betrifft, so berechnet Small dafür ein Durchschnitts-Verbreitungsgebiet von 4,8, das z. B. weit hinter dem der *Astereae* zurücksteht, welche 6,2 als Durchschnittsgebiet haben, indem *Senecio* sogar 7,9 erreicht. Die Gattung *Vernonia* kommt nämlich in ganz Asien und Europa nur ausnahmsweise vor, sodasz man hier also vermutlich nicht mit einem der ältesten Genera zu tun hat. *Aster* ist zusammen mit *Solidago* auch nach Small eine sehr alte Gattung. Die *Eupatorieae* haben ein Durchschnittsgebiet von 4,5, sodasz auch sie weniger in Betracht kommen. Eine sehr alte Gattung ist nach Small noch *Gnaphalium* mit etwa 100 Arten, aber ein "average generic area" von 6,5, indem überdies noch Reste von *Gnaphalium* in der obern Kreide gefunden worden sind.

Es mögen jetzt, nach Obenstehendem, einige allgemeine Betrachtungen folgen. Es wird deutlich sein, dasz man, um einen wirklich einigermaßen wertvollen Stammbaum aufstellen zu können, Willis' Gesetze mit morphologischen Merkmalen und besonders mit eventuell vorliegenden Tertiärfunden in Verbindung zu bringen haben wird. Die Reste aus dem Tertiär sind aber so selten und die diesbez. Literatur ist so zerstreut, dasz es in vielen Fällen unmöglich ist, diese fossilen Reste zu berücksichtigen. Obige Schlussfolgerungen über die ältesten Genera unsrer grössten einheimischen Familien wollen deshalb auch keineswegs auf

Genauigkeit Anspruch erheben, aber das Vorhergehende sollte namentlich dazu dienen, einen Einblick zu gestatten in die Weise, wie man nach dem "Size and Space"-Prinzip von Willis dieses für die Aufstellung eines Stammbaumes wird fruchtbar machen können, wenn man nur dafür sorgt, sich nicht auf dieses Prinzip zu verlassen, sondern daneben auch alle vorhandenen Tatsachen über die Entwicklungsgeschichte dieser Familien im ausgiebigsten Masse zu verwerten. Auszerdem hat der Leser aus Obenstehendem schlieszen können, wie unsere Auffassungen in Bezug auf das mutmaszliche Alter bestimmter Gattungen sich wandeln können. Wer hätte je vermuten können, dasz *Senecio* die Quelle sein sollte, aus welcher die *Compositae* sich wahrscheinlich entwickelt haben, oder dasz *Astragalus* als die älteste Gattung der *Papilionaceae* betrachtet werden dürfte? Läge es nicht eher vorderhand, diejenigen Gattungen als die ältesten zu betrachten, welche entweder nur Zungenblüten oder nur Röhrenblüten besitzen? Das Prinzip von Willis, verglichen mit den Funden aus alten Tertiärschichten, hat uns die Einsicht geöffnet, wie gefährlich es auf der anderen Seite sein kann, sich bloz auf morphologische Merkmale zu verlassen. Nur eine Verbindung des Studiums dieser Merkmale mit den Gesetzen von Willis und eventuell mit palaeobotanischen Funden kann zur sichern Richtschnur werden. Und bleiben auch dann Fehler, besonders in untergeordneten Teilen, nicht nur möglich, sondern sogar wahrscheinlich, die Hauptschlussfolgerungen dürfen einen bleibenden wissenschaftlichen Wert beanspruchen. Die Theorie von Willis bezieht sich, wie er selbst anerkennt, nur auf Durchschnittszahlen. Dem Forscher wird ein ziemlich bedeutender Spielraum gelassen, und man soll den Wert der Theorie denn auch nicht nach der Anwendung in Einzelfällen beurteilen, aber in diesen Gesetzen besonders ein Prinzip erblicken, das, obgleich anfangs

anerkannt, ganz aus dem Auge verloren worden war, jetzt aber von Willis wie von neuem entdeckt und in seinem Wert durch den Vergleich mit andern Untersuchungsmethoden bestätigt worden ist.

Literaturverzeichnis zu Kap. II.

Durand, Index generum Phanerogamorum, 1888.

KAPITEL III.

Der Stammbaum der Onagraceae nach dem Prinzip von Willis.

§ 1. Von Stammbäumen überhaupt.

Ernst Haeckel war der erste, der in seiner „Generellen Morphologie“ Stammbäume für das ganze Pflanzen- und Tierreich entworfen hat. Diese Methode, wodurch auf recht anschauliche und deutliche Art der genetische Zusammenhang zwischen den verschiedenen Arten, Gattungen und Familien gezeigt wird und die erworbenen systematischen Erkenntnisse auf übersichtliche Art dargestellt werden, hat immer mehr Überhand genommen. Auch auf kleinere Gruppen angewandt, z. B. Familien oder sogar einzelne Gattungen, zeigt die Aufstellung eines Stammbaums ihren grossen Nutzen, indem sie uns einen Einblick gewährt in die verschiedenen Grade der Verwandtschaft der Glieder dieser Gruppen. Man findet auch in neuern systematischen Arbeiten oft diese Methode angewandt, obgleich man dabei zu bedenken hat, dass diese Stammbäume gar nicht unabänderlich sind. Seit Haeckel zum ersten Mal seinen Stammbaum für das Pflanzenreich entwarf, haben viele Aenderungen darin stattgefunden, und noch immer müssen wir leider gestehen, dass, zumal was Unterteile betrifft, Vieles dunkel bleibt. Die Aufstellung solcher Stammbäume hat leider auch bei mehreren Verfassern der Phantasie Tür und Tor geöffnet und es versteht sich von selbst, dass solchen Darstellungen wenig Wert beizumessen ist. Das ist ein Grund, weshalb die Meinungen über den relativen Wert solcher Stamm-

bäume sehr auseinandergehen. Es gesellt sich noch eine beträchtliche Schwierigkeit hinzu. Nicht immer werden die verschiedenen Forscher darüber einig sein, welchen Merkmalen man den grössten Wert beilegen soll; einer wird diese Merkmale sehr hoch einschätzen und seinen Stammbaum in der Hauptsache nach ihnen einrichten, andere betrachten wiederum andere Merkmale als bedeutendere, und werden demgemäsz einen Stammbaum entwerfen, welche bedeutende Abweichungen aufzuweisen hat.

Bei der Aufstellung eines solchen Stammbaumes wird man also Sorge tragen müssen, sich nicht nur auf bestimmte Merkmale zu stützen, indem man die andern vernachlässigt, man wird aber, wenn möglich, mehrere Merkmale gegenseitig vergleichen müssen. Eine bedeutende Stütze liefern in letzter Zeit die palaeobotanischen Funde. Besonders fossile Samen und Früchte haben wertvolles Material beigesteuert. In mehrern Familien sind ihre Formen sehr charakteristisch und auch die Anzahl der Einzelfunde ist sehr bedeutend, sodasz man mit ziemlich groszer Sicherheit verfolgen kann, in welchen geologischen Schichten die Unterfamilien und bedeutendsten Gattungen aufgetreten sind. Stimmen solche Angaben nun überein mit denen, welche man durch Vergleichung der Merkmale festgestellt hat, so hat man eine kräftige Stütze, welche die Zuverlässigkeit früherer Konklusionen bedeutend verstärkt. Nicht immer wird es möglich sein, palaeontologische Angaben zu sammeln aus dem einfachen Grunde, dasz von vielen Familien entweder diese Angaben zu ungenügende sind um darauf mit einiger Sicherheit bauen zu können, oder die betreffende Familie hat gar keine fossilen Reste hinterlassen, sodasz hier diese Angaben völlig fehlen. In solchen Fällen nun wird das schon früher dargelegte Prinzip von Willis eine helfende Richtschnur bilden können. Am vollständigsten und am sichersten wird unser Stammbaum sich gestalten lassen, wenn sowohl morphologische als palaeontologische Tatsachen unter

Berücksichtigung der von Willis angegebenen Gesetze zur Vergleichung vorhanden sind.

Lässt uns aber die Palaeontologie im Stich, so erhöht sich jedenfalls der Wert unseres Stammbaumes, wenn es sich herausstellen sollte, dass der rein auf theoretischem Wege nach statistischen Daten aufgestellte Stammbaum in der Hauptsache mit morphologischen Angaben übereinstimmt. Die schon erwähnte, interessante Untersuchung von Small über den Stammbaum der *Compositae* bietet ein ausgezeichnetes Beispiel des Zusammenstimmens dieser beiden Arten der Untersuchung.

Wo jetzt besonders der genetische Zusammenhang der verschiedenen Gruppen und Gattungen der *Onagraceae* im Vordergrund des Interesses steht, so stellte ich mir die Aufgabe, mit Hilfe der von Willis angegebenen Gesetze und unter Zuhilfenahme morphologischer Tatsachen, einen Stammbaum der genannten Familie zu entwerfen.

Ausführliche systematische Untersuchungen mehrerer Untergruppen der *Onagraceae* bestehen schon, wie z. B. die bekannte Monographie des Genus *Epilobium* von Hausknecht, die „*Monographia Onagrearum*“ in den *Nouv. Ann. von Spach*, eine Übersicht der *Oenotheraceae* von Watson (*Proc. Am. Acad.*, p. 573, 1873) und andere, mehr örtliche Untersuchungen, wie die über *Circaea* von Ascherson und Magnus, von Micheli über die *Onagraceae* der brasilienischen Flora u. a. m. Von neuern Untersuchungen auf diesem Gebiete soll noch die Arbeit von Boedyn zitiert werden: „Die systematische Gruppierung der Arten von *Oenothera*“.

Trotz dieser ziemlich reichen Literatur ist es bisher noch nicht gelungen, sich über den Zusammenhang dieser verschiedenen Untergruppen eine richtige Einsicht zu bilden. Der Hauptzweck der vorliegenden Arbeit wird denn auch sein, zu versuchen, wenn möglich, eine allgemeine Übersicht des Stammbaumes der ganzen Familie aufzustellen

unter Anwendung der theoretischen Prinzipien von Willis, wobei natürlich die Tatsachen der Morphologie zu Hilfe gezogen werden.

Leider lässt uns hier die Palaeontologie völlig im Stich, da ausser einigen quaternären Funden, von Pollenkörnern von *Epilobium palustre* in den Mooren des südwestlichen Schwedens fast keine fossilen Ueberreste dieser Familie bis jetzt bekannt geworden sind. (Vgl. den Aufsatz von Erdtman „Beiträge zur Kenntnis der Mikrofossilien in Torf und Sedimenten“, Arkiv för Botanik, Bd. 18, Heft 4, Stockholm 1924.)

§ 2. Schema eines Stammbaums der Onagraceae nach dem Prinzip von Willis.

Versuchen wir also jetzt zunächst ein Stammbaumschema aufzustellen unter Zuhilfenahme der von Willis angegebenen Gesetze, indem wir daher vorläufig ausschliesslich unsere Aufmerksamkeit der Artenzahl pro Gattung und ihrer Verbreitung zuwenden. Was Letzteres betrifft, so stehen wir bei den *Onagraceae* vor der Schwierigkeit, dass über die Verbreitung der einzelnen Arten der meisten Genera nur sehr wenig bekannt ist, sodass die „average generic area“, welche Small solche bedeutenden Schlussfolgerungen ermöglichte, in den meisten Fällen nicht zu übersehen ist. Doch ist die Verbreitung einiger Genera (u. a. *Oenothera* und *Epilobium*) gut bekannt, sodass wir bei der Aufstellung des Schemas davon Gebrauch machen können.

Engler teilt die ganze Familie der *Onagraceae* in 8 Unterfamilien ein, n.

- I. *Jussieueae* (*Jussieua*, *Oöcarpon*, *Ludwigia* = *Isnardia*).
- II. *Epilobieae* (*Zauschneria*, *Epilobium*, *Chamaenerium*).
- III. *Hauyeae* (*Hauya*).
- IV. *Onagreae* (*Boisduvalia*, *Clarkia*, *Eucharidium*, *Godetia*, *Onagra*, *Oenothera*, *Anogra*, *Kneiffia*, *Xylopleurum*,

Pachylophis, Lavauxia, Megapterium, Taraxia, Salpingia, Meriolix, Eulobus, Chamissonia, Chylismia, Gayophytum).

- V. *Gaureae* (*Gaura, Stenosiphon, Heterogaura, Gongylocarpus*).
- VI. *Fuchsiae* (*Fuchsia, Encliandra, Skinnera*).
- VII. *Lopeziae* (*Lopezia, Semeiandra, Diplandra, Riesenbachia*).
- VIII. *Circaeae* (*Circaea*).

Bevor wir jetzt ein Verzeichnis der Gattungen mit ihrer resp. Artenzahl aufstellen und diese Gattungen nach ihrer Artenzahl anordnen, wird es gut sein, einige Genera zu vereinigen. Mehrere der von Engler aufgestellten Genera können sich schwerlich als solche behaupten, obgleich andererseits Watson übertreibt, indem er zuviel Genera zum Genus *Oenothera* vereinigt.

Schlagen wir daher den Mittelweg ein und fassen wir vorläufig folgende Gattungen zusammen: *Epilobium* + *Chamaenerium*; *Onagra* + *Oenothera* + *Anogra* + *Kneiffia* + *Xylopleurum* + *Pachylophis* + *Lavauxia* + *Megapterium* (welche alle zusammen die Gattung *Eu-Oenothera* von Watson bilden); *Fuchsia* + *Encliandra* + *Skinnera*.

Man bekommt dann folgende Tabelle:

<i>Oöcarpon</i> (1 Art)	<i>Eucharidium</i> (3)	<i>Lopezia</i> (12)
<i>Zauschneria</i> (1)	<i>Hauya</i> (4)	<i>Chamissonia</i> (15)
<i>Meriolix</i> (1)	<i>Salpingia</i> (4)	<i>Gaura</i> (20)
<i>Eulobus</i> (1)	<i>Clarkia</i> (5)	<i>Ludwigia</i> (20)
<i>Stenosiphon</i> (1)	<i>Chylismia</i> (5)	<i>Godetia</i> (20)
<i>Heterogaura</i> (1)	<i>Taraxia</i> (6)	<i>Jussieua</i> (36)
<i>Gongylocarpus</i> (1)	<i>Gayophytum</i> (6)	<i>Fuchsia</i> (60)
<i>Semeiandra</i> (1)	<i>Circaea</i> (7)	<i>Oenothera</i> (62)
<i>Diplandra</i> (1)	<i>Boisduvalia</i> (8)	<i>Epilobium</i> (164)
<i>Riesenbachia</i> (1)		

Also in einer Reihe 13/1—5, 6/5—10, 5/10—20, 3/20—

100, $1/ > 100$. Verfolgen wir jetzt ihre Verbreitung, so zeigt es sich, dass 8 der 10 monotypischen Genera auf Mittelamerika beschränkt sind, nl. 4 auf Mexico (*Gongylocarpus*, *Semeiandra*, *Diplandra* und *Riesenbachia*) und 4 auf Kalifornien und Texas (*Zauschneria*, *Eulobus*, *Stenosiphon* und *Heterogaura*), während 2 andere eine etwas grössere Verbreitung besitzen, nl. *Oöcarpon* über Brasilien, Guyana und Cuba und *Meriolix* in den gemäßigten Zonen Nordamerikas. Aus diesen Ergebnissen geht wohl hervor, dass wir das Zentrum der Verbreitung in Westzentralamerika zu suchen haben (Mexico und Kalifornien). Sowohl die geringe Artenzahl wie die beschränkte Verbreitung weisen daraufhin, dass man es hier mit jungen Angehörigen der Familie zu tun hat, die also gewiss nicht als Stammeltern in Betracht kommen werden.

Das Genus *Eucharidium* mit 3 Arten beschränkt sich auf Kalifornien, *Hauya* mit 4 Arten auf Mexico und Kalifornien, *Salpingia* mit 4 Arten auf Neu-Mexico und Texas; *Clarkia* (5 Arten) ist im westlichen Nordamerika zu Hause, *Chylismia* (5 Arten) in Kalifornien; auch *Taraxia* (6 Arten) beschränkt sich ausschliesslich auf Kalifornien. Auch diese Genera werden kraft ihrer geringen Verbreitung zu den jüngern gehören. *Gayophytum* (6 Arten) hat ein etwas grösseres Verbreitungsgebiet inne (Kalifornien, Chili, Peru) und wird also vermutlich ältern Ursprungs sein.

Circaea (7 Arten) besitzt ein sehr groszes Verbreitungsgebiet, obgleich die einzelnen Arten in dieser Hinsicht stark abweichen; sehr weit verbreitet ist *C. alpina*, näml. in Nordeuropa, Nordasien und Nordamerika, nicht aber im arktischen Gebiet, wohl aber im Hochgebirge Europas und Asiens; *C. repens* und *C. cordata* sind hingegen auf den Himalaja beschränkt, indem *C. mollis* in Japan vorkommt. Diese Verbreitung der Gattung über einen groszen Teil der Erde deutet ein ziemlich hohes Alter an.

Boisduvalia (8 Arten) ist wieder auf einen Teil Amerikas

beschränkt (Chili, Peru, Kalif.) und dürfte also viel jüngern Alters sein. Dasselbe gilt für das Genus *Lopezia* (12 Arten), das ganz auf Zentralamerika beschränkt ist und auch für das Genus *Chamissoia* (15 Arten), das über Kalifornien und teilweise über die Ver. Staaten, Chili und Peru verbreitet ist.

Jetzt kommen 3 Gattungen an die Reihe, welche je 20 Arten enthalten. *Godetia* ist aber in der Hauptsache auf Kalifornien beschränkt und, trotz einer ziemlich hohen Artenzahl, also wahrscheinlich jüngern Datums. *Gaura* dehnt sich über Mexico und dessen Umgebung aus und kann also auch nicht als ein sehr altes Genus berücksichtigt werden. Das dritte Genus mit 20 Arten ist *Ludwigia*, wozu unsere *L. palustris* (oder *Isnardia palustris*) gehört. Diese Gattung ist sowohl über die alte, wie über die neue Welt verbreitet, aber mit der grössten Verbreitung in Amerika. Doch gibt es einige Arten, auch in der alten Welt, welche dort sehr allgemein sind, z. B. *L. parviflora*, die sich von tropisch-Afrika durch tropisch-Asien bis Australien ausdehnt. Sowohl die Artenzahl wie diese weite Verbreitung sprechen für ein hohes Alter.

Dann kommen wir zum Genus *Jussieua*, womit unsere *Isnardia* eng verwandt ist.

Dieses Geschlecht besitzt nicht weniger als 40 Arten und mit *Isnardia* vereinigt also wenigstens 60. Schon diese grosse Artenzahl legt die Vermutung eines hohen Alters nahe und diese Voraussetzung wird durch das ungeheure Verbreitungsgebiet einiger seiner Arten unterstützt. So ist *J. suffruticosa* in den tropischen Gegenden der ganzen Welt allgemein und das ist mit *J. repens* ebenso der Fall.

Jetzt bleiben nur 3 Gattungen übrig und zwar *Fuchsia*, *Epilobium* und *Oenothera*.

Fuchsia besitzt 50 Arten und wird daher zweifelsohne ein altes Genus sein. Diese Arten sind aber auf Mexico und westliches Südamerika beschränkt, während die Untergattung *Skinnera* nur mit 3 bis 4 Repräsentanten in Neusee-

land verbreitet ist. Dieses beschränkte Verbreitungsgebiet passt nicht ganz gut zu der bedeutenden Artenzahl und lässt vermuten, dass *Fuchsia* doch wohl nicht als einer der Stammeltern in Betracht kommen dürfte.

Etwas anders liegen die Verhältnisse für die Gattung *Epilobium*. Zählt man die Untergattung *Chamaenerium* mit, so besitzt *Epilobium* etwa 160 Arten, über die gemäßigte und kalte Zone der ganzen Erde verbreitet. Recht weit verbreitete Arten sind: *Ep. hirsutum*, der einen grossen Teil Europas, Asiens und Amerikas bewohnt, *Ep. montanum*, über ganz Europa und Asien verbreitet, *Ep. palustre*, über das arktische Gebiet, ganz Europa und die gemäßigte Zone Asiens und Nordamerikas verbreitet, u. a. Daraus ist zu folgern, dass das Genus *Epilobium* recht alt ist und wahrscheinlich eine der ältesten Verzweigungen des Stammbaumes bildet. Wie wir uns den Stammbaum des ganzen Geschlechtes denken müssen, wird im nächsten Kapitel unter Berücksichtigung ihrer Merkmale besprochen werden.

Schliesslich bleibt uns noch das Geschlecht *Oenothera*, das mit den dazu gehörenden Nebengattungen 52 Arten zählt (*Oenothera*, *Anogra*, *Onagra*; *Megapterium*, *Lavauxia*, *Pachylophis*, *Xylopleurum* und *Kneiffia*). All diese Genera beschränken sich auf Mittel- und Nordamerika, nur das Genus *Oenothera* s. s. (Spach) ist etwa in 20 Arten bis in Chili verbreitet. Die heutige Verbreitung dieser Gattung in Europa ist für unsere Betrachtungen unwesentlich, da die meisten der hier gefundenen Arten ohne Zweifel als Gartenflüchtlinge betrachtet werden müssen (*Oen. biennis* z. B. ist seit 1614 in Europa eingebürgert). Aus Obigem geht hervor, dass *Oenothera* und ihre Subgenera, trotz ihrer verhältnismässig hohen Artenzahl, doch nicht als eins der ältesten Genera in Betracht kommt. Im nächsten Kapitel wird diese Frage noch eingehender geprüft und werden auch mehrere ihrer Arten einer Untersuchung unterworfen.

Stellen wir jetzt schon einige vorläufige Schlussfolgerungen über das mutmaszliche Alter und den gegenseitigen Zusammenhang der genannten Genera auf, so werden als älteste Gattungen nach Willis diejenigen an erster Stelle in Betracht kommen, welche ein Verbreitungsgebiet besitzen, das sich sowohl über die neue als über die alte Welt erstreckt. Als solche kommen daher die Genera *Jussieua*, *Ludwigia*, *Epilobium* und *Circaea* in Betracht.

Von einem oder mehreren dieser vier werden daher die übrigen Genera gruppenweise abzuleiten sein. All diese abgeleiteten Genera kommen nur in der neuen Welt vor und sind in einige Hauptgruppen einzuteilen, näml. 1. die *Fuchsi*gruppe, welche, wie wir schon gesehen haben, ein hohes Alter besitzen musz und also wahrscheinlich unmittelbar von einem der vier übrigen Genera abzuleiten ist; 2. die *Gaura*gruppe, wahrscheinlich viel jüngern Datums; 3. die Gruppe *Boisduvalia-Godetia-Clarkia-Eucharidium*, die vermutlich mit *Epilobium* in Zusammenhang steht, nach Habitus und Bau der Blüte zu urteilen; daran schlieszt sich die 4. Gruppe, die *Oenotherinae* an, besonders

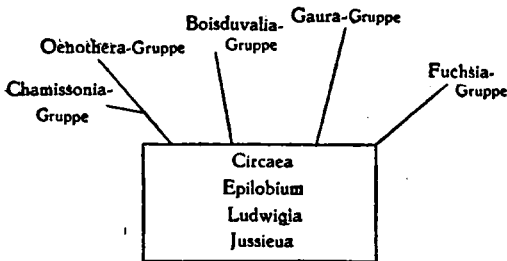


Fig. 4.

durch die Gattung *Godetia* mit Gruppe 3 verbunden und verhältnismäszig jüngern Alters, während eine 5.

