Ueber die Gattung *Daphniphyllum*, ein Uebergangsglied von den Magnoliaceen und Hamamelidaceen zu den Kätzchenblüthlern.

Von

Dr. Hans Hallier (Hamburg).

Seit einer Reihe von Jahren bin ich damit beschäftigt, die bisherigen sogen. natürlichen, in ihrer scharfen Abgrenzung der Pflanzengruppen und ihrem einseitigen Herausgreifen einiger weniger Unterscheidungsmerkmale aber auch noch künstlichen Systeme durch ein wahrhaft natürliches, der allmählichen Entwicklung und dem Vorhandensein von Zwischenformen Rechnung tragendes, nicht nur die Fortpflanzungsorgane, sondern Bau und Leben der ganzen Pflanze berücksichtigendes, den natürlichen Stammbaum annähernd wiedergebendes System der Blüthenpflanzen¹⁾ zu ersetzen. Wie indessen aus mündlichen und brieflichen Mittheilungen sowie aus Referaten hervorgeht, steht man den zahlreichen von mir vorgenommenen Neuerungen noch äusserst skeptisch gegenüber, was hauptsächlich darin seinen Grund hat, dass die botanische Systematik eine noch durchaus rückständige, sich fast ausschliesslich mit fragmentarischen Herbarleichen befassende Wissenschaft ist, dass es den meisten Systematikern an einer umfassenden Pflanzenkenntnis fehlt und dass die höhere, nicht rein beschreibende, sondern theoretische Systematik noch immer vorzugsweise im europäischen Studierzimmer statt inmitten der lebendigen Tropenflora betrieben wird. Ja fast möchte ich glauben, dass Mez, als er sein skeptisches Referat über meine Hamamelidaceen-arbeit verfasste,²⁾ die Gattung *Distylium* nicht einmal aus Herbarexemplaren kannte, und dass für ihn das starke Abweichen meiner Ansichten vom Althergebrachten schon allein hinreichte, meine Annahme einer nahen Verwandtschaft von *Buxus* und *Distylium* von vorne herein in Zweifel zu ziehen. Und doch wird man sich allmählich dazu bequemen müssen, sich vom Banne des Althergebrachten und zumal auch des ENGLER'schen Systems frei zu machen und an mein phylogenetisches System zu gewöhnen. Denn mögen immerhin einzelne Familien, wie z. B. die den Ternstroemiaceen, Pittosporaceen, Celastrineen und anderen Rosalen nahe stehenden Aquifoliaceen, die vielleicht zu

1) Siehe Bull. herb. Boiss. 2^{me} ser., III (1903) S. 306-317 und die übrigen daselbst angeführten Arbeiten.

2) C. Mez im Bot. Centralbl. XCV (1904) S. 196-7.

den Santalalen gehörenden Salvadoraceen und die anscheinend mit den Tiliaceen sehr nahe verwandten Rhamnaceen, in meinem System noch einen falschen Platz gehabt haben, so bestätigt sich doch dasselbe in seinen grossen Grundzügen mehr und mehr, je mehr ich Gelegenheit habe, noch weitere Pflanzentypen in vollständigen, lebenden Exemplaren und am natürlichen Standort kennen zu lernen, und die Zahl derjenigen Familien, für die überhaupt noch kein einigermaßen sicherer Anschluss gefunden werden konnte, verringert sich von Tag zu Tag. Auch in den folgenden Zeilen wieder erhält eine meiner für die Rekonstruktion des Stammbaumes am meisten in's Gewicht fallenden Ansichten, nämlich die Annahme, dass die Kätzchenblüthler keine unentwickelten Anfangsglieder, sondern die letzten, im Bau von Blüthe und Frucht schon stark reduzierten Endglieder einer Entwicklungsreihe sind und durch Vermittelung der Hamamelidaceen von Magnoliaceen abstammen, eine glänzende Bestätigung und ausserdem bin ich in der Lage, die Ordnung der Kätzchenblüthler hier wieder um einige weitere Familien zu vermehren.