Gruppe, die *Chamissoniinae*, vielleicht als

Nebenzweig der *Oenotherinae* zu betrachten sind (Fig. 4.). Über die isolierte Gruppe *Hauya* und *Gayophytum* ist wenig zu bemerken. *Hauya* ist ein Holzgewächs und als solches wahrscheinlich ziemlich alt.

Literaturverzeichnis zu Kap. III.

Erdtman, „Beiträge zur Kenntnis der Mikrofossilien in Torf und Sedimenten“.

Arkiv f. Botanik, Bd. 18, H. 4, Stockholm 1924.

Raimann, R. in E.-P., III, 7, S. 199, 1893; Nachtr. III, S. 249.

KAPITEL IV.

Der Stammbaum der Onagraceae nach ihren Merkmalen.

§ 1. Gegenseitiger Vergleich ihrer Merkmale.

Versuchen wir uns jetzt ein genaueres Bild des Stammbaums der *Onagraceae* zu bilden, so können uns die Prinzipien von Willis allein nicht viel weiter bringen und wir sind daher genötigt, durch ein genaues Studium der Merkmale der fraglichen Familie und ihrer Unterabteilungen zu suchen, in den genetischen Zusammenhang dieser Gruppen einzudringen.

Die Genera und ihre Arten gehen in ihrem Habitus ziemlich stark auseinander, sodasz die Familie gewisz nicht ein so scharf umrissenes Ganzes bildet, wie das bei mehreren andern Familien der Fall ist. Doch nennt Engler die *Onagraceae* „eine sehr natürliche, durch mehrfache charakteristische Merkmale scharf gekennzeichnete Familie“. In der Tat stimmt der Bau der Blüte der verschiedenen Gattungen (*Circaea* und *Lopezia* ausgenommen) deutlich überein, sodasz die Einteilung namentlich auf dem Unterschied in Fruchtform und Samen beruht.

In der Dissertationsarbeit von F. L. Rutgers: „Embryosac and embryo of *Moringa oleifera* Lam. The female Gametophyte of Angiosperms“ wird noch eine Eigentümlichkeit erwähnt, welche die ganze Familie als gemeinsames Merkmal hat, nl. die Tatsache, dasz im Embryosack der *Onagraceae* nicht 8, sondern nur 4 Kerne vorkommen. Er sagt: „The *Onagraceae* show an absolute uniformity in their development. No need to describe the several stages in detail. The spreading of the protoplasm, the vacuolation, the direction

of the spindles and the crowding of the four nuclei at the topend of the sac, these all make the total suppression of the chalazal group so evident, that Geerts already said: „In der Oen. Lam. ist die erste Teilung im Embryosack ausgefallen, und es entstehen somit gar keine Antipoden und kein unterer Polkern.“ Auf Seite 38 u. 39 der Rutgerschen Arbeit findet man ein Verzeichnis der in dieser Beziehung untersuchten *Onagraceae*, das ich hier einfüge, aber geordnet in der Reihe, die dem Stammbaum entspricht. Es sind folgende:

Jussieua repens (1918), *Ludwigia prostrata* (1918), *Circaea quadrisulcata* (1918), *Circaea lutetiana* (1909, 1914), *Epilobium angustifolium* (1904, 1914, 1918), *Ep. Dodonaei* (1909), *Godetia spec.* (1918), *Clarkia* (1914), *Gaura Lindheimeri* (1918), *Gaura parviflora* (1918), *Fuchsia* (1914), *Oenothera pycnocarpa* (1918), *O. nutans* (1918), *O. coccinea* (1914), *O. tetraptera* (1914), *O. rhizocarpa* (1914), *O. Lamarckiana* (1909, 1914), *O. biennis* (1909, 1914). Ich verweise hier auch auf das Literaturverzeichnis am Schluß dieses Kapitels.

Verfolgen wir jetzt kurz den Bau der Blüte. Für diese ist besonders charakteristisch das Auswachsen der Blütenachse zu einem röhren- oder napfförmigen Blütenboden oder Rezeptaculum, dessen unterster Teil den Fruchtknoten bildet. Der über diesem Fruchtknoten hinausragende, verlängerte Teil, die Blütenröhre, oder wie man meist sagt die Kelchröhre, kann recht verschiedene Bildungen aufweisen: zylinderförmig, napfförmig oder trichterförmig sein, ist aber in den meisten Fällen viel länger als der Fruchtknoten, bisweilen aber auch kurz oder ganz fehlend. Diese Kelchröhre ist oft farbig wie eine Blumenkrone, meistens deutlich vom Fruchtknoten zu unterscheiden und trennt sich nach der Blüte von letzterem; *Jussieua* macht hier eine Ausnahme, da der Kelch an der Frucht haften bleibt. Eine echte Kelchröhre ist aber bei diesem Genus nicht anwesend.

An das obere Ende dieser Kelchröhre sind die übrigen

Blütenteile befestigt, deren Grundzahl, mit einigen Ausnahmen, 4 beträgt; Kelch und Krone sind meistens regelmässig, zeigen aber oft Neigung zur zygomorphen Ausbildung, wie bei den Genera *Chamaenerium*, *Clarkia*, *Eucharidium* und

Tabelle der Genera mit Länge der Kelchröhren.

<i>Jussieua</i>	*			<i>Kneiffia</i> .
<i>Oöcarpon</i> .	*			<i>Hauya</i> .
<i>Ludwigia</i> .	*			<i>Heterogaura</i> .
<i>Chamaenerion</i> .	± *			<i>Fuchsia</i> .
<i>Gayophytum</i> .	± *			<i>Gaura</i> .
<i>Lopezia</i> .				<i>Eucharidium</i> .
<i>Lysimachion</i> .				<i>Semeiandra</i> .
<i>Boisduvalia</i> .				<i>Riesenbachia</i> .
<i>Meriolix</i> .				<i>Salpingia</i> .
<i>Eulobus</i> .				<i>Taraxia</i> .
<i>Chamissonia</i> .				<i>Onagra</i> .
<i>Chylisma</i> .				<i>Stenosiphon</i> .
<i>Diplandra</i> .				<i>Gongylocarpus</i> .
<i>Clarkia</i> .				<i>Oenothera</i> .
<i>Circaea</i> .				<i>Pachylophis</i> .
<i>Godetia</i> .				<i>Lavauxia</i> .
<i>Zauschneria</i> .				<i>Megapterium</i> .
<i>Xylopleurum</i>				<i>Anogra</i> .

* Kelchröhre fehlend.

den meisten *Gaureae*. *Lopezia* ist typisch zygomorph. Die Kelchblätter, in der Knospe valvat, biegen sich nach der Öffnung der Blume zurück und hängen dann am oberen Ende immerfort paarweise zusammen; nur *Boisduvalia* hat einen

aufgerichteten Kelch. Die Krone ist immer getrenntblättrig und in der Knospe nach rechts gewendet und zusammengerollt, ungezähnt, zweispaltig oder dreilappig, und bisweilen sehr klein (*Fuchsia excorticata*, *Ludwigia*) oder fehlt sogar (*F. apetala*, *L. palustris*).

Was die Staubfäden betrifft, so sehen wir ziemlich starke Unterschiede bei den verschiedenen Gattungen auftreten. Als ursprünglichster Zustand ist ein doppelter Wirtel anzunehmen, je zu 4 oder 5, je nachdem die Blüte 4- oder 5-zählig ist. Während fast alle *Onagraceae* 4-zählig sind, finden wir darauf einige Ausnahmen: *Jussiaea* ist nämlich 4–6-zählig (*J. repens*, eine in den Tropen überall verbreitete Art, ist z. B. 5-zählig) und *Circaea* 2-zählig. Zweifelsohne ist die 5-Zahl einiger *Jussiaea*-Arten ein Hinweis dafür, dass wir es hier mit einem alten Genus zu tun haben, und diese Gattung wird daher gewisz als Stammvater in Betracht kommen. Uns fällt hier das merkwürdig übereinstimmende Ergebnis mit dem auf, was schon im vorhergehenden Kapitel aus dem "Age and Area"-Prinzip geschlossen wurde, und dieses Resultat erscheint noch merkwürdiger, wenn wir den Besitz zweier Kreise von Staubblättern als primitiver betrachten als den Besitz eines Wirtels. Verfolgen wir, bei welchen Genera Reduktion der Staubfädenzahl stattgefunden hat, so sehen wir, dass der innere Staubfädenkreis zu Staminodien geworden ist bei *Clarkia pulchella* und bei *Heterogaura*, indem dieser Kreis z. B. bei *Eucharidium* und *Ludwigia* ganz verschwunden ist. Auch der äuszere Staubfädenkreis kann aber noch reduziert werden. Das 4-zählige Genus *Diplandra* besitzt nur 2 Staubfäden, bei *Lopezia* und *Semeiandra* ist nur ein Staubfaden fertil geblieben, der zweite ist zu einem blumenblattartigen Staminodium umgebildet. *Riesenbachia* hat nur einen Staubfaden, *Circaea* ist ganz zweizählig geworden. Mehrere dieser Gattungen waren monotypisch und mussten also auch daher als

jüngeren Datums betrachtet werden, während die Gattungen mit vielen Arten, also nach Willis die ältesten, wie *Epilobium*, *Oenothera*, *Fuchsia*, *Jussieua* und dergleichen, zwei Staubfädenkreise besitzen. Auch in dieser Beziehung herrscht also wiederum eine gewisse Übereinstimmung zwischen den Ergebnissen des "Age and Area"-Prinzips und des Studiums der Blütenmerkmale.

Ein eigenartiges Familienmerkmal ist weiter noch die merkwürdige Ausbildung der Pollenkörner; diese sind groß und rund, mit drei mehr oder weniger hervorragenden Poren versehen und durch Viscinfäden verbunden.

Bei den meisten *Jussieueae*, den *Epilobieae* und bei *Boisduvalia* (kraft des Blütenbaus und Habitus zweifelsohne mit *Epilobium* verwandt) sind die Pollenkörner zu Tetraden vereinigt, was vielleicht auch eine gewisse Primitivität bezeichnen könnte, wie das z. B. bei den *Ericaceae* der Fall ist. Die *Fuchsiagr*uppe, welche auch in manch andrer Beziehung von den übrigen *Onagraceae* abweicht, unterscheidet sich auch mit Bezug auf die Form der Pollenkörner, da wir hier hauptsächlich Körner mit zwei Poren vorfinden. Auch dadurch wird es klar, dass die *Fuchsiagr*uppe schwerlich mit andern Gruppen der *Onagraceae* zu verbinden sein dürfte und also eine besondere Verzweigung des Stammbaums bilden wird.

Betrachten wir nun den Fruchtknoten; dieser ist schon völlig unterständig und in eine ungleiche Anzahl Fächer eingeteilt, meistens 4 bis 5, bisweilen 2, 3 oder 6, während ausserdem ein oder mehr Fächer reduziert werden können. Die trennenden Scheidewände können auch verschwinden; unvollkommene Wände findet man bei *Xylopleurum*, *Eulobus* und *Gaura*, während die Scheidewände beim monotypischen Genus *Stenosiphon* ganz verschwunden sind, was hier gewisz als ein abgeleiteter Zustand zu betrachten ist.

Die Frucht ist bei den *Onagraceae* sehr verschieden, aber gebaut nach dem Typus einer Kapsel Frucht mit einer

groszen Anzahl Samen. Die *Jussieueae* besitzen eine bald langgedehnte, prismenartige, bald kurze, umgekehrt eiförmige oder kegelförmige Kapsel Frucht, auf welcher der Kelch und das Griffelpolster aufsitzen bleiben. Die Wände sind mehr oder weniger häutig und mit deutlichen Rippen versehen. Die Öffnung der reifen Frucht findet auf recht eigentümliche Weise statt; die genannten Rippen, oben vom Griffelpolster zusammengehalten, bleiben stehen, während die Auszenwand zwischen ihnen und auch die Scheidewände mehr oder weniger zu verschwinden anfangen, wodurch die meist zahlreichen Samen befreit werden. Die Verhältnisse bei den übrigen *Onagraceae* sind daraus abzuleiten. Die Auszenwand bleibt hier nämlich und besteht fort, springt aber bei der Reife der Samen zwischen den Rippen auf, indem ausserdem die Scheidewände sich trennen, von denen eine Hälfte am Mittelsäulchen haften bleibt, das dadurch vierflügelig wird, die andere Hälfte als eine flügelartige Längsleiste an den Klappen herabläuft. Die Gestalt dieser Kapsel Früchte ist weiter sehr verschieden, zylinderförmig, keulenartig, prismatisch, pyramidenförmig, u. s. w. Selten ist die Kapsel Frucht rund, wie bei einer Anzahl *Jussieua*-Arten, was wiederum als ein ursprünglicher Zustand aufzufassen ist, wovon die übrigen Formen, kantig oder sogar geflügelt, abzuleiten sind. Bisweilen ist die Scheidewand dünn und häutig, doch wird diese meistens lederartig oder sogar hölzern (*Xylopleurinae*), indem dadurch der Übergang zu einer zweiten Fruchtform, einer nuszartigen Frucht (*Gaureae*) gebildet wird. Der wichtigste Unterschied mit der vorigen Fruchtform ist wohl die geringere Samenzahl und die Tatsache, dasz die Früchte geschlossen bleiben. *Circaea* hat eine nuszartige Frucht mit grünem Pericarp, *Fuchsia* besitzt ein fleischiges Pericarp, wodurch die Frucht sich zu einer Beere entwickelt. In diesen beiden Fällen hat die Frucht sich also auf völlig unabhängige Weise weiter entwickelt, woraus wiederum hervorgeht, dasz sowohl

Circaea als *Fuchsia* sich schon recht bald als Nebenzweige vom Hauptstamm der *Onagraceae* abgliedert haben müssen.

Die Samen sind meistens klein, enthalten kein Nährgewebe und können weiter allerhand Formen annehmen und mit verschiedenen Anhängseln versehen sein, wie häutige Ränder (*Boisduvalia*, *Onagra*) und dergleichen. Auch möge hier noch erwähnt werden, dass die Samen der *Epilobieae* einen dichten Haarbüschel als Verbreitungsmittel besitzen, während die Samen von *Hauya* einen breiten, gehörten Flügel aufzuweisen haben. Die Samen der *Jussieueae* besitzen wohl eine deutliche Raphe, aber keinerlei Anhängsel, sodass das grosse Gebiet dieses Genus keineswegs speziellen Verbreitungsmitteln zu verdanken sein kann, dagegen aber dem hohen Alter dieses Geschlechts zuzuschreiben ist.

Vergleicht man jetzt die unterschiedenen Merkmale miteinander, so bietet sich die Schwierigkeit dar, welchem Merkmal bei der weiteren Aufstellung unsres Stammbaumes den vorzug zu geben. Das Merkmal, welches mir in dieser Beziehung am nützlichsten erscheint, dürfte wohl die Kelchröhre sein; diese ist eine charakteristische Erscheinung bei den *Onagraceae*, fehlt bei einigen und ist weiter in ihrer Entwicklung ausgezeichnet zu verfolgen. Es liegt auf der Hand anzunehmen, dass bei der Ausdehnung der Artenzahl und der immer weitergehenden Verbreitung der Familie auch die Kelchröhre sich immer mehr verlängerte. Bei den ältesten Genera, die, welche den Hauptstamm und die ersten Abzweigungen des Stammbaumes bilden, werden wir eine Kelchröhre also vergeblich suchen müssen, während die jüngsten Angehörigen dieser Familie im allgemeinen die längsten Kelchröhren besitzen werden. Natürlich braucht das nicht immer der Fall zu sein und kann man sich schon vorstellen, dass eine Ganze Gruppe, welche sich zu einer Zeit abgliederte, wo noch keine Kelchröhre sich entwickelt hatte, auch später, indem andere Gruppen eine Röhre ausbildeten, „kelchlos“ blieb. Im allgemeinen aber dürfte

die Ausbildung einer Kelchröhre wie folgt zu denken sein:
fehlend-napfförmig-trichterförmig-kurzzylindrisch-röhrenförmig.

Finden wir nun, dass die Genera ohne Kelchröhre gleichzeitig über die alte wie über die neue Welt verbreitet sind, so werden diese Gattungen zweifelsohne die ältesten sein, da die auf morphologischem Wege und durch Willis' Methode erzielten Ergebnisse sich genügend decken. In der Tat zeigt es sich, dass zwei der verbreitetsten Genera, n. *Jussieua* und *Ludwigia* (*Isnardia*) keine Spur einer Kelchröhre aufzuweisen haben. Auch bei *Oöcarpon* fehlt die Kelchröhre, dieses Genus zeigt aber soviel Übereinstimmung mit *Jussieua*, dass es mit ebensoviel Recht als eine Art dieser Gattung betrachtet werden kann.

Aus den Übereinstimmenden Resultaten beider Methoden

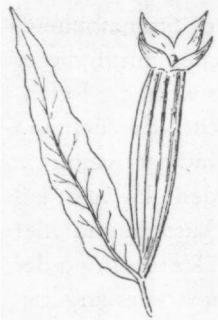


Fig. 5. Frucht von
Jussieua spec.
Kelchröhre fehlend.

können wir schlieszen, dass *Jussieua* das älteste Genus der *Onagraceae* ist, indem das eng damit verwandte Genus *Ludwigia*, das nur an Artenzahl etwas hinter *Jussieua* zurücksteht, als eine unmittelbare Abzweigung zu betrachten ist

Auch bei unserer Betrachtung der übrigen morphologischen Merkmale am Anfang dieses Kapitels wurde die Aufmerksamkeit auf *Jussieua* als eine der ältesten Gattungen gelenkt.

Verfolgen wir in diesem Zusammenhang noch einmal, mit welchen andren Familien die *Onagraceae* am engsten verwandt sind, so kommen dafür die *Hydrocaryaceae* zunächst in Betracht, eine Familie, welche in der merkwürdigen Wassernusz (*Trapa natans*) einen seiner letzten Vertreter findet. Diese *Hydrocaryaceae* sind sehr alt, wie ihre ungeheure Verbreitung über die ganze alte Welt bezeugt und die vielen *Trapa*-arten, welche fossil schon

im Tertiär gefunden wurden, teils in Portugal und Schlesien, teils in Sibirien und Alaska. Daraus geht wohl hervor, dass hier eine beachtenswerte Ausnahme von Willis' Gesetz vorliegt. Die geringe Anzahl (3) jetzt lebender Arten ist hier zweifelsohne eine Folge eines fortwährenden Aussterbens. Dass dies der Fall ist, beweisen die vielen andern Arten, die fossil aufgefunden wurden, und ausserdem die Tatsache, dass eine Anzahl dieser Fossilien auch in der neuen Welt gefunden wurden, sodass man auf eine kosmopolitische Verbreitung des Genus *Trapa* im Tertiär schliessen musz. Höchstwahrscheinlich hat diese aus lauter Wasserpflanzen bestehende Familie in späteren geologischen Epochen zwei andre Familien abgegliedert, n. die *Onagraceae* und die *Halorrhagidaceae*, von denen letztere in den Gattungen *Myriophyllum* und *Hippuris* noch echte Wasserpflanzen besitzt, während andere Genera, wie *Halorrhagis*, *Loudonia* und *Gunnera*, charakteristische Landpflanzen geworden sind. Es liegt aber auf der Hand, sowohl in der Familie der *Halorrhagidaceae* wie in der der *Onagraceae*, die im Wasser lebenden Pflanzen als die ältesten zu betrachten. *Jussieua* und *Isnardia*, die wir als die ältesten Genera der *Onagraceae* kennen gelernt haben, zeigen sich tatsächlich als charakteristische Wasser- und Sumpfpflanzen. Überdies finden wir bei *Jussieua* in der Lebensführung, der Art des Wachstums, Diskusbildung, u.s.w. einen so deutlichen Anschluss an die *Hydrocaryaceae*, dass wir wohl genötigt sind, dieses Geschlecht als das zunächst abgegliederte zu betrachten und die übrigen *Onagraceae* als davon abgeleitet. Auch bei den *Halorrhagidaceae* fällt es nicht schwer, die ältesten Genera zu finden. *Myriophyllum* und *Hippuris* sind beide Wasserpflanzen, beide sind nahezu Kosmopoliten und ausserdem sind von Nathorst fossile Reste von *Myriophyllum* im Tertiär Japans gefunden und Zweige und Blattreste von *Myriophyllum*, wie auch Früchte von *Hippuris* in den unter den Moorschichten liegenden Lehm-

schichten der Schweiz, von Mecklenburg, Dänemark und England. Aus obigen Betrachtungen geht wohl hervor, dass wir berechtigt sind, *Jussieua* als den Stammvater der *Onagraceae* zu betrachten und *Ludwigia* als einen gleich anfangs entstandenen, isoliert gebliebenen Nebenzweig des Stammbaumes, der aber durch allerlei Merkmale seine Verwandtschaft mit der Gattung *Jussieua* noch deutlich verrät, weshalb auch beide von Engler-Prantl zu einer Gruppe, der der *Jussieueae*, vereinigt worden sind.

Weitere Gattungen, welche sowohl in der alten, wie in der neuen Welt vorkommen, waren *Circaea* und *Epilobium*. Untersuchen wir beide nach ihrer Kelchröhre, so zeigt es sich, dass *Circaea* eine zwar nicht lange, aber doch deutlich zu unterscheidende Kelchröhre besitzt, während bei *Epilobium* diese Röhre äusserst klein ist und beim Untergenue *Chamaenerium* nahezu fehlt. Lassen wir vorläufig das grosse Genue *Epilobium* auf sich beruhen, so bleibt als eins der ältesten Genera *Circaea* übrig. *Circaea* musz aus einer Gattung herzuleiten sein, welche sowohl in der alten, wie in der neuen Welt verbreitet ist. Als solche kommen *Jussieua*, *Isnardia* und *Epilobium* in Betracht. Nun haben wir schon gesehen, dass die *Onagraceae* und die *Halorrhagidaceae* beide aus den *Hydrocaryaceae* herzuleiten sind und in gewisser Beziehung Entsprechendes zeigen. Merkwürdigerweise findet man bei den *Halorrhagidaceae* bei der Gattung *Gunnera* deutlich zweizählige Blüten, wie *Circaea* die einzige zweizählige Gattung der *Onagraceae* ist. Auch *Gunnera* ist recht alt, was man aus der bedeutenden Verbreitung über fast die ganze südliche Hemisphäre (den australischen Kontinent ausgenommen) schlieszen darf. Diese Zweizähligkeit scheint also eine schon früh erworbene Eigenschaft zu sein und, wo *Circaea* keinen einzigen Anhaltspunkt z. B. zu *Epilobium* zeigt, so scheint es am einleuchtendsten, *Circaea* sofort aus *Jussieua* herzuleiten, obgleich diese Ableitung naturgemäss eine recht hypothetisch gefärbte bleiben musz.

§ 2. Das Genus *Epilobium* und seine Einteilung;
Ep. luteum als Knotenpunkt.

Jetzt betrachten wir das Genus *Epilobium*, mit *Chamaenerium* vereinigt, genauer. Hausknecht teilt in seiner berühmten Monographie des Genus *Epilobium* die Gattung in zwei Subgenera ein: näml. *Chamaenerion* und *Lysimachion*, deren wichtigste Unterschiede er in einer lateinisch geschriebenen Tabelle aufzählt, welche hier, ins Deutsche übertragen, vollständig folgen möge.

Chamaenerion.

Ausdauernder, kriechender
 Wurzelstock; aufsteigende
 Seitenzweige ohne Nebenwurzeln.

Blätter zerstreut, selten gegenständig oder in Wirteln.

Blumenkrone kreuzförmig.

Blüte nicht ganz regelmäszig, wagerecht abstehend; Kronenblätter meist ganzrandig, umgekehrt eiförmig, nicht mit den Rändern zusammenhängend.

Kelch farbig, krautartig, tief 4-geteilt; Zipfel kreuzweise ausgebreitet, un- deutlich 3-nervig.

Lysimachion.

1- oder 2-jährige Wurzel oder Rhizom, durch Knospbildung ausdauernd; Spröszlinge mit Nebenwurzeln, schliesslich frei werdend.

Unterste Blätter gegenständig, meistens am Grunde verwachsen; manchmal Quirle.

Blumenkrone glocken- oder trichterförmig.

Blüte regelmäszig, aufrecht stehend oder hängend; Kronenblätter immer mit Einbuchtung, umgekehrt herzförmig; Ränder zusammenbiegend.

Kelch grün, krautartig, selten farbig oder häutig, 4-spaltig, Zipfel halb emporgerichtet, 1-nervig.

Kelchröhre fehlt fast.

Staubfäden wagerecht und schräg aufsteigend, unten verbreitert und sich berührend, in 1 Reihe eingepflanzt.

Griffel schliesslich hakenförmig gebogen, unten weich behaart oder kahl.

Narbe immer vierspaltig, Zipfel schliesslich zurückgebogen.

Kelchröhre deutlich, glocken- oder trichterförmig. Staubfäden aufrecht gestellt, unten nicht verbreitert, in 2 Reihen eingepflanzt.

Griffel gerade, kahl.

Narbe vierspaltig oder einfach, keulen- oder knopfförmig.

Was diese Zweiteilung betrifft, so bezeichnet Hausknecht selbst das Merkmal der Kelchröhre als das bedeutendste. Er schreibt: „Das Hauptmerkmal bildet die Beschaffenheit des Kelches, dessen Tubus bei *Chamaenerium* so reduziert ist, dass die Einfügung der Staubblätter einreihig erscheint, während dieselbe bei dem mehr oder weniger verlängerten, glocken- oder trichterförmigen Kelche der Sect. *Lysimachion* deutlich zweireihig ist. Zwischen diesen beiden Extremen kommen jedoch Formen vor, bei denen dieses Verhältnis nicht so deutlich hervortritt, wie z. B. an *Ep. luteum* ersichtlich ist; bei diesem ist im Verhältnis zu den Petalen und Sepalen der Tubus sehr verkürzt, aber immerhin deutlich zu unterscheiden, dementsprechend ist die Einfügung der Staubblätter eine mehr genäherte, aber immerhin eine zweireihige.“

Daraus geht sofort hervor, dass *Ep. luteum* vielleicht die Art ist, welche beide Sektionen verbindet.

Wir haben hier in unserm Stammbaum eine äusserst merkwürdige Art, die zunächst den Punkt bezeichnet, wo die beiden Hauptgruppen *Chamaenerion* und *Lysimachion* auseinandergehen, die aber zugleich als Stammvater der

alten Gattung *Epilobium* wahrscheinlich unmittelbar aus *Jussieua* herzuleiten sein dürfte. Jetzt wird uns also obliegen zu verfolgen, in wiefern die Verbreitung dieser Art und ihre übrigen Merkmale dieser Voraussetzung entsprechen. Die Krone von *Ep. luteum* ist zunächst gelb gefärbt, eine Farbe, die bei den übrigen Arten dieses Genus selten vorkommt, näml. nur noch bei *Ep. flavescens*, das aber eine deutliche Kelchröhre aufzuweisen hat (Hausknecht, S. 230) und deren Gebiet sich auf Südafrika beschränkt. Der gebräuchlichen Beschreibung und der Mitteilung, dasz *Ep. luteum* eine recht weite Verbreitung besitzt, welche sowohl einen groszen Teil Nordamerikas wie das ganze Ostsibirien umfasst, fügt Hausknecht noch Folgendes bei:

„In Betreff des verkürzten Kelchtubus steht diese Art unstrittig der Sect. *Chamaenerion* nahe; da sie jedoch deutlich zwei, wenn auch nur wenig von einander getrennte, Staubblattkreise, sowie in der ganzen Länge gleichmässig fadenförmige, am Grunde nicht verbreiterte Staubblätter zeigt, so ist sie zur Sect. *Lysimachion* zu stellen. Die mehr oder weniger intensiv gelbe Färbung der Petalen, die an Grösse denen von *Ep. angustifolium* gleichkommen, ist allerdings eine sehr auffallende Eigenschaft, welche sie nur noch mit dem südafrikanischen *Ep. flavescens* E. Meijer gemein hat. Eine Einführung in die Gärten wäre sehr wünschenswert.“

Mit letztem Satz meint H. zweifelsohne nicht nur als Gartengewächs, sondern ganz besonders auch in botanische Gärten, um dort diese merkwürdige Art genauer als bisher studieren zu können. Torrey und Gray stellten sogar wegen dieser Art eine dritte Sektion auf, die sie die Sekt. *Chrysonerion* nannten. Jedenfalls steht m. E. fest, dasz man in *Ep. luteum* den Ausgangspunkt für die beiden Hauptgruppen zu suchen hat, in welche das Genus *Epilobium* eingeteilt wird. Diese Art ist aber ganz besonders merkwürdig wegen ihrer deutlichen Verwandtschaft mit dem Genus *Jussieua*, dem Stammvater der *Onagraceae*. Ein bedeutender Grund dafür

ist zunächst ihre gelbe Farbe, welche auch *Jussieua* immer zeigt. Weiter besitzt *Ep. luteum* keine Kelchröhre, ebenso wie *Jussieua*. Auch die Verbreitung weist vielleicht auf einen derartigen Zusammenhang hin. *Jussieua* ist in den Tropen verbreitet, aber ganz besonders im tropischen Amerika; *Oöcarpon* findet man sogar in Cuba, während das mit *Jussieua* eng verwandte Genus *Ludwigia* namentlich Nordamerika bewohnt. Auch *Ep. luteum* ist in Nordamerika noch südlich bis in Oregon verbreitet und man ist deshalb geneigt anzunehmen, dass die Bildungen, welche sich zunächst vom Urgenus *Jussieua* abgliederten, sich nördlich über Amerika verbreitet haben und auf diese Weise, indem sie die Aleuten als Brücke benutzten, nach Asien hingewandert sind. Eine dieser Bildungen war dann *Ep. luteum*, das gerade diese angrenzenden Gebiete Asiens und Amerikas bewohnt, und vielleicht nachher aus Asien die übrigen *Epilobium*gruppen gebildet hat. In diesem Zusammenhang würde sich eben die Richtigkeit der von Willis gemachten Behauptung bestätigen, dass die jetzt lebenden Arten durchaus nicht abzustammen brauchen von ausgestorbenen Typen, ja, dass dies sogar eine Ausnahme sein dürfte, dass aber in weitaus den meisten Fällen die Stammeltern neben und gleichzeitig mit ihren Neubildungen weiter existieren. Diese Stammeltern werden sich aber im Zeitlauf gewaltig verbreitet haben und, es sei denn, dass spezielle Verhältnisse das Aussterben gefördert haben sollten, wahrscheinlich kosmopolitisch geworden sein, was bei *Jussieua* denn auch der Fall ist.

Verfolgen wir nun aber die weitere Einteilung des Genus *Epilobium* und versuchen wir mit Hilfe der Merkmale und Willis' Prinzip (Verbreitung und Artenzahl), uns eine Einsicht in die Stellung zu gewinnen, welche die verschiedenen Untergruppen in unserm Stammbaum einnehmen sollen. Die Sektion *Chamaenerion* enthält nach Engler nur 4 Arten, von denen unser *Cham. angustifolium* Scop. die

bekannteste sein dürfte. Diese Berühmtheit, sogar schon im Altertum (schon von Theophrastus, Dioscorides, Plinius und Galenus wird eine Pflanze erwähnt, welche zweifelsohne mit *Ep. angustifolium* identisch ist), verdankt sie gewisz ihrer auffallenden Farbe, dem hohen Wuchs und ihrem massenhaften Vorkommen, aber auch gewisz ihrer ungeheuern Verbreitung über die ganze Welt. Darüber sagt H. noch: „*Ep. angustifolium* teilt nur noch mit *Ep. palustre* die gleiche Verbreitung, die sich in Asien und Nordamerika südlich ungefähr vom 25—30 Br. grad an bis in die Arktischen Regionen erstreckt; beide überschreiten südlich nirgends den Wendekreis des Krebses.

Während *E. angustifolium* in Mitteleuropa hauptsächlich die Ebenen und Vorberge besetzt und dieselben oft wie mit einem purpurnen Gewand bekleidet, flieht es dieselben in den trocknern Ländern und zieht sich höher in die Gebirge, im Himalaya bis 12—15000' ü. M. zurück. Bei uns tritt es nach Waldschlägen oder Waldbränden nach verschwinden der Moosdecke oft plötzlich auf, in Gesellschaft von *Senecio viscosus* und *S. silvaticus*, nicht selten weite Strecken überziehend; mit Vorliebe scheint es auch die meist feuchten Eisenbahndurchschnitte zu occupiren, dieselben z. B. an vielen Stellen in Thüringen, nebst *Glaucium luteum*, *Collomia* und *Melilotus*arten, völlig bekleidend. Durch die massenhaft ausgestreuten, von jedem Windhauch fortgetriebenen Samen erklärt sich das plötzliche Auftreten desselben, während das lange, weit umher kriechende Rhizom das gesellschaftliche Auftreten begünstigt.“

Nach Willis dürfte die weite Verbreitung von *Ep. angust.* aber keineswegs ausschliesslich diesen fördernden Verbreitungsmitteln zu verdanken sein, sondern hauptsächlich dem hohen Alter der Art, obgleich durch Waldschläge auf Bergeshalden die dort anwesende Pflanzenassoziatiön natürlich zerstört wurde, was die lokale Verbreitung dieser Art fördern musz. Auch *Ep. Dodonaei* (*Cham. palustre Scop.*)

hat ein großes Verbreitungsgebiet (von den Pyrenäen bis zum Kaukasus und nördlich bis Schlesien). Von den beiden andern Arten dieser Sektion, *Ep. conspersum* H. und *Ep. latifolium* L., bewohnt zumal letztere ein sehr großes Gebiet, nämlich ganz Siberien, südlich bis in Thibet und weiter ein großes Gebiet Nordamerikas, besonders die Rocky-Mountains bis Oregon.

Weitaus die Mehrheit der *Epilobium*arten gehört aber der Sektion *Lysimachion* an, welche von Hausknecht wiederum in zwei Teile eingeteilt wird, nämli. Div. I *Schizostigma*, mit vierteiliger Narbe und rundem Stengel, ohne Stolonen und Div. II *Synstigma*, mit ungeteilter Narbe (also keulen- oder knopfartig), Stengel meistens viereckig oder mit ablaufenden Leisten. Div. I enthält etwa 20 Arten, Div. II etwa 140.

Bevor wir diese Gruppen in Einzelheiten betrachten, wird es nützlich sein, uns überhaupt eine Vorstellung über die Verbreitung von *Epilobium* zu bilden, wofür wir Angaben wieder in der Monographie von Hausknecht auffinden. Die Arten von *Epilobium* sind über Europa, Asien (ausser den Halbinseln und Inseln der Tropen), Nord-, Ost- und Südafrika, ganz Amerika, den Australischen Kontinent, Neuseeland und benachbarte Inselgruppen verbreitet. Die grösste Entwicklung liegt zwischen dem 35° und 60° n. Breite. Die nördliche Grenze liegt auf 75° n. Br., die südliche Grenze bis 27° n. B. (Himalaya) und bis 10° (Abessinien). Auch in der südlichen Hemisphäre finden wir ein Verbreitungsgebiet und die Cordilleras scheinen in Amerika diese beiden Gebiete als Brücke zu verbinden. Vielleicht ist auch in Afrika derartige der Fall. Ost- und Südafrika besitzen verwandte Arten, Nordafrika eher Süd-europäische Typen, indem *Ep. hirsutum* diese drei Gebiete mit Europa und Westasien verbindet. In Australien konnten sich durch frühzeitige Isolierung charakteristische Arten entwickeln, besonders die Arten von Neuseeland und

benachbarten Inseln, die sich namentlich im Blütenstand von den übrigen Gruppen unterscheiden.

Im allgemeinen suchen die Arten von *Epilobium* feuchte Gebirgsstellen und klettern dann bis zur Schneegrenze hinauf; in den Tropen findet man sie nur dort, wo sich Gebirgsrücken Nord-Süd erstrecken. Die Gebirgsgegenden in der Verbreitungszone besitzen Arten, welche zahlenmäßig unter sich wenig abweichen, z. B. Alpen und Pyrenäen 17 Arten, Karpathen 16, Kaukasus 15, Sudeten 14, Mitteldeutsche Gebirgsgegend 13; in Ostasiatischen Bergen nur 5; es findet also eine deutliche Abnahme in der Artenzahl in östlicher Richtung hin statt. Dieselbe Eigentümlichkeit hat man auch in Nordamerika beobachten können. Die Verbreitung ist also sehr regelmässig und wird zweifelsohne durch einen Büschel seidenartiger Haare auf den Samen gefördert; diese Härchen können sehr lang werden und wirken dann als Flugapparat. Dadurch, sagt H., ist eine Untersuchung nach der Stelle ihrer Entstehung und der Entwicklung der verschiedenen Arten schwierig. Innerhalb der Grenzen dieser allgemeinen Verbreitung kann man aber eine Anzahl mehr oder weniger deutlich abgegrenzter, kleinerer Gebiete unterscheiden, welche sich durch verhältnismässigen Artenreichtum und merkwürdige Entwicklung einiger Gruppen auszeichnen. H. hebt 12 derartige Untergebiete hervor, näml.:

1. *Arktisches Gebiet*. Entwicklungszentrum wahrscheinlich in Mittelasien. Dazu gehören u. a. *Ep. latifolium*, — *lactiflorum*, — *Hornemanni*, — *angustifolium*, — *palustre*, — *anagallidifolium* und — *Davuricum*. Eine charakteristisch arktische Art ist besonders letztere und vielleicht das im Ural endemische *Ep. uralense*.

2. *Behringsches Gebiet*. Charakteristisch sind: *Ep. luteum*, — *Amurense*, — *Behringianum*, — *pseudoscaposum*, — *sertulatum*, — *Bongardi*, — *glandulosum* (Japan, Neumexico) und eine Anzahl Arten aus Gebiet 1.

3. *Japanisches Gebiet.* *Ep. japonicum*, — *pyrricholophum*, — *oligodontum*, — *cephalostigma*, — *calycinum*. Auch noch *Ep. angustifolium* und — *glandulosum*.

4. *Mittelasiatisches Gebiet.* Hier kommen + 15 Arten vor, unter welchen *Ep. angustifolium*, — *latifolium*, — *hirsutum*, — *montanum*, — *adnatum*, — *palustre*, — *Davuricum*, — *anagallidifolium*. Charakteristische sind: *Ep. Tanguticum*, — *subcoriaceum*, — *decipiens* und — *subalgidum*. *Ep. nervosum* und *Ep. confusum* findet man auch im Kaukasischen Gebiet, *Ep. modestum* im Himalaya und in Thibet.

5. *Himal. — Thibetanisches Gebiet.* 31 Arten, von denen 24 endemisch; von den übrigen 7 besitzen 5 ihre Hauptverbreitung in Europa.

6. *Kaukas. — Anadolisches Gebiet.* 20 Arten. Charakteristisch sind: *Ep. consimile*, — *Anadolicum*, — *prionophyllum*, — *ponticum*, — *frigidum*, — *algidum*, — *gemmascens*, — *Griffithianum*. Letztere kommt in Afghanistan vor. Auch in Europa vorkommende Arten dieses Gebietes sind: *Ep. hirsutum*, — *parviflorum*, — *montanum*, — *lanceolatum*, — *adnatum*, — *Lamyi*, — *roseum* (Syrien), — *palustre*, — *angustifolium*, — *Dodonaei*. Die Verbindung mit Mittelasien bildet *Ep. nervosum*, auch *Ep. confusum*, diejenige mit dem Himalaya *Ep. minutiflorum*. *Ep. Tournefortii* ist eigentlich im West-Mittelmeergebiet zu Hause, aber lokal verbreitet in Syrien.

7. *Mitteleuropäisches und Mittelmeer-Atlantisches Gebiet.* Dazu gehören u. a. *Ep. Dodonaei*, — *montanum*, — *hypericifolium*, — *collinum*, — *lanceolatum*, — *Duriaei*, — *Lamyi*, — *obscurum*, — *roseum*, — *nutans*, — *trigonum*, — *alsinefolium*, — *angustifolium*, — *palustre*, — *anagallidifolium* (die 3 letzteren auch in Asien und Amerika), — *hirsutum* (auch in Südafrika), — *parviflorum* (auch in Asien), — *adnatum* (auch in Südafrika) und schliesslich *Ep. maderense*, endemisch auf Madeira. Im Ganzen 20 Arten, von denen 9 charakteristisch.

8. *Abessinien*. 4 endemische Arten und *Ep. hirsutum*.
 9. *Südafrika und Madagaskar*. 9 charakteristische Arten (von denen zwei auf Madeira) und *Ep. hirsutum*.

10. *Nordamerikanisches Gebiet*. 25 Arten bloß in Nordamerika (3 charakteristische Gruppen, näml. *Stenocalyx*, *Brachycarpae*, *Glaberrimae*). Die 7 arktischen, ausgenommen *Ep. Davuricum*, findet man auch hier. Weiter *Ep. angustifolium* bis Texas, *Ep. luteum* bis Oregon und *Ep. glandulosum* bis Neumexico.

11. *Südamerikanisches Gebiet*. 18 Arten, von denen 16 charakteristisch; zwei bis in Mexico (*Ep. repens* und *-Bonplandianum*). Charakteristisch sind die Gruppen *Denticulatae* und *Platyphyllae*.

12. *Ozeanisches Gebiet*. 36 charakteristische Arten (*Similes*, welche mit andern Gruppen aus der alten Welt verwandt sind; die Gruppen *Microphyllae*, *Sparsiflorae*, *Dermatophyllae* fehlen in Neuholland, kommen aber wohl in Neuseeland vor. *Ep. Tasmanicum* und *-diversifolium* sind auf Tasmanien endemisch).

Auf der nächsten Seite findet man eine Übersicht der Gruppen, in welche die Sekt. *Lysimachion* nach ihren Merkmalen eingeteilt wird.

Man sieht daraus, dasz die Division *Synstigma* wiederum in zwei Teile eingeteilt wird, näml. die *Obovoïdeae* und die *Attenuatae*, von denen erstere Gruppe umgekehrt-eiförmige Samen besitzt mit abgeplattetem Ende und uneben, die zweite Samen, welche sich auf beiden Enden verschmälern. Bei den Gruppen, in welche diese beiden schliesslich wieder eingeteilt werden, habe ich die wichtigsten Arten angegeben, d. h. diejenigen mit dem grössten Verbreitungsgebiet, da wir gerade bei der Aufstellung des Stammbaumes diese Arten nötig haben werden.

Aus *Ep. luteum* sind also beide Sektionen abzuleiten. Die Sektion *Chamaenerion* ergibt wenig Schwierigkeiten; *Cham. angustifolium* ist hier zweifelsohne die älteste und

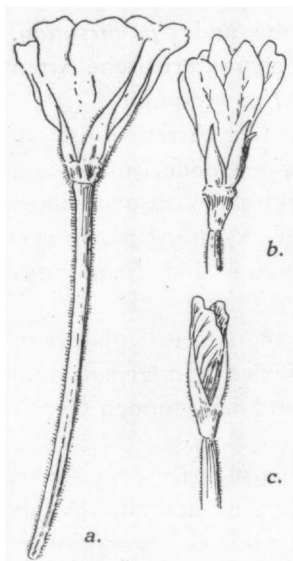


Fig. 6. a. *Ep. hirsutum*.
Kelchröhre sehr kurz.
b. *Ep. montanum*. Kelch-
röhre etwas verlängert.
c. *Ep. parviflorum*. Kelch-
röhre ungefähr wie bei b.

die übrigen 3 Arten sind davon abzuleiten.

Betrachtet man darauf die *Schizostigma*-Gruppe, so fallen hier einige Arten auf, welche an Verbreitung die übrigen weit übertreffen. Besonders *Ep. hirsutum*, das über Europa, Afrika und Asien verbreitet ist, kommt als recht alte Art in Betracht; auch die äusserst kurze Kelchröhre (welche deutlich kürzer ist als bei *Ep. montanum* und *Ep. parviflorum*) spricht für ein hohes Alter. Etwas weniger weit, aber doch noch sehr weit verbreitet, ist *Ep. parviflorum*, während die Gruppe der *Montanae*, besonders *Ep. montanum* (ganz Europa und ein Teil Asiens) und *Ep. collinum*, darauf folgen. Von diesen weit verbreiteten *Montanae* dürften die übrigen Gruppen der Di-

visio *Schizostigma* abzuleiten sein. Die *Capenses* haben sich als afrikanische Gruppe mit sehr geringem Verbreitungsgebiet vermutlich später abgetrennt, die *Brachycarpae* und *Stenocalyx*, in einem Teil Nordamerikas, sind wahrscheinlich gleichfalls rezenten Datums, so auch *Ep. Duriaei* aus einigen Gebirgsgegenden Europas.

Jetzt bleiben uns noch die beiden grossen Gruppen der *Obovoideae* und *Attenuatae*. Auch bei den *Obovoideae* finden wir einige Arten mit auffallend grossem Verbreitungsgebiet; *Ep. adnatum* bewohnt ganz Europa, einen grossen Teil Asiens und Nordafrikas und ist also wohl recht alt. *Ep. Lamyi* und *-obscurum* sind etwas weniger verbreitet, aber doch fast über ganz Europa, und letztere

Epilobium
(Sect. *Lysimachion*.)