Gleich in den ersten Tagen nach meiner Ankunft in Tokio fiel mir durch seine eigenartige Tracht ein kleiner Baum auf, der daselbst in Privatgärten und im botanischen Garten überall zu finden ist. Da ich zunächst nur ganz unentwickelte Blütenstände fand, so bemühte ich mich vergeblich, zu ermitteln, in welche Pflanzenfamilie der Baum gehört, und war nicht wenig überrascht, als ich im botanischen Garten erfuhr, dass der Baum eine Euphorbiacee, nämlich *Daphniphyllum macropodum* Miq., sei. Denn so verschiedenartige Typen auch diese grosse Pflanzenfamilie umfasst, so war mir doch etwas mit *Daphniphyllum* vergleichbares aus derselben noch nicht bekannt geworden. Noch mehr aber wurde ich in meinem Zweifel, dass die Gattung zu den Euphorbiaceen gehöre, bestärkt, als sich die Blütenstände nach einigen Tagen zu einfachen Trauben mit nackten, männlichen Blüten entwickelten, die durch ihre zahlreichen, kurz gestielten, zu je zwei Querreihen zusammengedrückten rothen Antheren durchaus an männliche Pappelblüthen erinnerten. Ich sah mich daher veranlasst, der Sache näher nachzuforschen, und fand in der Litteratur die Angabe, dass *Daphniphyllum* auch durch das Vorhandensein eines sehr reichlichen Nährgewebes und die Form seines winzigen Embryo's stark von den übrigen Euphorbiaceen abweicht. Es drängte sich mir mehr und mehr die Ueberzeugung auf, dass *Daphniphyllum* überhaupt nicht zu den Euphorbiaceen gehört, und von einem jungen Japaner, namens B. HAYATA, welcher eine Revision der japanischen Euphorbiaceen vorbereitet, wurde ich darauf aufmerksam gemacht, dass die Gattung auch in

D C. Prodr. XVI 1 (1869) bereits als Vertreter einer eigenen Familie, namens *Daphniphyllaceae*, behandelt worden ist.

War ich anfangs, vor Entwicklung der Blüthen, und zumal, nachdem mir der an *Oreodaphne*, *Cylicodaphne* u. s. w. erinnernde Name bekannt geworden war, geneigt, *Daphniphyllum macropodum* wegen seiner grossen Aehnlichkeit mit *Machilus*-arten für eine *Laurinee* zu halten, so kam mir später, nach Entwicklung der Frühjahrstriebe und Blüthenstände, sehr bald die eigenartige *Rhodoleia Championi* BENTH. in Erinnerung, von der ich wenige Wochen zuvor schönes Blüthenmaterial im Botanischen Garten zu Hongkong gesammelt hatte. Mit diesem kleinen, buschigen Baum stimmt *Daphniphyllum macropodum* in der Tracht, der Verzweigung, der Form, Farbe und Stellung der Blätter, der Stellung der Blüthenstände u. s. w. in auffälliger Weise überein und bei einem in's Einzelne gehenden Vergleich drängt sich Einem die Annahme auf, dass beide sehr nahe mit einander verwandt sind. Wie bei *Daphniphyllum*, so stehen auch bei *Rhodoleia* die Blätter schopfig zusammengedrängt am Ende der kräftigen, dicken, anfangs dunkelgrünen, später bräunlichen und mit grossen Lenticellen spärlich besetzten Zweige. Auch die Zweigknospen sind bei beiden Pflanzen sehr ähnlich, durch ihre derben, eiförmigen Deckschuppen an Weiden und Pappeln erinnernd. Die Seitenzweige entspringen bei beiden Arten annähernd wirtelig aus den Achseln der obersten vorjährigen Blätter und auch die relative Länge der Stengelglieder und die Aufeinanderfolge der Knospenschuppen und Laubblätter ist bei beiden Arten annähernd die gleiche. Bei *Rhodoleia* sind allerdings sämtliche Schuppennarben einer jeden früheren Zweigknospe entweder, an gedrungenen Zweigen, an denen auch die Laubblattinternodien nur kurz sind, zu einem vielreihigen Ringe zusammengedrängt, oder aber sie sind sämtlich, an üppig emporgeschossenen Zweigen, durch längere Internodien aus einander gerückt, während bei *Daphniphyllum* stets Ringe von vielreihigen Schuppennarben, lange, durch Schuppennarben getrennte und kurze, durch Laubblattnarben markierte Stengelglieder in regelmässiger Folge mit einander abwechseln. Dabei nehmen bei *Daphniphyllum* die Knospenschuppen in der langgliedrigen Region der Zweige nach oben zu an Grösse zu, den ihnen folgenden Laubblättern immer ähnlicher werdend und allmählich in sie übergehend. Der hervorgehobene Unterschied findet leicht darin seine biologische Erklärung, dass *Rhodoleia* keine so ausgeprägte Winterperiode durchzumachen hat, wie *Daphniphyllum*, und daher auch einen Theil seiner Blätter mehrere Jahre hindurch behält; bei *Daphniphyllum* werden sie nur wenig über ein Jahr alt und beginnen Anfang Mai, nach Entfaltung der jungen Blatt-