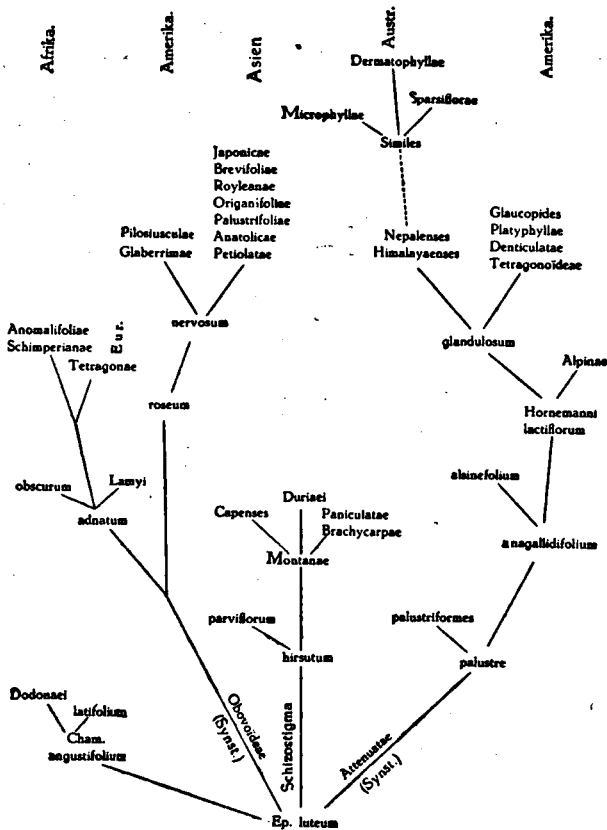
Schizostigma.	Synstigma.	
	Obovoideae.	Attenuatae.
	Stengel mit Leisten.	Stengel mit Leisten.
Eriophorae (2 sp., n.l. hirsut. + parvif.)	Stengel rund.	Stengel rund.
Montanae (3 sp., n.l. mont. + coll. + lanceol.)	Tetragonae (4.) (u. a. adnatum)	Tetragonoideae (9.) Palustriformes (4.) (u. a. palustre Davuricum.)
Gayanae (1 sp., n.l. Duriaei.)	Lamyi obscurum.)	Denticulatae (7.) Platyphyllae (8.) Similes (9.)
Stenocalyx (1 sp., n.l. panicul.)	Chinenses (4.)	(u. a. glandulosum) Glaucopides (1.) Microphyllae (9.)
Brachycarpae (4 sp.)	Petiolatae (4.) (u. a. roseum.)	Sparsiflorae (6.) Dermatophyllae (11.)
Capenses (3 sp.; u. a. maderense).	Anatolicae (2.)	Nepalenses (4.) Alpinae (10.)
Chrysonerion (1 sp., n.l. luteum.)	Palustrifoliae (3.) Organifoliae (7.)	(u. a. anagallidifolium lactiflorum alsinefolium Hornemannii.)

Art kommt auch noch in Nordafrika vor. Es liegt auf der Hand, die übrigen europäischen und afrikanischen Gruppen (*Tetragonae* in Europa, *Schimperiae* und *Anomalifoliae* in Afrika) von diesen 3 Gruppen abzuleiten.

Eine obovöide Art mit groszem Gebiet ist weiter *Ep. roseum* (ganz Europa) und das damit verwandte *Ep. nervosum* (grösster Teil Asiens und Europäisch-Rusland). Es sind vielleicht diese Arten, welche die weitem Asiatischen Gruppen der *Obovoïdeae* erzeugt haben, nämli. die weitem *Petiolatae*, die *Anadolicae*, die *Palustrifoliae*, *Origanifoliae*, *Royleanae*, *Brevifoliae* und *Japonicae*, während aus Asien vielleicht die *Pilosiusculae* und *Glaberrimae* in Amerika eingedrungen sind, was für erstgenannte aber unwahrscheinlich erscheint, da eine der beiden dazu gehörenden Arten (*Ep. brasiliense*) nur in Brasilien und Argentinien zu finden ist.

Bei näherer Betrachtung der Gruppe der *Attenuatae* sind auch hier sofort einige Arten zu verzeichnen, die sich recht weit verbreitet haben und als älteste dieser Gruppe daher in Betracht kommen. Zunächst fällt *Ep. palustre* auf, das ganz Europa, fast ganz Asien und einen groszen Teil Nordamerikas innehat. Von dieser Art als Urform sind wahrscheinlich die übrigen *Palustriformes* (etwa 13 Arten) herzuleiten, wobei *Ep. Davuricum* nahezu das ganze arktische Gebiet bewohnt. Eine fast gleich ausgedehnte Verbreitung als *Ep. palustre* hat weiter die Art *Ep. anagallidifolium*, auch in Europa, Asien und Nordamerika anzutreffen. Diese Art dürfte daher etwas später in demselben Gebiet entstanden sein, und in Europa hat sich daneben oder daraus *Ep. alsinefolium* entwickelt, welches sich später nicht über Asien verbreitet hat. In Amerika hat sich inzwischen *Ep. lactiflorum* entwickelt, ausserdem *Ep. Hornemanni*, welche letztere Art auch in Nordeuropa und Nordasien aufgefunden ist. Auch die übrigen *Alpinae* kommen in diesem nördlichen Teile Asiens und Amerikas vor und sind daher wohl von erstgenannten abzuleiten.

Wir haben hier ohne Zweifel mit einer zusammenhängenden Entwicklungsreihe zu tun, was wir sowohl aus der Verbreitung als aus übereinstimmenden Merkmalen (Gruppe *Alpinae*) schlieszen dürfen.



Vermutlicher Stammbaum vom Genus *Epilobium*.

Von diesen *Alpinae* muss sich im Laufe der Zeiten *Ep. glandulosum* abgegliedert haben, welches in Ostasien und in Nordamerika zu Hause ist und in Amerika die charak-

teristischen Gruppen der *Platyphyllae*, *Tetragonoïdeae* und *Denticulatae* gebildet haben dürfte. In Asien würden sich dann aus *Ep. glandulosum* die Asiatischen Gruppen der *Himalayaenses* und *Nepalenses* gebildet haben. Über die 4 australischen Gruppen der *Dermatophyllae*, *Sparsiflorae*, *Microphyllae* und *Similes*, welche ihre wesentlichste Verbreitung in Neuseeland besitzen, ist zu bemerken, dass wir es hier mit einer eigentümlichen, selbständigen Gruppe zu tun haben, die offenbar keinerlei Anschluss an die übrigen *Ep.*-Gruppen hat, sodass über deren Herkunft wenig Bestimmtes zu sagen ist. Fassen wir nun Obiges in einem Stammbaum zusammen, so kann man sich den Zusammenhang etwa vorstellen, wie er hier darzustellen versucht wurde. Dieser Stammbaum gibt nur einen groben Umriss an und darf natürlich keineswegs Ansprüche auf Genauigkeit erheben; ausserdem wird ein derartiger Stammbaum immer mehr oder weniger hypothetisch sein, sogar in Hauptzügen; mit den Kenntnissen aber, welche man jetzt von diesem bedeutenden Genus besitzt, und durch Anwendung des Prinzips von Willis kann man sich doch ein, sei es vorläufig noch vages, Bild über den vermutlichen gegenseitigen Zusammenhang der Gruppen, in welche man diese Gattung einteilen kann, bilden.

§ 3. Die weiteren Genera der *Onagraceae*; die Anwesenheit steriler Pollenkörner als Grund für gegenseitige Verwandtschaft.

Betrachten wir jetzt die übrigen Gattungen der *Onagraceae*. Diese werden von Engler in folgende Gruppen eingeteilt: *Hauyae*, *Onagreae*, *Gaureae*, *Fuchsiae* und *Lopeziae*. Von diesen Gruppen ist die der *Onagreae* weitaus die grösste, doch sind innerhalb dieser Gruppe wieder zwei deutlich abgegrenzte Untergruppen zu unterscheiden. So werden die Gattungen *Onagra*, *Oenothera*,

Anogra, *Kneiffia*, *Xylopleurum*, *Pachylophis*, *Lavauxia* und *Megapterium* von Spach schon zu der Gruppe der *Oenotherinae* vereinigt, während Watson alle vereinigt zum Genus *Eu-oenothera*. Als Merkmale für diese Gruppe gibt Watson an:

„Stigma-lobes linear, elongated (very short in *Oen. linifolia*), calyx-tube linear, slightly delated at the throat, petals never lilac or purple; filaments nearly equal, anthers linear, attached at the middle“. Von Engler werden die drei Gattungen *Oenothera*, *Anogra* und *Onagra* noch zu den „*Oenotherinae*“ vereinigt, die übrigen fünf zu den *Xylopleurinae*.

Die übrigen Gattungen der *Onagraceae* sind *Boisduvalia*, *Clarkia*, *Eucharidium*, *Godetia*, *Taraxia*, *Salpingia*, *Merrilix*, *Eulobus*, *Chamissonia*, *Chylismia* und *Gayophytum*. Von diesen Gattungen zeigen die ersten vier deutliche gegenseitige Verwandtschaft in Blütenbildung, Blütenfarbe und Verbreitungsgebiet. Watson sagt darüber: „The limits of this genus (*Oenothera* im umfassendsten Sinne) are retained as defined in Torrey and Gray's Flora and by Bentham and Hooker, though *Godetia* and *Boisduvalia* might be removed from it with apparent safety. These sections are more nearly allied to *Clarkia* and *Eucharidion*, and are characterised by a similar attachment of the anthers to the filament by a broad and somewhat cordate base, by the same purple or lilac color of the petals, which in some species become strongly lobed, and (in *Godetia*) by the unusually uniform shape of the seeds, which resemble those of the two genera mentioned. In *Boisduvalia* we have also the calyx-lobes never reflexed and the capsule few-seeded. The supposed affinity, however, of *Godetia* to *Epilobium*, on account of the analogy of the crest upon the seed of the one to the coma in the other, as held by Spach and admitted by Lindley, can scarcely be sustained“. Man hat es in diesen 4 Gattungen also mit einer verein-

zelten Entwicklungslinie zu tun, welche deutlich von den *Eu-oetherinae* getrennt ist und in gewisser insicht den *Epilobieae* entspricht, was Spach veranlaszte, sie mit jenen zu der Gruppe der *Epilobineae* zu vereinigen. Diese Ubereinstimmung ist aber nur sehr gering und beruht namentlich auf einigen untergeordneten Merkmalen, während nur das Genus *Boisduvalia* auch in seinem Habitus eine gewisse Ahnlichkeit mit einem *Epilobium* aufzeigt. Doch ist diese Ubereinstimmung zu unsicher, um davon für unsern Stammbaum gebrauch zu machen, sodasz wir am richtigsten diese 4 Gattungen als einzelnen Seitenzweig mit den übrigen *Onagreae* verbinden, wobei *Boisduvalia* durch emporstrebende Kelchzipfel und Pollen-Tetraden sich noch von den übrigen 3 unterscheidet (Gruppe *Boisduvalia* von Engler). Jetzt bleiben noch etwa 7 Genera der *Onagreae* übrig. Diese sind als *Chamissoniinae* zusammenzufassen, wobei Engler aber die Gattung *Gayophytum* abtrennt, da diese Gattung keine 4-fächerige Kapsel Frucht besitzt, wie die 6 übrigen, sondern eine 2-fächerige.

Die übrigen Gruppen bilden deutlich abgetrennte, auf sich beruhende Einheiten. Es sind: 1. *Hauyae*, die 4 Arten enthaltende Gattung *Hauya*, welche in Mexico und Kalifornien einheimisch ist, 2. *Gaureae* mit 4 in Mexico, Texas und Kalifornien einheimischen Gattungen, näml. *Gaura*, das wichtigste Genus mit 20 Arten, und weiter *Stenosiphon*, *Heterogaura* und *Gongylocarpus*, 3. *Fuchsiae* mit etwa 60 Arten und den drei Gattungen *Fuchsia*, *Encliandra* und *Skinnera*, von denen die letztere in Neuseeland zu Hause ist, aber die übrigen in Amerika, 4. *Lopeziae* mit 4 Gattungen: *Lopezia* (12 Arten in Zentralamerika), *Semeiandra*, *Diplandra* und *Riesenbachia*, letztere drei monotypische Gattungen aus Mexico. Fangen wir mit den *Onagreae* an, so finden wir hier also 4 getrennte Entwicklungslinien, näml.:

I	II	III	IV	
<i>Boisduvalia</i>	{	<i>Onagra</i>	<i>Taraxia</i>	{ <i>Gayophytum</i>
<i>Clarkia</i>		<i>Oenothera</i>	<i>Salpingia</i>	
<i>Eucharidium</i>		<i>Anogra</i>	<i>Meriolix</i>	
<i>Godetia</i>		<i>Kneiffia</i>	<i>Eulobus</i>	
		<i>Xylopleurum</i>	<i>Chamissonia</i>	
		<i>Pachylophis</i>	<i>Chylismia</i>	
		<i>Lavauxia</i>		
	<i>Megapterium</i>			

Die Gruppen II u. III unterscheiden sich nur in der Gestalt der Narbe; diese ist nämlich in Gruppe II vier-spaltig, in Gruppe III knopf- oder scheibenförmig, bisweilen gefurcht. Der Unterschied zwischen diesen beiden Gruppen ist also nicht groß und man darf ruhig annehmen, dass sie recht nah verwandt sind. Wo aber auch *Jussieua* eine knopfförmige Narbe besitzt, wird Gruppe III wahrscheinlich *Jussieua* näherstehen als Gruppe II und man geht am sichersten, indem man sich diese Gruppe II als Seitenzweig von Gruppe III vorstellt, welche sich schon zu Anfang des Tertiärs davon abgetrennt haben dürfte. Genera wie *Chylismia*, *Chamissonia*, *Eulobus*, *Meriolix* und dergleichen sind also, trotz ihrer geringen Artenzahl, wohl als verhältnismäßig alte Genera zu betrachten, die aber während langer Zeit unverändert bestehen blieben, im Gegensatz zu einer Gattung wie *Oenothera*, die jetzt offenbar durch Mutation fortwährend neue Formen erzeugt.

Die Gattung *Gayophytum* besitzt im allgemeinen primitive Merkmale. Die Blüte ist zunächst regelmässig, eine Kelchröhre fehlt fast vollkommen, es gibt zwei Kreise von Staubfäden, von denen die epipetalen meistens steril sind, die Narbe ist knopfförmig, die Blumen stehen einzeln in den Achseln wie bei *Jussieua*, die Blumenfarbe ist rosenrot oder gelb und besonders die Art *G. ramosissimum* besitzt ein großes Ver-

breitungsgebiet, das sich über Chili, Peru und Kalifornien erstreckt. Aus Allem geht wohl hervor, dass *Gayophytum* ein hohes Alter besitzen muss und sich vielleicht schon bildete, bevor die Gruppen II und III auseinandergingen.

Betrachtet man jetzt die Gruppen noch einmal für sich, so fällt auf, dass *Boisduvalia* eine napfförmige Kelchröhre hat, *Clarkia* eine trichterförmige, *Godetia* eine noch etwas längere, während *Eucharidium* eine zylindrische Kelchröhre bekommen hat. Erstgenannte Gattung umfasst 8 Arten, welche über Chili, Peru und Kalifornien verbreitet sind. Daraus und aus ihren Merkmalen geht hervor, dass *Boisduvalia* die erste und älteste Gat-

tung dieser Reihe bildet, indem seine Ähnlichkeit mit *Epilobium* vielleicht ein Fingerzeig dafür ist, dass beide sich einst aus einem gemeinsamen Seitenzweig des Stammbaums entwickelten. Auf *Boisduvalia* folgen ohne Zweifel *Godetia* und *Clarkia*, wovon *Godetia* zwar eine etwas längere Kelchröhre als *Clarkia* besitzt, aber mit etwa 20 Arten längs der Westküste Nord- und Süd-Amerikas verbreitet ist, während *Clarkia* auf das westliche N. Amerika beschränkt blieb. Wahrscheinlich wird also *Godetia* älter sein als *Clarkia*, während das Genus *Eucharidium*, mit nur 3 Arten und beschränkt auf Kalifornien, eine lange Kelchröhre besitzt und deshalb jüngern Datums sein dürfte, sodass man die Reihenfolge hat: *Boisduvalia*-*Godetia*-*Clarkia*-*Eucharidium*.

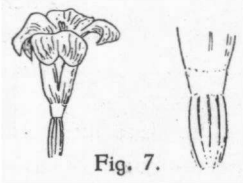


Fig. 7.
Boisduvalia densiflora.
Kelchröhre napfförmig.

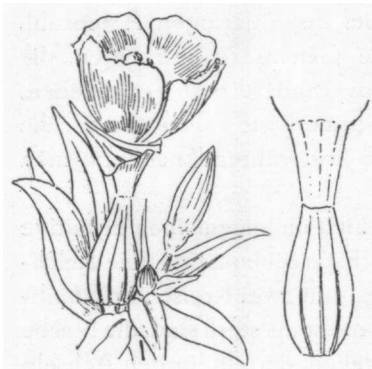


Fig. 8. *Godetia amoena*.
Kelchröhre trichterförmig.

Es gibt noch einen Grund für die Priorität von *Boisduvalia* über den 3 andern Genera und zwar die Tatsache, dass keine sterilen Pollenkörner vorkommen.

Im Zusammenhang hiermit sei auf die bedeutende cytologische Untersuchung von J. M. Geerts, näml.: "Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*" hingewiesen. Ein grosser Teil dieser Arbeit ist der Frage gewidmet, welche Rolle die teilweise Sterilität von Pollenkörnern spielen kann, ob z. B. Zusammenhang zwischen Sterilität des Pollens und Mutabilität besteht und ganz besonders, ob man aus der partiellen Sterilität der Pollenkörner der *Oen. Lamarckiana* zu einer Bastardnatur dieser Art schliessen darf. Da viele Bastarde in der Tat sterile Pollenkörner besitzen, sind einige, Bateson u. a., dazu gekommen anzunehmen, dass diese teilweise Sterilität als ein Beweis dafür zu betrachten ist, dass man es mit einem Bastard zu tun hat. Zunächst wird von Geerts *Oen. Lamarckiana* auf seine Pollen-Sterilität untersucht, wobei er zu der Schlussfolgerung gelangt, dass diese Art etwa 50 % sterile Pollenkörner besitzt. Nachher untersuchte er aber dieselbe Erscheinung bei vielen andern *Onagraceae* und kommt hier zum merkwürdigen Ergebnis, dass ein grosser Teil dieser Familie dieselbe Erscheinung zeigt. Führen wir hier seine wichtigsten Resultate an:

Jussieueae: die drei untersuchten Arten von *Jussieua* zeigten sich als vollkommen fertil.

Epilobieae: *Zauschneria* und alle untersuchten Arten des Genus *Epilobium* zeigten sich als vollkommen fertil.

Onagreae: *Boisduvalia*; beide untersuchten Arten waren ganz fertil.

Clarkia: bei einigen Arten treten sterile Pollenkörner auf, bei *Cl. elegans* bis 25 %, aber ohne sterile Samenknospen.

Godetia: wenig sterile Pollenkörner, keine sterilen Samenknospen.

Eucharidium: dasselbe.

Onagra: die meisten Arten haben 50 % sterile Pollenkörner und 20—50 % sterile Samenknospen.

Eu-Oenothera: 40—60 % sterile Pollenkörner und 20—50 % sterile Samenknospen.

Anogra: etwa 50 % sterile Pollenkörner und wahrscheinlich auch sterile Samenknospen.

Kneiffia: bis 50 % sterile Pollenkörner, wenig sterile Samenknospen.

Xylopleurum: 40 % sterile Pollenkörner, sterile Samenknospen unsicher.

Lavauxia: sehr auseinandergehend, aber bis 55 % ster. Pollenkörner und bis 45 % sterile Samenknospen.

Gaura: einige Arten besitzen sterilen Blütenstaub, andere nicht, nie sterile Samenknospen.

Lopezia: alle 5 untersuchten Arten ganz fertil.

Aus dieser Übersicht geht wohl hervor, dass Sterilität nicht nur bei Bastarden (bei denen sie namentlich untersucht wurde), aber auch bei normalen Gewächsen auftritt (Vgl. Wichura, der sterilen Blütenstaub bei *Salix fragilis* fand; Juel, der fand, dass bei *Carex acuta* aus der Tetrade sich nur ein Korn entwickelt, während die drei andern atrophieren; Rosenberg bei *Hieracium excellens*, u. a.). Geerts schlieszt denn auch mit Recht: „Bateson glaubt wegen der Sterilität, die *Oen. Lamarckiana* als eine Hybride betrachten zu müssen. Offenbar sind aber die Tatsachen mit dieser Ansicht in Widerspruch“ und etwas weiter: „Deshalb sind Bateson's Einwände gegen die Mutationstheorie — die *Oen. Lamarckiana* sei eine Hybride und die Entstehung der Mutanten sei eine Hybridenspaltung — so lange ohne Bedeutung, als es nicht gelingt, die von ihm vermuteten Eltern der *Oen. Lam.* nachzuweisen.“ Ebensowenig kann die Sterilität hier eine Folge von Kultureinflüssen sein. Keine einzige Art dieser Familie ist

eine echte Kulturpflanze, auch *Oen. Lam.* nicht. Raum-mangel in den Fächern des Fruchtknotens oder in den Staubbeuteln kann ebensowenig ein Grund sein und auch die Nahrung scheint von keinerlei Einflusz auf die Sterilität. Nach Geerts ist diese partielle Sterilität der Phanerogamen durch Mutation entstanden: "Selbstverständlich nehmen wir dabei an, dasz diese Mutation bei sehr entfernten Vorfahren der *Oen. Lam.* stattgefunden hat und von diesen auf ihre Nachkommen vererbt wurde, da sie auch bei andern *Onagraceae* auftritt." Es ist recht schade, dasz Geerts diese Sterilität nicht bei den übrigen Genera der *Onagraceae* untersucht hat, aber warum sollte diese teilweise Sterilität, welche man bei so vielen *Onagraceae* antrifft, nicht bei mehrern Genera ungefähr gleichzeitig als parallele Mutation entstanden sein? Daraus geht dann aber sofort hervor, dasz die ursprünglichen Formen diese Sterilität noch nicht aufweisen werden, aber die abgeleiteten wohl. Diese Schlussfolgerung führt zu einer Bestätigung des Stammbaumes, den wir aus der Theorie von Willis und aus den Merkmalen der Gruppen und Gattungen ableiten können. Hier trifft uns zunächst die Tatsache, dasz *Boisduvalia*, welche Gattung die wir als ursprünglichste dieser Reihe betrachten müssen, keine Sterilität zeigt, während dies mit den abgeleiteten Genera *Clarkia*, *Eucharidium* und *Godetia* wohl der Fall ist.

Betrachten wir jetzt Gruppe III, deren Vertreter, wie schon auseinander gesetzt wurde, wahrscheinlich älter sind als die der Gruppe II, welche danach einer genauen Untersuchung unterworfen wird. Hinsichtlich der Kelchröhren sind die 6 Gattungen, welche diese dritte Gruppe bilden, sehr verschieden. Recht kurz ist die Röhre bei *Chamissonia*, *Eulobus* und *Meriolix*, etwas länger, näm. ziemlich tief trichterförmig, bei *Taraxia* und *Chylismia*, stark röhrenförmig verlängert bei *Salpingia*. In Anbetracht dieser Aus-

Tabelle der Onagraceen-Gattungen mit Verbreitung und Artenzahl.

Gattungen.	Verbreitung.	Gattungen.	Verbreitung.
Jussiaea..... (+ Oöcarpon)	a. en n. W. (tr.).....	Godetia.....	Westl. S. und N.-Am.. 20
Ludwigia.....	a. en n. W.....	Clarkia.....	Westl. N.-Am..... 5
Epilobium (Lysim.)	a. en n. W.....	Eucharidium.....	Calif..... 3
Chamaenerium...	a. en n. W.....	Hauya.....	Mex., Calif..... 4
Circaea.....	a. en n. W.....	Zauschneria.....	Calif., Neu-Mex..... 1
Fuchsia.....	W. S.-Am.....	Gayophytum.....	Chili, Peru, Calif..... 6
Encliandra.....	Zentr.-Am.....	Chamissonia.....	" " , V. St. ... 15
Skinnera.....	N.-Seeland.....	Eulobus.....	Calif..... 1
Gaura.....	N.-Am. (Mex. u. a.)... 20	Meriolix.....	N.-Am..... 1
Heterogaura.....	Calif.....	Taraxia.....	Calif, Rocky M..... 6
Stenosiphon.....	Texas.....	Chylismia.....	Calif. und Umgeb. ... 5
Gongylocarpus...	Mexico.....	Salpingia.....	Neu-Mex., Texas..... 4
Lopezia.....	S.-Am.	Xylopleurum.....	Zentr.-Am..... 10
Diplandra.....	Mexico.....	Kneiffia.....	N.-Am..... 6
Semeiandra.....	".....	Lavauxia.....	Chili, Mex., Calif..... 6
Riesenbachia.....	".....	Megapterium.....	Missouri..... 3
		Pachylophis.....	Miss., Calif..... 3
		Oenothera.....	Chili bis Texas..... 20
		Anogra.....	N.-Am..... 6
Boisduvalia.....	Chili, Peru, Calif.	Onagra.....	N.-Am..... 8

bildung der Kelchröhre dürften *Chamissonia*, *Eulobus* und *Meriolix* also die ältesten Gattungen dieser Gruppe sein. Erstere hat 15 Arten, welche über Chili, Peru, Kalifornien und die Vereinigten Staaten verbreitet sind, und besitzt als primitives Merkmal ausschließlich fertile Staubfäden. Dieses Genus ist also zweifelsohne das älteste. Darauf folgt wahrscheinlich *Eulobus*, denn auch hier ist eine Kelchröhre noch kaum ausgebildet. Dasselbe gilt für *Chylismia* (5 Arten in Kalifornien). Bei *Meriolix* ist die Röhre zwar noch kurz, aber deutlich als abgeplatteter, weiter Trichter entwickelt. Dieses Genus besitzt, wie das vorige, nur eine Art mit ziemlich groszen, gelben, achselständigen Blüten (*Eulobus* ist weisz oder rot). Bei *Taraxia* ist die Länge der Kelchröhre nach Watsons Angabe (S. 576) sehr wechselnd. Er nennt 5 Arten, von denen die Kelchröhre resp. 3—6", 1—2½', 1—3', 1—4' und ½—1½' lang ist. Diese Röhre is aber recht dünn und oben trichterförmig ausgeweitet. Vom Genus *Salpingia* kommen nach Engler 4 Arten vor, welche in Neu-Mexico und Texas verbreitet sind. Die Kelchröhre ist hier stark verlängert und endet weit trichterförmig. Drei von diesen vier Arten werden von Watson zum Genus *Meriolix* gerechnet, wohl ein Beweis dafür, wie sehr diese beiden Genera mit einander verwandt sind. Die aussergewöhnlich verlängerte Kelchröhre lässt aber ahnen, dasz man in *Salpingia* wohl eine der letzt entstandenen Bildungen dieser Entwicklungsreihe sehen musz. Man bekommt also folgende Reihe, dem Alter nach geordnet: *Chamissonia* — *Eulobus* — *Chylismia* — *Meriolix* — *Taraxia* — *Salpingia*.

§ 4. Ableitung der Gattung *Oenothera* und der damit verwandten Gattungen.

Als letzte Gruppe der *Onagreae* haben wir abgetrennt Gruppe II, mit folgenden Genera: *Onagra*, *Oenothera*,



Fig. 9.

Xylopleurum
tetrapterum.
Kelchröhre ziemlich
kurz, trichterförmig.

Anogra, *Kneiffia*, *Xylopleurum*, *Pachylophis*, *Lavauxia* und *Megapterium*. Davon lassen sich sofort die drei Gattungen *Anogra*, *Anogra* und *Oenothera* abtrennen, alle drei nah verwandt und mit gewaltig verlängerten Kelchröhren, also als abgeleitete Bildungen zu betrachten, womit auch Geerts' Untersuchung nach der Pollensterilität in Einklang steht. Welche der übrigen fünf Gattungen wird die älteste sein? Untersucht man zur Beantwortung dieser Frage an erster Stelle die Kelchröhren, so stellt es sich heraus, dass *Xylopleurum* weitaus die kürzeste Kelchröhre besitzt. Das Genus enthält etwa 10 Arten, besonders in Zentralamerika verbreitet, von denen *X. tetrapterum* mit den merkwürdigen geflügelten, holzigen Früchtchen und *X. speciosum* die bekanntesten sind. Beide besitzen grosse, achselständige, weisse oder fleischfarbige Blumen. Nach der Länge der Kelchröhre folgt auf *Xylopleurum* die Gattung *Kneiffia*. Dieses Genus, mit 6 Arten in der gemäßigten Zone Nordamerikas verbreitet, besitzt eine recht enge, trichterförmige, fast zylindrische Kelchröhre, ebensolang oder länger als die Kelchzipfel. Die keulenförmige, meist lang gestielte Kapsel Frucht zeigt deutliche Rippen und mehr oder weniger geflügelte Kanten, was Verwandtschaft mit *Xylopleurum* verrät. Die Blumen sind aber immer gelb (ausser vielleicht bei *Kneiffia rosea*, die aber meistens *Xylopleurum roseum* genannt wird), am Tag geöffnet, im Gegensatz zu dem, was für die echten

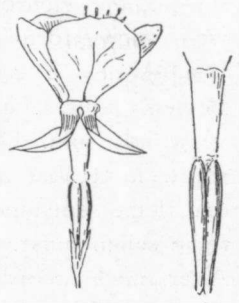


Fig. 10.

Xylopleurum roseum
(*Kneiffia rosea*).
Kelchröhre trichterförmig verlängert,
aber weit kürzer
als bei *Oenothera*-
Arten.

Oenotheren gilt, und sind oft in kurzen Ahrchen vereinigt.

Von den *Kneiffia*arten konnte ich u. a. *Kn. fruticosa* genau studieren und beobachtete dabei deutlich, wie die Kelchröhre länger ist als bei *Xylopleurum*, aber bei weitem noch nicht so lang, als bei den echten *Oenothera*arten. Die Gattungen, welche jetzt noch zur Besprechung übrigbleiben, nämlic. *Onagra*, *Anogra* und *Oenothera*, neben *Pachylophis*, *Lavauxia* und *Megapterium*, besitzen auffallend lange Kelchröhren und werden daher auf irgend eine Weise von *Kneiffia* abgeleitet werden müssen. Man könnte daher voraussetzen, dass *Kneiffia* zwei Entwicklungslinien entsprungen sind nach den beiden erwähnten Gruppen. Eine dieser Linien weist die gelbe Blumenfarbe der *Kneiffia* auf und hält sie in alle ihren Verzweigungen bei, während diese in der andern Gruppe meistens durch eine weisse- oder Fleischfarte ersetzt ist. Interessant ist auch ein Vergleich des *Oenothera*zweigs mit dem *Godetia*zweig; beide gehen parallel, was die Länge der Kelchröhre betrifft. Versucht man nachzuspüren, welche Art des Genus *Kneiffia* als Grundlage zu betrachten ist, so kommt vielleicht dafür *Kn. linifolia* in Betracht, wovon Watson u. a. sagt: "calyx-tube $\frac{1}{2}$ —1" long, slender, shorter than the ovary; stigmas short; capsules sessile, obovate, obtuse, 2—3" long, not winged; seeds smooth. From the Indian-Territory to Louisiana and Texas". Rechnet man *Kn. rosea*, die zweifelsohne noch älter ist (kurze Kelchröhre, weite Verbreitung, nämlic. von Neumexico und Arizona durch Mexico bis in Peru hinein) zu *Xylopleurum*, so sind die übrigen *Kneiffia*arten wahrscheinlich von *Kn. linifolia* abzuleiten.

Bevor ich die beiden aus *Kneiffia* stammenden Entwicklungsreihen weiter verfolge, musz hier ein bedeutender Fund erwähnt werden, welchen Prof. J. Massart in Brasilien machte und der von ihm Herrn Prof. Hugo de Vries in Lunteren übersandt wurde, wo ich in dessen Versuchsgarten

die Pflanze genau zu beobachten imstande war. Nach Angabe Prof. Massarts wächst die hier gemeinte Pflanze in der Nähe des Bahnhofs Alto da Serra in einer Höhe von etwa 790 m. ü. M. zwischen den Schienen, wodurch die Vermutung nahegelegt wird, dasz es sich hier um eine eingeführte Art handelt. Aus der Abbildung geht hervor, dasz die Pflanze, welche leider von Schimmel angefressen war und dadurch einen kränklichen Eindruck machte, in ihre Habitus stark einer *Oenothera* ähnlich sieht, davon aber wesentlich durch die kleine Blume abweicht, welche ich nie geöffnet gesehen habe, und besonders durch die kurze Kelchröhre. Diese Einzelheiten, besonders letztere, lassen ahnen, dasz es sich hier um eine Zwischenform zwischen *Kneiffia* und den andern *Oenotheren* handelt. Leider konnte ich bis jetzt noch nicht erfahren, ob der Name dieser Pflanze schon bekannt ist, denn der Vergleich mit dem in Leiden im Reichs Herbarium anwesenden Material zeigte zwar eine gewisse Ähnlichkeit zwischen der Pflanze Massarts und den beiden Arten *Oen. chilensis* und *Oen. parviflora* (beide in der neuen Welt zu Hause), aber diese Ähnlichkeit war doch zu wenig ausgeprägt, um auf eine völlige Identität mit einer der beiden Arten schlieszen zu lassen. (Fig. 11).

Ist diese Art, was der Fall sein dürfte, noch nicht beschrieben, so ist hier also ein merkwürdiger Übergang von *Kneiffia* zum groszen Genus *Oenothera* mit weitem Verwandten gefunden worden. Stellt man die von Prof. Massart gefundene Art durch „M“ dar, so musz man sich die Entwicklung wie folgt denken:

$$Kneiffia - „M” - \left\{ \begin{array}{l} Lavauxia\text{-Gruppe.} \\ Oenothera\text{-Gruppe.} \end{array} \right.$$

Welches der drei Genera: *Lavauxia*, *Pachylophis* oder *Megapterium* wird das älteste sein? Die Kelchröhren sind bei allen dreien in der Länge gleich ausgewachsen, das kann uns also nicht viel weiter führen. Es zeigt sich aber,

dasz *Lavauxia*, ein Genus mit 6 Arten, über ein groszes Gebiet

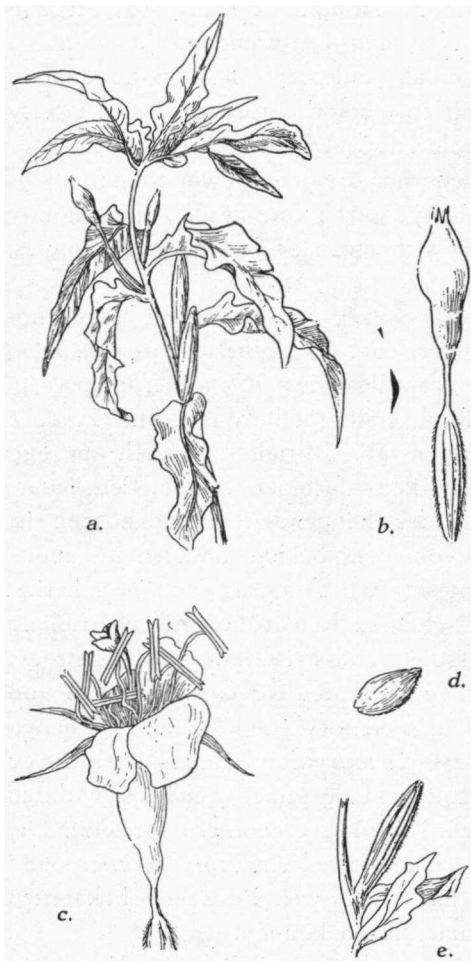


Fig. 11. Die von Prof. Massart in Brasilien aufgefundene Pflanze, veilleicht eine Zwischenbildung zwischen *Kneiffia* und den echten *Oenotheren*. a. Habitus. b. geschlossene Blüte. c. Blüte, nach einer Herbarpflanze. d. Samen. e. Frucht.

(Chili, Mexico und Kalifornien) verbreitet ist, während die beiden andern, *Pachylophis* und *Megapterium*, als stark abgeleitete Typen zu betrachten sind. *Megapterium* umfasst ja nur drei Arten, wovon *Meg. missouriense* die bekannteste ist und welche sich alle drei auf Missouri beschränken. *Pachylophis*, auch mit 3 Arten, ist etwas weiter verbreitet, bis in Kalifornien.

Die übrigen, nah verwandten Genera dieser Entwicklungslinie sind noch *Oenothera*, *Onagra* und *Anogra*. Diese Gruppe wird von Watson (S. 574) in zwei Gruppen eingeteilt, näml.:

A. annual or biannual, caulescent;

flowers erect before opening, yellow, the calyx tips free; capsules sessile, coriaceous, straight or nearly so; seeds in two rows in each cell" (*Onagra* + *Oenothera*).

B. annual or perennial, caulescent; flowers nodding in the bud, white turning rose-color; capsules sessile, mostly linear; seeds in a single row (*Anogra*).

Gruppe *A* wird wiederum dreigeteilt, wie folgt:

a. Flowers in a leafy spike; capsules oblong, slightly attenuate above; seed with more or less margined angles, nearly smooth (*Onagra*).

b. Flowers in a leafy spike; capsules linear, seeds not margined, minutely tuberculate (*Oenothera*, Spach).

c. Flowers axillary; capsules linear (*Oenothera*, Spach).

Trennen wir also an erster Stelle das Genus *Anogra* von den beiden übrigen ab. Mittels der auch am Tag geöffneten weissen oder fleischfarbigen Blüten, der fieder-spaltigen Blätter und der hängenden Blütenknospen ist dieses Genus leicht von den beiden andern zu unterscheiden. Die bekannteste Art, *Anogra pinnatifida*, besitzt eine lange, ziemlich schlanke Kelchröhre, die ebensolang oder etwas kürzer als die Petalen ist. Diese Art erstreckt sich über den östlichen Teil der Rocky Mountains von Dakota bis zum „Indian Territory“ und Neumexico, neben Sonora (Mexico). Diese *Anogra*arten stelle ich mir vor als Seitenzweig der Entwicklungsreihe, welche sich durch die *Eu-Oenotheren* zur Gattung *Oenothera* fortsetzt. Die systematischen Unterschiede zwischen *Eu-Oenothera* und *Onagra* sind so gering, dasz wir die davon bekannten Arten sehr gut zusammenfassen können.

Zu den *Eu-Oenotheren* werden gewöhnlich gerechnet: *Oen. sinuata*, — *odorata*, — *longiflora*, — *mollissima*, — *Drummondii* und eine Anzahl anderer Arten. Als gemeinsame Merkmale dieser *Eu-Oenotheren* kommen in Betracht: einjähriges Wachstum, der kurze Habitus mit vielen Seitenzweigen und die glatten, eiförmigen, mit einem Anhängsel versehenen Samen.

Ausserdem besitzen all diese Eu-Oenotheren grosse Blumen und die grossblumigen Arten von *Onagra* werden also den Anschluss an die Eu-Oenotheren bilden. Ich war in der Gelegenheit, die Arten *Oen. longiflora*, — *mollissima* und — *Drummondii* genau zu studieren. Es zeigte sich mir, dass diese Arten eine Kelchröhre besitzen, die im Verhältnis zu der der *Onagragruppe* als ziemlich kurz bezeichnet werden kann. Bei *Oen. Drummondii* ist sie auch nach Watson $2\frac{1}{2}$ —5 c.m. lang, ziemlich dick und ungefähr ebensolang wie oder länger als die Blütenblätter. Bei der Art *Oen. sinuata* ist die Röhre sogar noch etwas kürzer (2—4 c.m.) und dünner. In Bezug auf *Oen. mollissima* konnte ich keine Angaben über das Verbreitungsgebiet finden, aber *Oen. sinuata* hat ein grosses Gebiet, das sich von New Jersey bis Florida, das „Indian Territory“, Texas und Mexico und sogar bis in Peru erstreckt. *Oen. Drummondii* ist viel beschränkter in ihrer Verbreitung und bewohnt lediglich die Küste von Texas. *Oen. longiflora* besitzt eine gewaltig lange Kelchröhre und ist also eine von den andern Eu-Oenotheren abzuleitende Form. Erwähnt sei noch, dass *Oen. mollissima*, — *longiflora* und — *odorata* von K. Boedijn auf den Charakter des Blütenstaubs untersucht wurden, wobei dieser sich als fast ganz fertil herausstellte.

Was jetzt die Gattung *Onagra* betrifft, so können wir hier eine Arbeit Boedijns benutzen, der gerade für diese Gattung einen Stammbaum ausgearbeitet hat und zu einem Ergebnis gelangt, das beträchtlich von der frühern Meinung abweicht, welche Arten mit mittelgrossen Blüten, wie *Oen. biennis*, als die ältesten Typen von *Onagra* betrachtet

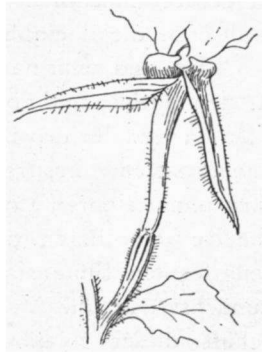
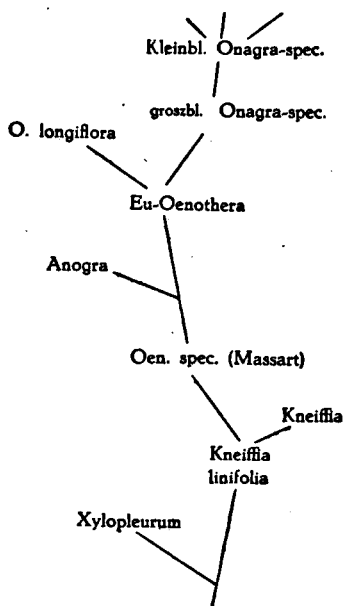


Fig. 12.

Oen. Drummondii. Eine Eu-Oenothera mit ziemlich kurzer Kelchröhre.

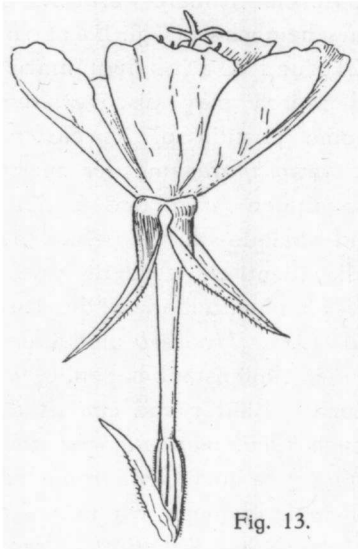
(K. Boedyn: "Die systematische Gruppierung der Arten von *Oenothera*," Zeitschr. f. induct. Abst. u. Vererb. L., 1924, Bd. 32, Heft 4). Logischer ist es ohne Zweifel, die großblumigen *Onagra*arten, welche sich in dieser Beziehung an die Eu-*Oenotheren* anschlieszen, als die primitivsten dieser Gruppe zu betrachten. Als weitere Argumente werden von Boedyn folgende genannt: 1. Die großblütigen *Onagra*arten sind über Südamerika verbreitet und weiter in groszer Anzahl in den südlichen Staaten Nordamerikas, während die kleinblütigen Typen nur in Nordamerika wachsen und zwar namentlich in den mittlern und nördlichen Staaten; 2. die großblütigen *Onagra*arten besitzen, wie ihre unmittelbaren Vorfahren, die Eu-*Oenotheren*, grösztenteils fertilen Blütenstaub, was zunächst auf die Verwandtschaft dieser zwei Gruppen hindeutet, zweitens voraussetzen lässt, dass beide anderer Herkunft sein dürften als die kleinblütigen *Onagra*arten, die viel mehr sterile Pollenkörner zeigen. Unser *Oenothera*-Stammbaum bekommt also folgenden vorläufigen Aspekt. (s. Fig.). In der Hauptsache die einjährige Vegetationsdauer berücksichtigend, betrachtet Boedijn *Oen. grandiflora* als eine der erstgebildeten *Onagra*arten. Von dieser Art gibt es aber zwei Rassen, n.l. die von Davis mit gutem Blütenstaub und die von einem andern Fundorte stammende Rasse von de Vries mit vielen sterilen Pollenkörnern. Das Verbreitungsgebiet dieser Art hat Gates genau verfolgt



und auf eine Karte eingezeichnet zusammen mit dem vieler andern *Oenothera*arten (Siehe R. R. Gates: "The mutation-Factor in Evolution", 1915). Sie ist jetzt nur von einigen Fundorten in Nordamerika bekannt (Dixie Landing und eine oder zwei andere Stellen in Alabama), aber aus alten Angaben geht hervor, dass eine frühere Verbreitung über Carolina und Georgia wahrscheinlich ist (Vgl. Barton, Flora N. Am., Vol. I, 1821) und Gates fügt hinzu: "It is possible, that careful search may discover this species still surviving in some portion of its eastern range." Jedenfalls war *Oen. grandiflora* eine der zuerst in Europa eingeführten großblütigen Arten und in Südamerika (La Plata-Flusz und Salado-Flusz) gefundene Arten sind vermutlich mit ihr identisch. Andere großblütige *Onagra*arten, welche sich unmittelbar an die Eu-Oenotheren anschlieszen, sind *Oen. Hookeri* und *Oen. argillicola*, welche beide nur fertilen Blütenstaub haben. *Oen. argillicola* hat aber sehr schmale Blätter und eine stark gebogene Stengelspitze, wie auch *Oen. muricata*, sodass es auf der Hand liegt, die *Muricata*gruppe über *Oen. argillicola* von den Eu-Oenotheren abzuleiten. Nehmen wir in dieser Gruppe die Reihenfolge wie folgt: *Oen. argillicola*, *Oen. germanica*, *Oen. muricata*, *Oen. cruciata*, dann sehen wir darin eine fortwährende Abnahme in der Blütengröße, ein Prozess, der sich im Laufe der Zeiten bei dieser Reihe gewisz vollzogen haben wird. „*O. cruciata* bildet das Endglied dieser Reihe. Ferner ist für die genannten Arten zu bemerken, dass sie viele sterile Pollen haben und auszerdem einen merklichen Gehalt an inaktiven Körnern" sagt Boedijn weiter. Dieses Ergebnis ist recht auffallend, da man allgemein der Ansicht war, dass *Oen. muricata* aus *Oen. biennis* durch Blütenreduktion entstanden wäre.

Als 3. Reihe, welche aus den Eu-Oenotheren abzu leiten ist, betrachtet B. die der *Oen. Lamarckiana*, wozu er rechnet *Oen. Hookeri*, *Oen. Franciscana*, *Oen. Lamarckiana*

und *Oen. Lam. blandina*. *Oen. Hookeri*, zweijährig, aber leicht als einjährige Art zu züchten, hat nur fertilen Blütenstaub und grosse schwefelgelbe Blüten, sodasz der Anschluss an die Eu-Oenotheren deutlich ist. Die Kelchröhre ist zwar lang, aber doch nicht so gedehnt wie bei



Oen. (Onagra) Hookeri.

Kelchröhre lang zylindrisch, aber deutlich kürzer als bei *Oen. Lamarckiana*.

den von *Oen. Lamarckiana* abzuleitenden Typen. Auch *Oen. Franciscana* besitzt ausschliesslich fertilen Blütenstaub, stimmt aber in ihren äuszern Merkmalen mehr mit *Oen. Lamarckiana* überein, die also als dritte grossblütige Art sich an *Oen. Franciscana* anschlieszt, während B. sich die Mutation *Lam. blandina* (= *Oen. Lam. velutina*) als Uebergangstypus denkt. Abgesehen von einigen anderen Argumenten sagt B. weiter: „Doch der schönste Beweis ist wohl, dasz die Nachkommenschaft von Kreuzungen von *Oen. Lam. blandina* mit anderen Arten fast identisch ist mit denjenigen von Kreuz-

zungen, in denen statt *Oen. Lam. blandina*, *Oen. Franciscana* oder *Oen. Hookeri* benutzt wurden“.

Aus *Oen. Lamarckiana*, mit schon zum Teil sterilen Pollenkörnern, dürften die kleinblütigen *Onagratypen* entstanden sein und zwar zunächst *Oen. biennis*. Der Uebergang wird durch zwei von Van Overeem gefundene neue Mutanten der *Oen. Lamarckiana*, näml. *Mut. de Vriesii* und *Mut. bienniformis*, vermittelt, beide mit charakteristischen *Biennis*-Merkmalen, was betrifft die Durchschnittsgrösze der Blüten.



Fig. 14.
Oen. Lamarckiana.
Kelchröhre sehr lang
zylindrisch.

und die Länge des Griffells. Van Overeem fand, dass *Oen. bienniformis* 14 Chromosomen hat, *Oen. de Vriesii* 15. Die Bestäubung geschieht auch hier, wie bei *Oen. biennis*, autogam. Wir müssen in diesen zwei Mutanten also offenbar Uebergangsformen von *Oen. Lamarckiana* nach *Oen. biennis* erblicken. *Oen. biennis* und *Oen. biennis Chicago* besitzen beide kurzgriffelige, mittelgroße, autogame Blumen und viel sterilen Blütenstaub, was spricht für den Anschluss an *Oen. Lamarckiana* und gegen eine direkte Ableitung von den Eu-Oenotheren.

Eine wichtige Art, *Oen. suaveolens*, steht in der Blütengröße zwischen *Oen. Lamarckiana* und *Oen. biennis*. Ihre Blüten sind autogam und der Pollen ist teilweise steril, was B. Anlass war, *Oen. suaveolens* als einen aus *Oen. Lamarckiana* entstandenen Nebenzweig zu betrachten.

Aus *Oen. biennis* oder *Oen. biennis Chicago* sind jetzt noch die vielen Arten abzuleiten, die von Bartlett untersucht und benannt wurden, u. a. *Oen. stenomeres* und *Oen. pratincola* (Bartlett: "Twelve Elementary species of *Onagra*", Cybele Columbiana, Vol. I, No. 1, 1914), sowie die von Boedijn beschriebenen *Oen. furca* und *Oen. Bauri*. Davon wird *Oen. furca* von B. unmittelbar von *Oen. biennis* abgeleitet wegen der Uebereinstimmung in der Blütengröße und ihrer Autogamie; die Früchte sind aber länger und der Blütenstaub ist teilweise steril. Als zweite von *Oen. biennis* abzuleitende Gruppe nennt B. die Arten *Oen. Bauri*, *Oen. Cockerelli* und *Oen. disjuncta*, welche in der hohen Wachstumsart und durch die kleinen autogamen Blüten, die meistens geschlossen bleiben, übereinstimmen. Auch hier ist

der Prozentsatz sterilen Blütenstaubs groß. Das Ergebnis seiner Untersuchung wird von B. schließlich in der Form eines Stammbaums dargestellt, welcher hier als Unterteil des großen Stammbaums der *Onagraceae* übernommen wird, von dem aber B. selbst bemerkt: „Auch in andern Hinsichten ist dieser Entwurf selbstverständlich nur als ein vorläufiger zu betrachten.“

Als die 4 Hauptpunkte seiner Untersuchung betrachtet B.:

1. Die Beschaffenheit des Blütenstaubs ist ein zuverlässiges Merkmal für die Bestimmung der gegenseitigen Verwandtschaft der Arten.

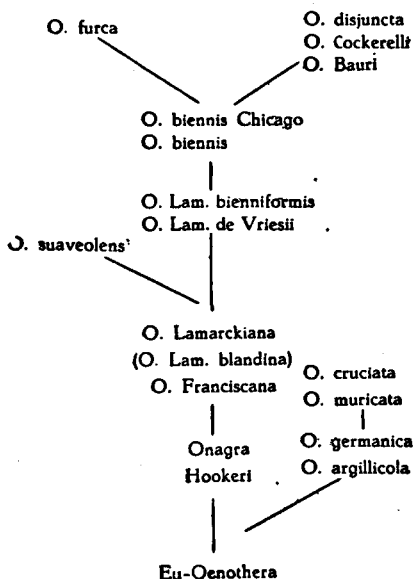
2. Das Genus *Onagra* schließt sich durch großblütige Arten mit vollständig fertilem Blütenstaub an *Eu-Oenothera* an.

3. *Oen. Lamarckiana* ist aus einem *Oen. Lam. blandina*-artigen Typus mit gleichartigen Gameten hervorgegangen.

4. *Oen. biennis* ist mit ihren Verwandten als von den großblütigen *Onagra*-arten abgeleitet zu betrachten.

Ist *Oen. biennis* jünger als *Oen. Lamarckiana*, so hat sie ihre Mutabilität von *Oen. Lamarckiana* geerbt und wird somit die Hypothese, *Oen. Lamarckiana* sei ein Bastard von *Oen. biennis*, hin-fällig.

Schließlich bemerkt B. noch in seiner bedeutenden Arbeit, dass er nicht nur die Fertilität, sondern auch die Quantität des



Blütenstaubs als einen Wegweiser bei der Feststellung der Verwandtschaft der Oenotheren betrachtet.

Er fand, dass alle sich an die Eu-Oenotheren anschließenden Arten von *Onagra* grosse Mengen Blütenstaub erzeugen, nämli. die groszblütigen, nur auf Fremdbestäubung angewiesenen Typen. So besitzt in der *Muricata*-Gruppe *Oen. argillicola* grosse Blüten und viel Blütenstaub, während bei *Oen. germanica* und *Oen. muricata* die Menge des letzteren schon viel geringer ist; bei *Oen. cruciata* fand B. die geringste Blüten staubproduktion. Bei der *Lamarckiana* — Reihe war etwas ähnliches zu beobachten; *Oen. Lamarckiana* hat grosse Blüten und viel Blütenstaub, während *Oen. biennis* sowohl in der Blütengrösze, wie in der Quantität Blütenstaub, weit hinter *Oen. Lamarckiana* zurücksteht. In der Gruppe der *Oen. Cockerelli* hat schliesslich nochmals Reduktion in Blütengrösze und Pollenquantität stattgefunden.

Damit könnten wir die Betrachtung der *Onagreae* abschliessen und bleiben zur Besprechung die *Hauyaeae*, die *Gaureae*, die *Lopeziaeae* und die *Fuchsiaeae* noch übrig. Über die Verwandtschaft des Genus *Hauya*, mit 4 Arten in Mexico und Kalifornien einheimisch, ist wenig mit Sicherheit zu behaupten. Es sind Holzgewächse mit knopfförmigem Griffel und groszen roten oder weissen Blüten, welche in den Achseln der Blätter stehen. Diese Merkmale lassen ein ziemlich hohes Alter ahnen; dem widerspricht aber die verhältnismässig lange Kelchröhre. In Blütenfarbe und -form erinnert diese Gattung am meisten an *Godetia* und ich leite daher *Hauya* als Nebenzweig von *Godetia* ab, obgleich diese Ableitung sehr unsicher ist.

Die *Gauragruppe* besitzt zweiseitig-symmetrische Blüten, rot, weisz oder gelblich und vereinigt zu endständigen oder achselständigen Ähren oder Trauben, die Frucht enthält 1—4 Samen. Zu ihr gehören vier Genera, nämli. *Gaura*, *Heterogaura*, *Stenosiphon* und *Gongylocarpus*. Die bedeutendste Gattung ist *Gaura*, mit nicht weniger als 20

Arten in Mexico und der gemäßigten Zone Nordamerikas einheimisch. Vergleichen wir die Längen der Kelchröhren dieser 4 Genera untereinander, so zeigt es sich, dass *Heterogaura* die kürzeste Kelchröhre besitzt, darauf folgt *Gaura* mit einer zylinderförmigen Kelchröhre, während die beiden andern Gattungen, *Stenosiphon* und *Gongylocarpus*, sehr langgedehnte Röhren besitzen und die der letztgenannten Gattung ausserdem eine eigenartige schraubenförmige Drehung aufweisen. Wo die beiden letzten Genera, ebenso wie *Heterogaura*, monotypisch sind und die einzige Art ein recht beschränktes Verbreitungsgebiet hat (*Gongylocarpus rubricaulis* in Mexico; *Stenosiphon virgatus* in Texas), werden sie als abgeleitete Typen betrachtet werden müssen.

Vergleicht man die Gattungen *Gaura* und *Heterogaura* untereinander, so kommt hier *Gaura* mit ihrer hohen Artenzahl als älteste in Betracht, während man *Heterogaura* mit ihrer ungespaltenen Narbe, trotz der etwas kürzern Kelchröhre, als abgeleitet betrachten wird. Von letzterer Gattung kommt nur eine Art vor: *Heterogaura californica* R., die nur in Kalifornien wächst, ein einjähriges Pflänzchen mit roten Blüten, nach Engler „dem Aussehen nach mit einer *Clarkia* zu verwechseln“. Da ich die Art nicht durch eigene Beobachtung kennen lernen konnte, kann ich die Richtigkeit dieses Ausspruches nicht beurteilen. Es scheint mir aber in jeder Beziehung unrichtig, von einer eventuellen äussern Ähnlichkeit Gebrauch zu machen, um diese Art mit der *Clarkia-Godetiagr*gruppe in Zusammenhang zu bringen.

Nach dem mutmasslichen Alter der 4 Gattungen finden wir also folgende Anordnung: *Gaura* — *Heterogaura* — *Stenosiphon* — *Gongylocarpus*. Letztes Genus zeigt übrigens noch eine weitere, für unsern Zweck wichtige morpholo-



Fig. 15.
Gaura
biennis.
Kelchröhre
kurz
zylindrisch.

gische Merkwürdigkeit, insoweit der 2—3-fächerige Fruchtknoten in die Achsel des Tragblattes eingedrungen ist und nachher mit der Stengelachse und dem Stiel des Tragblattes verwächst, sodass die Frucht scheinbar zweihörnig wird.

Die *Lopezia*gruppe stimmt in zwei Hinsichten ganz mit der vorigen Gruppe überein, näm. in der Blütensymmetrie und der Blütenfarbe. Die Frucht der *Lopezieae* ist kugelförmig, eine loculicide, vierklappige Kapsel Frucht; die Anzahl der Staubfäden ist stark reduziert, näm. nur 1 oder 2. Diese Gruppe ist wie folgt in zwei Sektionen einzuteilen:

1. 4 Blütenblätter, 2 Staubfäden (*Lopezia*, *Semeiandra*, *Diplandra*).
2. Keine Blütenblätter, 1 Staubfaden (*Riesenbachia*).

Letzteres Genus musz offenbar als stark abgeleitet betrachtet werden, wofür auch die lange trichterförmige Kelchröhre spricht; ausserdem zählt dieses Genus nur eine Art, näm. *R. racemosa Presl.*, die in Mexico einheimisch ist, "eine wenig gekannte, drüsig-weichhaarige, krautige Pflanze." Die erstgenannten drei Gattungen zeigen bedeutende Unterschiede, was die Längen der Kelchröhren betrifft. Die kürzeste Röhre besitzt *Lopezia* selbst, einen fast unsichtbaren Napf, der dem kugelförmigen Fruchtknoten aufsitzt. Die Gattung *Lopezia* umfasst nicht weniger als 12 Arten, die in ganz Zentralamerika verbreitet sind, und musz deshalb als das älteste Genus der Gruppe betrachtet werden. *Diplandra* hat eine kurze, trichterförmige Kelchröhre, zwei fertile Staubfäden, aber nur eine Art, näm. *D. lopezioïdes*, die in Mexico zu Hause ist. *Diplandra* ist wahrscheinlich mit *Lopezia* nah verwandt und stellt einen unmittelbaren Nebenzweig aus dieser Gattung dar. Die übrigbleibende Gattung *Semeiandra*, ebenfalls mit einer mexicanischen Art, näm. *Sem. grandiflora Hook. u. Arn.*, besitzt grosze, scharlachrote Blüten in beblätterten Rispen, mit langer Kelchröhre, steht daher zwischen *Diplandra*

und *Riesenbachia*. Man kann sich die Anordnung nach dem Alter also am besten wie folgt denken: *Lopezia* — *Diplandra* — *Semeiandra* — *Riesenbachia*.

Schliesslich besprechen wir noch kurz die letzte Gruppe: die *Fuchsiaeae*, die, wie wir schon sahen, eine besondere, gewisz ursprüngliche Entwicklungsreihe in unserm Stamm- baum darstellt und also am besten unmittelbar von *Jussieua* abzuleiten sein wird, obgleich man für eine solche Ableitung wenig Angaben besitzt. Die Fuchsien unterscheiden sich von allen andern *Onagraceae* dadurch, dasz die Blume meistens hängt und die Frucht zu einer fleischigen Beere auswächst. Die hohe Artenzahl und die weite Verbreitung dieser Arten über Süd- und Zentralamerika spricht für ein hohes Alter, obgleich die Form der Kelchröhre damit vielleicht nicht ganz in Einklang steht. Vergleicht man eine Anzahl Fuchsienarten in dieser Hinsicht untereinander, so zeigt es sich, dasz diese Röhre meistens ziemlich lang ist, deutlich von der Krone abgetrennt ist und wie die Blütenblätter gefärbt, also rot oder lila, manchmal weisz. Ziemlich kurz trichterförmig ist die Kelchröhre bei *F. excorticata*, etwas länger bei *F. microphylla*, *-magellanica* und *-procumbens*, langgedehnt bei *F. ampliata* und zu einem sehr langen, schmalen Trichter ausgewachsen bei der als Zierpflanze wohlbekanntem *F. fulgens*.

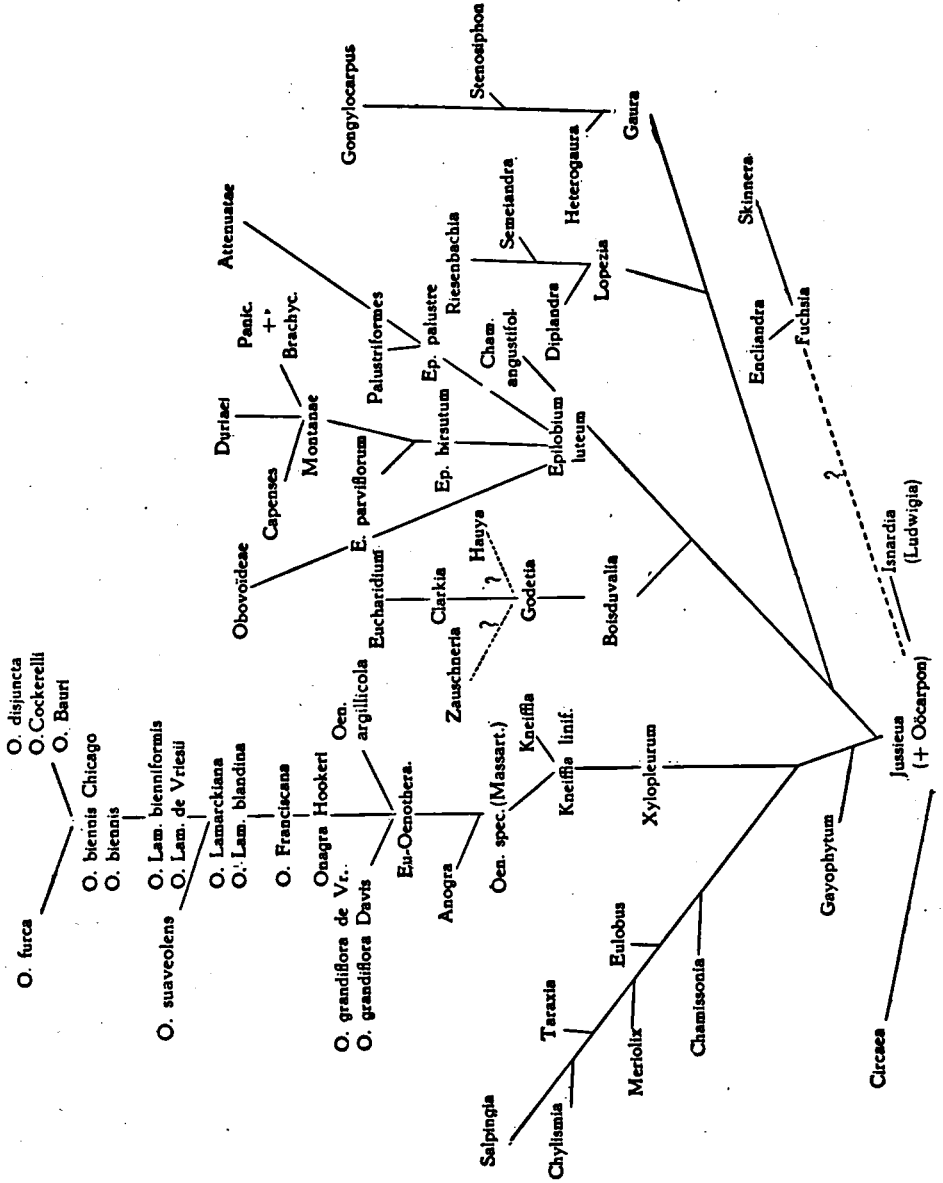
Von Engler wird das Genus *Fuchsia* L. noch in drei Sektionen eingeteilt, näml.:

Sektion I *Encliandra* (Zuccarini); 6 Arten aus Zentralamerika.

„ II *Eu-fuchsia* (Baillon); \pm 50 Arten, namentlich im Westlichen Südamerika.

„ III *Skinnera* (Forster); 3 bis 4 Arten auf Neuseeland.

Da leider eine Monographie dieses Genus fehlt, wie auch von *Oenothera*, und von den echten Arten nur wenig bekannt ist (die Gartenpflanzen sind fast alle Bastarde und können uns also nicht weiterbringen), ist es äusserst schwierig,



sich eine Idee über den Zusammenhang der verschiedenen Unterabteilungen zu bilden. Wir tun darum am besten, vorläufig die große Sektion der *Eu-fuchsia* als die ursprünglichste zu betrachten, wovon dann *Encliandra* und *Skinnera* abgeleitet werden müssen. *Skinnera* nimmt noch eine merkwürdige Stelle ein, da die Arten dieses Genus, wovon *Sk. excorticata* zu einem 6 m. hohen Baum auswächst, während *Sk. procumbens* einen kriechenden Stengel besitzt, ausschließlich in Neuseeland vorkommen. Doch sehen die Blüten von *Skinnera* und *Eu-fuchsia* sich sehr ähnlich und wir müssen also wohl eine enge Verwandtschaft annehmen.

Damit ist der Stammbaum der *Onagraceae*, insoweit das mit den mir zu Gebote stehenden Angaben möglich war, in der Hauptsache entworfen, wobei ich jedoch nachdrücklich betonen musz, dasz, zumal was die einzelnen Entwicklungsreihen betrifft, dieser Stammbaum aus der Natur der Sache einen vorläufigen Charakter tragen musz, da palaeontologische Angaben gänzlich fehlen.

Es will mir aber scheinen, dasz einige Punkte, welche ich ganz besonders hervorgehoben habe, dabei von speziellem Interesse sein können.

Literaturverzeichnis zu Kap. IV.

- Bartlett, H. H., „Twelve Elementary species of *Onagra*”.
Cybele Columbiana, Vol I, No. 1, Washington, 29
 Dec. 1914.
- Boedijn, K., „Die systematische Gruppierung der Arten
 von *Oenothera*”. *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. L.*,
 Bd. 32, H. 4, 1924.
- Engler-Prantl, „Die natürlichen Pflanzenfamilien”,
 Leipzig, 1894.
- Gates, R. R., „The mutation Factor in Evolution”
 Macmillan a. Co., 1915.
- Geerts, J. M., „Beitr. zur Kenntnis der Cytol. und der
 part. Sterilität von *Oen. Lam.*”. *Rec. des Trav. Bot.*
Néerl., vol. 5, 1909.
- Hausknecht, „Monographie der Gattung *Epilobium*”.
 1884.
- Ishikawa, M., „Studies on the Embryosac and Fertiliza-
 tion in *Oenothera*”. *Ann. of Bot.*, 32, 1918.
- Modilewsky, J., „Zur Embryobildung von einigen
Onagraceen”. *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 1909.
- Renner, O., „Befruchtung und Embr. Bildung bei *Oen.*
Lam. und einigen verw. Arten”. *Flora* 107, 1914.
- Rutgers, F. L., „Embryosac and Embryo of *Moringa*
oleifera Lam. The female Gametophyte of Angiosperms”.
 Dissert. 1923 (Brill, Leiden).
- Sereno Watson, „Revision of the extra-tropical North-
 American Species of the Genus *Oenothera*”. *Proc. of*
the Am. Acad. of Arts and Sc., vol. VIII, S. 573, 1873.
- Spach, Ed., „*Monographia Onagrearum*” in *Nouv. Ann.*
Mus. IV, 3. Ser., S. 321—407, 1835.
- Werner, Elisabeth, „Zur Oekologie atypischer Samen-
 anlagen”. *Beih. z. Bot. Centr. bl.*, S. 32, 1914.
-

KAPITEL V.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate und allgemeine Betrachtungen.

§ 1. Die Knotenpunkte.

Die Zusammenfassung der erzielten Resultate kann kurz sein. Ich will hier noch einmal die Tatsache betonen, dass der aufgestellte Stammbaum durchaus keine Ansprüche auf Zuverlässigkeit machen kann oder will; dafür ist die Grundlage, auf welcher er in der Hauptsache beruht, noch zu schwach; ich will hier aber nochmals die bedeutenden Punkte, welche als Knotenpunkte dienen, hervorheben. Zunächst also die Voraussetzung, dass *Jussieua* der Stammvater der *Onagraceae* ist. Diese Voraussetzung stützt sich besonders auf: 1. den Mangel einer Kelchröhre, 2. seine weiteren primitiven Merkmale, 3. die Tatsache, dass das Genus sich als Genus von Wasserpflanzen am besten an die *Hydrocaryaceae* anschlieszt, von denen auch Engler die *Onagraceae* herleitet. Zugleich zeigte es sich, dass *Jussieua* über die ganze tropische Welt verbreitet ist, was nach der Theorie von Willis auch nicht anders erwartet werden konnte. Die Übereinstimmung ist so deutlich, dass man zweifelsohne in *Jussieua* das ursprünglichste Genus zu erblicken hat. Von *Jussieua* leiteten wir *Isnardia* und *Circaea* her; beide sind Kosmopoliten und gehören nach Willis daher zu den ältesten Vertretern der Familie. Der Zusammenhang zwischen *Jussieua* und *Isnardia* liegt klar zu Tage, während die Ableitung von *Circaea* aus *Jussieua* mehr oder weniger unsicher bleibt. Unmittelbar aus *Jussieua* ist weiter die *Epilobium*gruppe abzuleiten, wobei *Ep. luteum*

sich durch seine gelbe Blütenfarbe und den Mangel einer Kelchröhre sofort an *Jussieua* anschlieszt. Wiederum stimmt die Verbreitung über mehrere Weltteile sehr gut zu dem, was man aus den Merkmalen schlieszen kann. Wir müssen diese Art daher als Knotenpunkt zwischen *Jussieua* und den beiden groszen Abteilungen betrachten, in welche Hausknecht *Epilobium* einteilt.

Als Nebenzweige der Verbindung *Jussieua* — *Ep. luteum* finden wir die *Clarkia* — und die *Gauragruppe*, wobei *Boisduvalia* als die vermutlich ursprünglichste Gattung der *Clarkiareihe* sich noch durch Ähnlichkeit mit *Epilobium* unterscheidet. Auch hier steht nämlich mit der rudimentären Kelchröhre das grosze Gebiet und die grosze Artenzahl in Einklang. Als Nebenzweig der *Gauragruppe* ist der *Lopeziazweig* zu betrachten, bei dem die Blüten weisz oder rot sind und deutlich zweiseitig symmetrisch. Ein sehr bedeutender Zweig, der aus *Jussieua* entspringt, ist die Reihe *Xylopleurum* — *Kneiffia* — *Eu-Oenothera* — *Onagra*, wobei *Kn. linifolia* wieder als Knotenpunkt aufzufassen ist, von welchem Punkt aus wieder ein Nebenzweig nach den weitem Arten des Genus *Kneiffia* verfolgt werden kann, während ein anderer sich durch die *Eu-Oenotheren* nach *Onagra* fortsetzt. Als eine Gruppe sehr alter, obgleich zum grössten Teil monotypischer Genera ist der *Meriolixzweig* zu betrachten, während *Gayophytum* durch ein sehr groszes Verbreitungsgebiet und die nahezu fehlende Kelchröhre zeigt, dasz es vermutlich einen Nebenzweig bildet, welcher unweit des Knotenpunktes der beiden vorigen Reihen entspringt.

Ueber die Herkunft der *Fuchsien* ist schliesslich sehr wenig mit Sicherheit zu behaupten; zwar spricht die grosze Artenzahl dafür, dasz dieser Zweig recht alt sein musz und also auf irgend eine Art mit *Jussieua* in Zusammenhang stehen dürfte.

Was aber im Vorhergehenden am meisten auffällt, ist die Tatsache, dasz bei der Familie der *Onagraceae* das

Prinzip von Willis ausgezeichnet zu den Schlussfolgerungen stimmt, die wir aus der gegenseitigen Vergleichung der Merkmale ziehen können. Diese Uebereinstimmung spricht m. E. sehr für die Theorie von Willis und weiter dürfen wir daraus schlieszen, dasz der aufgestellte Stammbaum, mag er auch in allen Einzelheiten nicht der Wirklichkeit entsprechen, doch einen ebenso groszen Wert hat wie der von Small entworfene Compositenstammbaum. Auch hier stimmen die Resultate, welche aus den systematischen Merkmalen abgeleitet werden können, bis in verhältnismässig kleine Einzelheiten mit den Schlussfolgerungen überein, welche man aus der geographischen Verbreitung ableiten kann. Small hatte aber palaeontologische Angaben zu seiner Verfügung, welche bei den *Onagraceae* leider fast völlig fehlen. Bei den *Onagraceae* aber bietet die Länge der Kelchröhre einen genügend sichern Leitfaden, der besonders für die einzelnen Genera und Arten groszen Wert hat. Man musz näml. nicht aus dem Auge verlieren, dasz die Theorie von Willis schliesslich nur ein allgemeines richtunggebendes Prinzip bedeutet, ein um so unsicherer Führer aber wird, je mehr man sich in Einzelheiten vertieft.

Was diese weitem Einzelheiten betrifft, kann ich auf vorige Kapitel hinweisen, in denen diese ausführlich behandelt werden.

§ 2. Ueber die Entstehung der Arten nach der Mutationstheorie und nach der Theorie von Willis.

„Um mit einander in Wettstreit treten zu können, müssen die Arten erst da sein; der Streit entscheidet, welche von ihnen am Leben bleiben und welche vergehen. Die „Arten-Auslese“ hat ohne Zweifel im Laufe der Entwicklung deren zahllose ausgerodet und nur verhältnismässig wenige behalten“ (Mut. Theorie, Bd. I, S. 150).

Die Ansichten von Willis nun geben uns Tatsachen an die Hand, um uns eine Vorstellung des Verhältnisses zwischen diesen beiden Gruppen zu bilden. Diese Ansichten können vielleicht die Art und Weise und die Frequenz der Entstehung neuer Arten in der Natur einigermaßen beleuchten.

Nimmt man als Ausgangspunkt die „Age and Area“-Theorie von Dr. Willis, zumal die Eigentümlichkeiten, welche endemische Arten aufweisen, so wird man im allgemeinen diejenigen Arten als ältere betrachten, welche ein grözteres Gebiet einnehmen, indem Willis nachdrücklich die Tatsache betonte, dass Artverbreitung ein äusserst langsamer Prozess ist, wenn nicht spezielle günstige natürliche oder menschliche Einflüsse eine Rolle spielen. Für allgemeine Zwecke genügte es, kleine Gruppen verwandter Arten zu betrachten, und durch deren statistische Untersuchung fand Willis, dass Artverbreitung im allgemeinen unabhängig von „Anpassungen“ und einzelnen Artmerkmalen und, zwar in Hauptzügen, nur von der Zeit abhängig ist. Die Verbreitung der Arten und auch die Artenzahl pro Gattung („size“) läuft also mit der Zeit parallel. Daher werden eben die endemischen Arten vom ihm als junge Arten angesehen, obgleich ein Teil als Relikten früherer Floren betrachtet werden musz, besonders in der nördlichen Hemisphäre. Diese Anzahl ist aber nur etwa 1 % und die übrigen 99 % sind nach Willis jugendliche Anfänger. Zu diesen 99 % gehören die beiden Gruppen, welche von Hugo de Vries im obigen Eingangszitat unterschieden wurden. Versuchen wir jetzt zu verfolgen, welche von diesen beiden Gruppen den grözsten Teil der endemischen Arten umfasst. Die Seltenheit der endemischen Arten im allgemeinen will noch nicht besagen, dass sie alle auch wirklich jung an Jahren sind, aber nur, dass sie die jüngsten Ausläufer der einzelnen Zweige des Stammbaums bilden. Weitaus der grözste Teil

dieser endemischen Arten sind als Experimente der Natur zu betrachten, welche früher oder später im Kampf ums Dasein ausgerottet zu werden bestimmt sind. Nach der Mutationslehre werden immerwährend neue Formen in der Natur hervorgerufen, aber nur recht wenigen gelingt es, sich einen bleibenden Platz in der Flora zu erobern, oder sich, mit Willis gesprochen, neben und gleichzeitig mit ihren Vorfahren zu verbreiten.

Auf S. 212 von "Age and Area" sagt Willis, dasz die Gesamtzahl aller lebenden Arten von Angiospermen auf etwa 160.000 geschätzt werden kann. Er bringt dies in Zusammenhang mit der wahrscheinlichen Dauer der Tertiärepoche, für welche er, nach der Schätzung Lord Rayleighs, 30.000.000 Jahre annimmt. Willis setzt weiter voraus, dasz einmal innerhalb 50 Jahren eine lebensfähige Art entsteht und findet daher $160.000 \times 50 = 8.000.000$ Jahre für die Entwicklungsdauer der Angiospermen. Übernehmen wir diese Zahlen von Willis und wenden wir sie auf Brasilien an, so müssen wir hier also etwa 500 Jahre zwischen der Entstehung zweier Arten annehmen, da wir die Oberfläche Brasiliens auf etwa $\frac{1}{10}$ der ganzen Erde schätzen können und die Aussicht auf eine Artbildende Mutation also gleichfalls $\frac{1}{10}$ deren ist der ganzen Erde. Nun wird die Zahl endemischer Arten in Brasilien auf 12000 geschätzt (wahrscheinlich ist diese Zahl noch viel zu gering, da die endemische Flora Brasiliens nur noch sehr unvollständig bekannt ist) und diese würden daher $500 \times 12000 = 6.000.000$ Jahre für ihre Entstehung fordern. Das besagt, dasz die ältesten dieser endemischen Arten, welche im allgemeinen doch als junge Arten betrachtet werden müssen, schon 6.000.000 Jahre alt sind. Die ältesten sind natürlich diejenigen, welche sich schon über dieses Land ganz oder fast ganz verbreitet haben. Dasz dergleiche Arten mit einem Alter mehrerer Millionen von Jahren sich trotzdem nicht ausserhalb der brasilianischen Grenzen ver-

breitet haben, zeigt, wie ungeheuer langsam diese Verbreitung in der Natur vor sich geht. Daz dies in Brasilien so sein muszte, dürfte wohl von der Tatsache beeinflusst worden sein, daz hier fast überall das Land gröztenteils mit dichtem Urwald bedeckt ist, der geschlossene Pflanzenformationen bildet, wodurch die Aussicht auf Verbreitung einer neuen Art sich bedeutend verringert. Weitaus der grözste Teil dieser endemischen Bildungen wird denn auch ein recht kleines Gebiet bewohnen, wie zum Überfluss eine Betrachtung der hohlen Kurve zur Genüge zeigt.

Die Schlussfolgerung ist also diese, daz bei den endemischen Arten im allgemeinen (neben den hier jetzt ausgelassenen Relikten) zwei Haupttypen der sog. „jungen“ Arten zu unterscheiden sind:

1. erfolgreiche Mutationen.
2. erfolglose „

Erstere Gruppe enthält die jungen Arten, welche nach Willis genau so geeignet zur Verbreitung als ihre Vorfahren sind und die dabei die von ihm gefundenen Gesetze einhalten werden.

Die zweite Gruppe enthält die Arten, denen die Gelegenheit zur Verbreitung fehlt, sei es, daz die äuzern Verhältnisse ihnen nicht günstig sind (z. B. *Coleus elongatus*), sei es, daz irgend welche nachteilige Eigenschaft ihre Lebensfähigkeit wesentlich hemmt. Was die letzte Gruppe betrifft, so besteht die Möglichkeit, daz ihre Arten entweder verhältnismäszig bald aussterben werden, oder die lokalen Verhältnisse ihnen eine mehr oder weniger lange Lebensdauer gestatten werden, ohne nennenswerte Verbreitungsmöglichkeit.

Für solche lokale Arten ist die Aussicht auf Aussterben natürlich groß. Berücksichtigt man die zweifellos verschwundenen Arten, so wird die für ihre Entstehung nötige Epoche wiederum bedeutend grözzer, sodaz die ersten endemischen Arten noch viel älter als die berechneten 6 Millionen Jahre sein könnten. Dieses Verschwinden lokaler Arten,

wovon weitaus die meisten noch recht jung sein dürften, ist überdies keine Hypothese, sondern wird oft beobachtet. So fand Ridley (vgl. Age and Area, S. 151) zwei Exemplare von *Didymocarpus perdita* in einem Flusse im Zentrum von Singapore; diese Art ist später nie zurückgefunden worden. Thwaites fand im Walde von Hakgala auf Ceylon ein paar Orobanche-artige Pflanzen, *Christinsonia albida*, von Hooker als richtige Linné'sche Art betrachtet. Später ist diese Art weder hier, noch sonstwo auf der Welt je zurückgefunden. Viele derartige Fälle sind aus der Literatur bekannt, aber höchstwahrscheinlich ist eine noch viel grözere Anzahl Arten einmal erschienen und wieder verschwunden, ohne Beachtung gefunden zu haben. Analoge Fälle ereignen sich in unsern eigenen Gegenden bei Varietäten. Die glatte Form der *Lychnis vespertina* stand während einiger Jahre in einer Sandgrube bei Hilversum, ist aber seitdem verschwunden. Überall versucht die Natur, Neubildungen Geltung zu verschaffen, aber nur selten zeigen diese sich ihrer Umgebung gewachsen und sich zu verbreiten fähig. Von dergleichen Arten können viele lange weiter bestehen, also vielleicht recht alt sein, aber nie eine Gelegenheit gehabt haben, sich von ihrem ursprünglichen Standplatz zu entfernen. Vielleicht ist *Coleus elongatus* vom Berge Ritigala auf Ceylon davon ein Beispiel. „Erfolgreiche“ Mutationen werden dagegen äusserst selten sein. Wir besitzen aber kein einziges Mittel, diese beiden Typen sofort nach ihrer Entstehung zu unterscheiden — nur der Daseinskampf entscheidet darüber.

So könnte man das Resultat dieser Betrachtungen in den Worten zusammenfassen: „Viele sind berufen, aber wenige sind auserwählt.“

§ 3. Die biochronische Gleichung von de Vries.

Betrachten wir jetzt das Problem der vermutlichen Schnelligkeit der Mutationen, die „Mutationsgeschwindig-

keit", worüber schon Hugo de Vries in seiner "Mutationstheorie" (Teil II, S. 706, § 14) etwas gesagt hat.

In diesem letzten Teil des Werkes wird zunächst die Frage betrachtet, wie lange die Lebensdauer auf Erden gewesen sein dürfte. Die unterschiedenen Forscher kamen hier zu verhältnismäßig übereinstimmenden Resultaten, näml. etwa 24 Millionen Jahre, welche Epoche sich durch die spätern Untersuchungen Lord Rayleighs als zu kurz bemessen herausstellte. Auf Grund der von Lord Rayleigh verrichteten Heliumforschung musz man jetzt annehmen, dasz seit dem Ursprung der Angiospermen eine Epoche von etwa hundert Millionen Jahren verflossen ist, während er den Zeitverlauf seit dem Anfang des Eozens bis heute auf 30 Millionen Jahre geschätzt hat. Vielleicht ergab diese Berechnung doch noch eine zu geringe Anzahl Jahre, denn laut der Helium-Berechnung hat das Carbon etwa 146 Millionen Jahre gedauert, während Arthur Holmes (The age of the Earth, 1913) laut der Bleiberechnung eine Epoche von 340 Millionen Jahre findet.

Als zweite Frage folgt darauf: "Wie rasch sind die einzelnen Mutationsperioden mutmaszlich aufeinander gefolgt?" Dasz diese recht weit auseinanderliegen müssen, geht z. B. aus dem sich Gleichbleiben vieler Arten während grözzerer Zeiträume hervor. Zahlreiche Arten sind zweifelsohne älter als die Pyramiden und also während 4000 Jahre unverändert geblieben. Auszerdem ist die Anzahl mutierender Pflanzen im Vergleich zu der Anzahl nicht-mutierender äuzerst gering, indem auch die Zahl artenreicher Gattungen viel geringer ist als derjenigen mit wenig Arten. Der Verfasser kommt denn auch zur Schlussfolgerung, dasz zwischen zwei aufeinanderfolgenden Mutationen einer Art durchschnittsweise einige Tausende von Jahren verlaufen müssen, obgleich die Geschwindigkeit des Evolutionsprozesses durchaus nicht immer dieselbe gewesen ist. Natürlich wird diese Zeitepoche zwischen zwei Mutationen länger, je

nachdem man das Alter der Erdenexistenz länger annimmt.

Auch bemerkt Prof. de Vries, dass der Entwicklungsprozess früher vielleicht schneller vor sich ging als heute, während zugleich Epochen grosser Mutabilität mit Epochen verhältnismässiger Inaktivität sich abgewechselt haben müssen; dadurch werden einige Gruppen ihre hohe Differenzierung erhalten haben in derselben Zeit, wo andere ziemlich unverändert blieben. Einige sind der Meinung, dass in solchen Mutationsperioden die Sprünge grösser wären, andere, dass die Sprünge sich schneller folgten.

Die dritte Frage betrifft schliesslich die Anzahl elementarer Eigenschaften, welche eine höhere Pflanze oder ein höher organisiertes Tier besitzt; diese Anzahl würde nach der Lehre der Zuchtwahl nahezu unendlich sein müssen, aber schon in der "Intracellularen Pangenesis" wurde auseinandergesetzt, dass diese Anzahl nicht so bedeutend sein kann. "Überall macht die Natur den Eindruck, dass sie den ganzen erstaunlichen Reichtum ihrer Formen aus einer verhältnismässig geringen Anzahl von elementaren Einheiten aufgebaut hat. Denn fast jede einzelne Eigenschaft findet man bei zahlreichen Arten, und ihre wechselnde Gruppierung und Verbindung mit den seltenern Faktoren bedingt offenbar die ausserordentliche Mannigfaltigkeit der Organismenwelt."

Schliesslich faszt der Verfasser seine Betrachtungen in diesen vier Regeln zusammen:

1. Die Anzahl der elementaren Eigenschaften einer höhern Pflanze, d. h. also der Mutationen, welche ihre Vorfahren vom Anfang an durchlaufen haben, ist am wahrscheinlichsten auf einige wenige Tausende zu stellen.

2. Die mittlern Zeitintervalle zwischen zwei aufeinanderfolgenden Mutationen sind gleichfalls auf einige wenige Jahrtausende zu schätzen.

3. Daraus ergibt sich, dass für die ganze Entwicklung des Pflanzen- und wohl auch des Tierreiches eine Zeitdauer

von einigen Millionen Jahren wohl ausreicht, oder mit andern Worten:

4. Die Mutationslehre bedarf einer längern Dauer des Lebens als der von Lord Kelvin auf 24.000.000 Jahre geschätzten nicht."

Wir sehen somit, „dass das Produkt aus der Anzahl der elementaren Eigenschaften eines Organismus (d. h. die Anzahl durchlaufener Mutationen) und dem mittlern Zeitintervall zwischen zwei auf einander folgenden Mutationen bei seinen Vorfahren der biologischen Zeit gleich ist." Diese Regel, als Formel $M \times L = B. Z.$, nennt der Verfasser die biochronische.

Derselbe Gegenstand ist neulich von Yule auf mathematischer Grundlage behandelt worden. Seine Abhandlung trägt den Titel: "A mathematical Theory of Evolution, based on the conclusions of Dr. J. C. Willis", und es will mir scheinen, dass einige Punkte aus diesem Werke für unsere Betrachtungen von Bedeutung sein könnten.

Zunächst verfolgt er, welche die Durchschnittszunahme in der Artenzahl ist, wenn man mit einer Art anfängt. Setzt man voraus, dass die zwischen zwei aufeinanderfolgenden Mutationen verflossenen Zeiträume immer gleich sind, so wird die Anzahl der Arten durchschnittlich nach einer geometrischen Reihe zunehmen, also in einer Zeit t_0 ist diese Zahl 1, bei t_1 2, bei t_2 4, bei t_3 8, u. s. w. Nimmt man seinen Ausgangspunkt von einem Aggregat von Gattungen und Arten, die sich aus einem oder mehrern Genera entwickelten, so stimmt dieses Gesetz aber nicht vollständig, obgleich hier nach Yule der Unterschied nur in den jüngsten Evolutionsstadien zu Tage tritt.

Nennt man die Durchschnittszeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Mutationen die „Verdoppelungsepoche", so ist es klar, dass diese für die verschiedenen Genera aus einer sehr ungleichen Zahl Jahre bestehen kann. Nimmt man mit Willis an, dass das Aussterben von

Arten zu den Ausnahmen gehört, sodass man diesen Faktor vernachlässigen kann, und betrachtet man recht alte Gattungen, also solche, die am ersten dem ursprünglichen Stamme ihrer Familie entsprungen sind (von Yule „primordial“ Genera genannt), so wird die Länge dieser Verdoppelungsperiode also gröztenteils von der von dieser Gattung erzeugten Artenzahl bedingt.

Die Länge der „Verdoppelungsperioden“ steht natürlich in umgekehrtem Verhältnis zu der Mutationsgeschwindigkeit, was auch sofort aus obiger biochronischer Formel hervorgeht.

Ein weiterer bedeutsamer Punkt scheint mir, dass nach Yule die groszen Genera, z. B. von 10 und mehr Arten, ein durchschnittliches Alter erreichen, das fast wie der Logarithmus der Artenzahl verändert; wenn also die Artenzahl in einer Gattung zunimmt von s bis s^a , so müssen wir das Durchschnittsalter mit a multiplizieren. Das Durchschnittsalter eines Genus mit 100 Arten ist also nicht zehnmal, aber nur zweimal das Durchschnittsalter eines Genus mit 10 Arten (Yule, S. 28). Yule kommt denn auch zu demselben Ergebnis als Willis: „The larger a genus, the greater is its probable age, and the greater therefore is the probability that it may be a primordial genus“, wobei die Aussicht, dass ein Genus „primordial“ sein wird, schnell mit der Artenzahl, welche es enthält, zunehmen wird. Für monotypische Genera ist diese Aussicht 0,0039, für Genera mit 10 Arten 0,0842, für Genera mit 60 Arten 0,5045, für Genera mit 100 Arten 0,6549.

Kennen wir nun ungefähr das Alter der Angiospermen und die Gesamtzahl der jetzt bestehenden Arten, so ist daraus eine Schätzung der Zeit, welche zwischen der Bildung zweier Arten auf Erden verlaufen musz, abzuleiten. Die Artenzahl gibt Willis mit 160,000 an, während man jetzt das Alter der Angiospermen auf etwa hundert

Millionen Jahre schätzen kann. Die Zeit, welche zwischen der Bildung zweier neuer Arten auf Erden verlaufen würde, müsste daher $100.000.000 : 160.000 = 625$ Jahre sein. Wir haben aber gesehen, dass nur wenige der von der Natur erzeugten Bildungen fortbestehen und sich verbreiten; weitaus die meisten waren „unsuccessful species“. Rechnet man die Anzahl „erfolgreicher“ Arten mit Bezug auf die der „erfolglosen“ 1 auf 10, so dürfte obige Zeitintervalle wieder durch 10 dividiert werden müssen, sodass man dafür etwa 60 Jahre finden würde. Auch Yule berechnet, dass durchschnittlich einmal in 50 bis 60 Jahren eine neue Art erzeugt werden wird unter allen Angiospermen und über die ganze Erdoberfläche, vorausgesetzt dass die Ahnen der jetzt lebenden Arten, das waren also alle „erfolgreichen“, nicht ausgestorben sind, aber neben ihren Nachkommen noch weiterexistieren. Die Palaeontologie hat aber zahlreiche Arten aufgezeigt, die früher auf Erden lebten, jetzt aber ausgestorben sind. Das Aussterben der Arten ist also eine bewiesene Tatsache und vielleicht nur eine weniger allgemeine Erscheinung, als man sich bis heute dachte.

Natürlich wird durch das Aussterben die Schätzung der Länge obiger Zeitintervalle wiederum kleiner werden müssen; wenn von Zeit zu Zeit ja Arten verschwinden, wird die Mutationsgeschwindigkeit umso größer werden müssen, um das gleiche Schlussergebnis von 160.000 Arten zu erzielen.

Verfolgen wir jetzt noch, wie lange die Dauer der Verdoppelungsperiode einer Art durchschnittsweise sein wird. Nimmt man an, dass die höheren Pflanzen beim Anfang ihrer Entwicklung aus einer Anzahl (α) monotypischer Genera zusammengesetzt waren, so wird man nach einer Verdoppelungsperiode 2α Arten finden, nach 2 Verdoppelungsperioden $(2 \alpha)^2 = 4 \alpha^2$ Arten, nach 3 Perioden $(2 \alpha)^3 = 8 \alpha^3$ Arten, u. s. w.; also nach x Verdoppelungsperioden

$2^x \approx$ Arten. Fängt man mit einem Genus an und rechnet man $2^x = 160.000$, so findet man für x etwa 17, welche Zahl also die Durchschnittszahl der Verdoppelungsperioden einer Art darstellt. Die Dauer einer Verdoppelungsperiode wird im allgemeinen daher $100.000.000 : 17 =$ etwa 6.000.000 Jahre sein.

Denselben Wert ergibt etwa die biochronische Gleichung. Setzt man die Durchschnittszahl diagnostischer Merkmale einer Art auf 10 an, so findet man $10^x = 100.000.000$, also für x 10.000.000. Setzt man diese Zahl auf 14 an, was der Wahrheit eher entsprechen könnte, so bekommt x den Wert 7.000.000.

Diese beiden erzielten Resultate sind aber nur recht grobe Annäherungen und u. a. nach Yule noch abhängig von der Art und Weise, in der Arten aussterben. Nimmt man die Zahl ausgestorbener Arten konstant, aber die Weise des Verschwindens verschieden, z. B. 1. kontinuierlich während des ganzen Zeitverlaufs, 2 durch eine Reihe von "highly destructive cataclysms" verursacht, so wird unsere Schätzung der Durchschnittslänge einer Verdoppelungsperiode und auch die der Anzahl Jahre, welche zwischen zwei auf einander folgenden Artmutationen über die ganze Erde verlaufen muss, recht unregelmäßig ausfallen. Berücksichtigt man diesen Einfluss (Miss Reid gibt ein Verzeichnis des approximativen Prozentsatzes der Arten, der im Pliozen in den Schichten verschiedenen Alters ausgestorben ist), so verringert sich die Länge einer Verdoppelungsperiode bis auf 1,7 bis 3,2 Millionen Jahre und man findet als voraussichtliche Werte für die Entstehung einer Artmutation über die ganze Welt etwa 1 innerhalb 15 und 1 innerhalb 29 Jahren. Natürlich sind diese Schätzungen nur approximativ und für jede Art wieder anders, da die Angiospermen eine recht heterogene Gruppe bilden.

Als letzte Schlussfolgerung sagt Yule schliesslich: "If the age of the flowering plants is 100 million years or

there about, the doubling period for species is probable of the order of some 2 or 3 million years: it is, say almost certainly over 1 million and less than 6 millions. The present rate of production of (viable) specific mutations, amongst all flowering plants on the whole surface of the globe, is almost certainly less than 1 in 10 years and more than one in 60 years; it probable lies between 1 in 15 and 1 in 30 years."

Jedenfalls musz also eine Artmutation eine äusserst seltene Begebenheit sein und kein Argument kann auf die Tatsache gegründet werden, dasz wir eine derartige Erscheinung niemals in der Natur haben beobachten können. (Vgl. Bateson in Nature vom 13. I '23: "Though undeniable as possibilities, we have to consider what warrant for such guesses (as *Coleus elongatus* being the immediant parent of *C. barbatus* a. s. f.) can be drawn from the observed facts of variation. The answer is quite clear that up to the present scarcely anything comparable has been observed").

§ 4. Die mutmaszliche Mutationsgeschwindigkeit in der Familie der Onagraceae.

Wenden wir jetzt einige dieser Ergebnisse auf die Familie der *Onagraceae* an und versuchen wir, der Geschwindigkeit der Mutationen der kosmopolitischen Genera dieser Familie nachzuspüren. Dabei beachten wir nur die sog. "viable" oder erfolgreichen Mutationen und lassen die erfolglosen ausser Betracht. Setzen wir mit Lord Rayleigh die seit der Kreideepoche verlaufene Zeit auf 30 Millionen Jahre an. Setzen wir weiter voraus, dasz die Mutationsgeschwindigkeit während dieser Zeit durchschnittlich sich etwa gleich geblieben ist und dasz die kosmopolitischen Genera aus dem Anfang der Tertiär- oder Ende der Sekundärepoche stammen, also etwa 30.000.000 Jahre

alt sind, so wird für diese kosmopolitischen Gattungen die Artenzahl ein Maßstab für die Mutationsgeschwindigkeit sein.

Natürlich wird, wie wir schon gesehen haben, die Länge der Verdoppelungsperiode im umgekehrten Verhältnis zur Mutationsgeschwindigkeit (Anzahl Verdoppelungsperioden) stehen, also $P \times M. G. = 30.000.000$.

Die kosmopolitischen Genera der *Onagraceae* sind folgende: *Epilobium*, *Jussieua*, *Isnardia*, *Circaea*, [*Oenothera*], [*Trapa*]. Von den beiden letzten ist *Oenothera* jetzt scheinbar kosmopolit geworden nach Einführung aus Amerika und *Trapa* wahrscheinlich früher kosmopolit gewesen. Trennt man *Epilobium* in *Lysimachion* und *Chamaenerion*, so besitzt erstere Gattung 160 Arten, letztere 4. Ausgestorbene Arten sind bei den genannten Gattungen nicht gefunden worden, sodasz wir diesen Faktor nicht zu berücksichtigen haben. Man findet dann für *Lysimachion* die Anzahl Perioden wie folgt: Setzen wir eine Periodenzahl x an, so ist die Artenzahl $2^x = 160$, sodasz x etwa $7\frac{1}{2}$ ist und die Dauer der Periode durch Dividierung gefunden wird; also in diesem Fall $30.000.000 : 7,5 = 4$ Millionen. Für *Lysimachion* ist daher die vermutliche Durchschnittszeit, welche zwischen zwei in derselben Linie auf einanderfolgenden Mutationen verflossen ist, 4 Millionen Jahre. Bei *Chamaenerion* finden wir $2^x = 4$; $x = 2$ und die Dauer der Verdoppelungsperiode wird 15 Millionen Jahre. Bei *Jussieua* mit 36 Arten findet man etwa $5\frac{1}{2}$ Perioden und eine Dauer von $\pm 5\frac{1}{2}$ Millionen Jahren für eine Periode. *Isnardia* mit 20 Arten gibt als Anzahl 4,5 und als Dauer für eine Periode also 7 Millionen Jahre, *Circaea* mit 7 Arten ergibt fast 3 Perioden, also jede mit einer Länge von 10 Millionen Jahren; *Oenothera* (*Eu-Oenothera* Watson) mit etwa 100 Arten, aber nur in Amerika, würde eine Anzahl von 6,5 Perioden ergeben und als Dauer der Periode eine Höchstzahl von $\pm 4.500.000$ Jahren. Da

aber *Oenothera* auf Amerika beschränkt ist, wird diese vermutlich keine "primordial" Gattung sein, m. a. W. diese Gattung ist nicht beim Anfang des Tertiärs entstanden, sondern später. Die Mutationsgeschwindigkeit ist also wahrscheinlich viel grösser gewesen als die hier vorausgesetzte und die Dauer einer Verdoppelungsperiode vielleicht nicht mehr als 2 Millionen Jahre. Vereinigen wir sämtliche Daten in einer Tabelle, so bekommen wir folgende Übersicht:

Gattung	Anzahl Arten.	Verdoppelungsperioden	
		Anzahl	Dauer
<i>Lysimachion</i>	160	7,5	4.000.000
<i>Oenothera</i>	± 100	6,5 (Minim.)	4.500.000 (Max.)
<i>Jussieua</i>	36	5,5	5.500.000
<i>Isnardia</i>	20	4,5	7.000.000
<i>Circaea</i>	7	3	10.000.000
<i>Chamaenerion</i>	4	2	15.000.000

Diese Zahlen sind natürlich als Limite zu verstehen; wahrscheinlich werden z. B. durch Aussterben von Arten oder akzidentelle Zerstörung die Perioden im allgemeinen eine beträchtlich kürzere Dauer gehabt haben. Es sind denn auch namentlich die Verhältniszahlen, welche uns hier interessieren. Überdies gilt dies alles nur für die „erfolgreichen“ Mutationen, die wirklich beständige Arten lieferten, welche sich auch weiter verbreitet haben. Wir sahen schon, dass die Zahl „erfolgloser“ Mutationen sehr viel grösser sein muss. Jedenfalls sehen wir als allgemeine Regel, dass eine „viable Mutation“ eine äusserst seltene Erscheinung ist.

Vergleicht man obige Resultate mit einander, so zeigt es sich, dass die Genera *Lysimachion* und *Oenothera* durch die schnellste Artenbildung gekennzeichnet sind; wenn dies bei den „erfolgreichen“ Mutationen der Fall ist, so wird es auch gewiss für die „erfolglosen“ gelten, sodass diese beiden Genera von allen Gattungen der

Onagraceae die grösste Aussicht bieten werden, die Entstehung von Arten zu beobachten, oder wenigstens, da diese Aussicht äusserst gering ist, Mutationen zu beobachten. Das werden aber fast immer „erfolglose“ Bildungen sein, „ébauches d'espèces“, die entweder zur Stelle zu Grunde gehen (vgl. die im Anfang dieses Kapitels erwähnten Beispiele), oder längere Zeit, einige sogar sehr lange Zeit, hindurch als lokale Typen fortbestehen können. Vom ersten Fall ist z. B. *Oen. biennis cruciata* ein gutes Beispiel, welche jetzt wahrscheinlich verschwunden ist, vom zweiten Fall *Epilobium hirsutum cruciatum*, das vielleicht fortbestehen wird. Die Mutanten von *Oen. Lamarckiana* sind vermutlich solche „ébauches d'espèces“, die lokal zu Grunde gehen; ebenso diejenigen von *Oen. biennis*, von *Oen. biennis Chicago*, u.s.w.

In diesem Zusammenhang könnten wir noch verfolgen, wo etwa die Geschwindigkeit der Artenbildung, z. B. für *Epilobium*, am grössten gewesen ist. Vielleicht war dies der Fall in Neuseeland und in Australien, wo wir ja in einem verhältnismässig kleinen Gebiet sehr artenreiche Gruppen antreffen. Innerhalb des Genus *Onagra* sehen wir namentlich in Nordamerika eine grosse Anzahl Arten auftreten, sodasz die Artbildung für dieses Genus dort am grössten und im allgemeinen auch grösser als bei den *Eu-Oenotheren* gewesen sein wird.

Bei *Epilobium* und *Oenothera* ist die Mutationsgeschwindigkeit also vermutlich grösser gewesen als in irgend einem andern Genus der *Onagraceae*. *Epilobium* hat wahrscheinlich eine Mutationsperiode durchlaufen, *Oenothera* (besonders *Onagra*) befindet sich offenbar in einer solchen Epoche, obgleich weitaus die meisten, wahrscheinlich sogar alle, der erzeugten Mutationen als lokale Bildungen aufzufassen sind, die nach einiger Zeit wieder verschwinden werden, oder, wenn sie auch während längerer Zeit fortbestehen, keine neuen Typen mehr abwerfen werden.

Die Anzahl der „Armutationen“ schliesslich zeigt sich als äusserst gering und die Zeit, welche zwischen zwei Armutationen verläuft ist so lang, dass es wohl nie gelingen wird, Artbildung in der Natur zu beobachten.

Viel mehr können wir aus den zur Verfügung stehenden Angaben noch nicht ableiten. Es will mir aber scheinen, dass von Willis und andern jetzt ein neues Gebiet bearbeitet wird, das lange Zeit nicht beachtet wurde, das aber verspricht, wenn man nur tiefer in diese Probleme eindringt, reiche Früchte zu erbringen.

§ 5. Schlusswort.

Unter den mancherlei Mutationen, die im Laufe der Zeiten beobachtet werden konnten, findet man nur bei den Oenotheren und jetzt, nach Blakeslee, auch bei *Datura stramonium* solche, die man mit der Bildung einer neuen Art in der Natur zu vergleichen pflegt. Man kann die Mutationen nämlich in zwei Gruppen einteilen, die gewöhnlichen und die Armutationen. Erstere sind sehr allgemein und durch den Verlust von Merkmalen oder die Wiedererscheinung verlorener Merkmale gekennzeichnet. Bakterienkulturen, *Drosophila* und viele *Oenothera*mutationen sind davon gute Beispiele. Shull fand für *Oenothera*, sowie Morgan für *Drosophila*, dass sie dem Mendelschen Gesetze folgen mit einigen Abweichungen, welche Faktorenkoppelung zuzuschreiben sind. Davon sind aber die Armutationen von *Oen. Lamarckiana* scharf zu unterscheiden. Sie bringen grosse Veränderungen mit sich, die jedesmal eine grosse Zahl Faktoren umfassen, welche alle dominieren und neue Typen ergeben, d. h. dass sie in den ersten Generationen sichtbar sind und zugleich erblich. Letztere sind gewiss nicht der Mendelspaltung zuzuschreiben, da jetzt wohl zur Genüge bewiesen ist, dass *Oen. Lamarckiana* kein Bastard sein kann. Es sind viele Armutationen von *Oen. Lamarckiana* bekannt geworden,

die alle in Aussaaten der reinen Rasse studiert werden können, oder aber in der Nachkommenschaft eines ihrer Mutanten, näml. *Oen. Lam. semigigas*. Sät man davon aus, so findet man 9 Haupttypen, die immer zurückkehren; andere kommen viel weniger vor. Die 9 Artmutanten von *Oen. Lamarckiana* sind: *mut. lata*, — *albida*, — *scintillans*, — *oblonga*, — *cana*, — *liquida*, — *palescens*, — *pulla* und — *spathulata*. Davon zeigen 1 und 2, sowie 3 und 4 deutliche Korrelation, denn — *lata* gibt immer $\pm 10\%$ — *albida* und — *scintillans* $\pm 10\%$ — *oblonga*. Die übrigen Typen kommen auseinander ebenso oft vor als aus *Oen. Lamarckiana* selbst und zeigen also einen derartigen Zusammenhang nicht. Daraus geht hervor, dass sie ihre Faktoren in verschiedenen Chromosomen haben. Es gibt also 7 Hauptmutanten, während 7 zugleich die haploide Chromosomenzahl der Oenotheren ist (Hugo de Vries: "On physiological chromomeres". La cellule, Vol. jubilaire V. Gregoire, 1924).

Bei jeder derartigen Mutation entsteht eine ganze Gruppe von Merkmalen gleichzeitig und die Vergleichung dieser Gruppen von Merkmalen mit denen gewöhnlicher wilder Arten ergibt als Resultat, dass beide identisch sind.

Hugo de Vries gibt in seiner darüber handelnden Abhandlung "Unsuccessful Species" von zwei Mutationen die charakteristischen Merkmale (von *mut. scintillans* und — *cana*). Daneben bestehen natürlich andere Merkmale, die erst bei weiterer Zucht und Kreuzung mit anderen Typen zu Tage treten, neben anatomischen; diese werden aber auch bei der Diagnose einer neuen Art gewöhnlich nicht beschrieben. Für die morphologische Beschreibung der beiden Mutationen — *scintillans* und — *cana* sind 8 bis 10 Faktoren notwendig; auch bei den andern Artmutationen findet man diese Zahl, während nur *Oen. Lamarckiana* eine grössere Anzahl Artmerkmale zeigt. Vergleicht man damit die Anzahl der Merkmale, welche gewöhnlich als Diagnose

einer gewöhnlichen wilden Art gegeben wird, allgemein verbreitet oder endemisch, „erfolgreich“ oder nicht, so findet man durchschnittsweise 8 bis 10 Merkmale. Sogar die Art dieser Merkmale, teils rezessiv, teils progressiv, stimmt überein. Die Schlussfolgerung liegt auf der Hand: Artmutanten sind mit gewöhnlichen anfangenden wilden Arten identisch, die aber gröztenteils mit den erfolglosen endemischen analog sein werden.

Willis folgerte, dasz die alte Theorie einer allmählichen; graduellen Veränderung einer Art in eine andere hinüber nicht länger annehmbar sei; Zwischenformen bestehen nicht und haben nie existiert. Der ganze Unterschied zwischen zwei nah verwandten Arten musz zugleich entstanden sein, m. a. W. die Diagnose einer Art is auch die Beschreibung der Mutation, wodurch sie entstanden ist. Ob solch eine Veränderung für jeden Fall nur einmal erfolgt ist oder öfters, wissen wir nicht sicher, aber dieser Schritt wird gewöhnlich auf einmal gemacht sein und wahrscheinlich öfters wiederholt; auch bei den Artmutanten der *Oenotheren* ist Wiederholung die Regel, aber obgleich hundertfach oder öfter entstanden, der Mutations-typus bleibt derselbe. Für wilde Arten ist die Entstehung durch Mutation eine Hypothese, für die Mutanten der *Oen. Lamarckiana* eine Tatsache, obgleich viele die Analogie von Mutanten mit neuen Arten noch anzweifeln.

Literaturverzeichnis zu Kap. V.

- Hugo de Vries, „Die Mutationstheorie“.
——, „Unsuccessful species“. *Scientia*, Dec. 1924.
Schonland, S., „On the Theory of „Age and Area“.“
Ann. of Bot., vol. XXXVIII, No. 151, Juli 1924.
Sinnott, E. W., 1. „Comparative Rapidity of Evolution
in various Plant Types.“ *American Naturalist*, vol. 50,
1916, p. 466.
——, 2. „The Age and Area Hypothesis and the Pro-
blem of Endemism.“ *Ann. of Bot.*, vol. 31, 1917, p. 209.
——, 3. „The Age and Area Hypothesis of Willis.“
Science, vol. 46, 1917, p. 457.
Thacker, A. G., „Some statistical Aspects of Geogra-
phical Distribution“. (Read 21 May, 1923). *Proceedings
of the Cambridge Philosophical Society, Biological
Sciences*, vol. I, No. 2, April 1924, p. 134.
Udny Yule, G., „A mathematical Theory of Evolution,
based on the conclusions of Dr. Willis, F. R. S.“
Phil. Trans. of the R. S. of London, Series B., vol. 213.
Willis, J. C., „The sources and distribution of the New
Zealand flora, with a reply to criticism“. *Ann. of Bot.*,
vol. 32, No. 127, Juli 1918.
——, „Age and Area“: „A reply. to Criticism, with
further evidence.“ *Ann. of Bot.*, vol. 37, No. 146,
April 1923.

INHALTSANGABE.

	Seite.
Kapitel I. Der Zusammenhang zwischen Alter und Gebiet der Arten nach der Theorie von Willis.	383
§ 1. Über die Verbreitung der Arten.	383
§ 2. "Age and Area".	389
§ 3. "Size and Space;" einige Anwendungen der Theorie.	397
§ 4. Endemische Arten; die hohle Kurve; die Entstehung der Arten	402
Kapitel II. Anwendung von Willis' Grundsätzen auf einige grözere Familien der holländischen Flora.	415
1. Gramineae	418
2. Liliaceae	420
3. Caryophyllaceae	421
4. Ranunculaceae.	422
5. Cruciferae	422
6. Umbelliferae	423
7. Papilionaceae	424
8. Rosaceae	424
9. Labiatae	424
10. Compositae	425
Kapitel III. Der Stammbaum der Onagraceae nach dem Prinzip von Willis	429
§ 1. Von Stammbäumen überhaupt.	429
§ 2. Schema eines Stammbaums der Onagraceae nach dem Prinzip von Willis.	432

	Seite.
Kapitel IV. Der Stammbaum der Onagraceae nach ihren Merkmalen	439
§ 1. Gegenseitiger Vergleich ihrer Merkmale	439
§ 2. Das Genus <i>Epilobium</i> und seine Einteilung; <i>Ep. luteum</i> als Knotenpunkt.	449
§ 3. Die weitem Genera der Onagraceae; die Anwesenheit steriler Pollenkörner als Grund für gegenseitige Verwandtschaft .	462
§ 4. Ableitung der Gattung <i>Oenothera</i> und der damit verwandten Gattungen	471
Kapitel V. Zusammenfassung der wichtigsten Resul- tate und allgemeine Betrachtungen	490
§ 1. Die Knotenpunkte	490
§ 2. Über die Entstehung der Arten nach der Mutationstheorie und nach der Theorie von Willis	492
§ 3. Die biochronische Gleichung von de Vries.	496
§ 4. Die mutmaszliche Mutationsgeschwindig- keit in der Familie der Onagraceae. . .	503
§ 5. Schlusswort	507