schöpfe, zu fallen. Auffällig ist es, dass die oberen Knospenschuppen von *Daphniphyllum* sowie auch die fertilen Brakteen der Blütenstände den Blumenblättern von *Rhodoleia* in Form, Farbe und Aderung äusserst ähnlich sind, nur ist das Roth bei *Rhodoleia* ein viel lebhafteres, als bei *Daphniphyllum*. Beide Gebilde sind lang spathelförmig und verlängern sich nach dem Grunde zu allmählich in einen langen schmalen Nagel. In beiden Gebilden steigen die dichten Seitennerven steil nach oben auf, verzweigen sich dichotom und anastomosieren wieder nach dem Blattrande zu bei *Rhodoleia* sehr häufig, bei *Daphniphyllum* gelegentlich. Die Blattrnarben sind an beiden Pflanzen sehr gross, ungefähr halbkreisförmig und mit drei grossen, kreisförmigen Gefässbündelnarben ausgestattet, also genau von derselben Beschaffenheit, wie bei zwei anderen Gattungen aus der Ordnung der Amentifloren, naemlich *Leitneria* (vgl. TRELEASE in Rep. Miss. Bot. Gard. VI, 1895, Taf. 31 Fig. 1-3) und *Pterocarya* (siehe ENGL. PRANTL Nat. Pfl. III, 1 Fig. 17). Die grossen Laubblätter beider Arten sind kräftig und lang gestielt, mit derbem, unterseits stark hervortretendem Mittelnerven versehen, derb und dick lederig, länglich, ganzrandig, mit umgerolltem Rand, völlig kahl, oberseits dunkelgrün, unterseits blaugrau, und die beiden untersten Seitennerven steigen dem Blattrande entlang viel steiler an, als die folgenden. Bei *Daphniphyllum* sind zwar die Blätter gewöhnlich viel länger und schmaler, als bei *Rhodoleia*, doch habe ich unter den unteren, inneren, stärker beschatteten Blättern eines an einer Planke stehenden Baumes auch solche von genau derselben rhombisch-eiförmigen Gestalt gesehen, wie bei *Rhodoleia Championi*. Die Blütenstände stehen bei beiden Arten einzeln in den Achseln vorjähriger Laubblätter, bei *Rhodoleia* jedoch noch häufiger in den Achseln abgefallener Niederblätter. Sind sie bei *Rhodoleia* lang gestielt, bei *Daphniphyllum* hingegen sitzend, so geht doch bei beiden den Blüten ein aus sterilen, derben, schuppenförmigen Brakteen gebildetes Körbchen voraus und bei *Rhodoleia* finden sich einige solcher Schuppen auch noch am Blütenstandsstiel zerstreut. Man kann daher das Blütenkörbchen von *Rhodoleia* gut als eine zusammengezogene Traube von *Daphniphyllum* auffassen. Im Gegensatz zu *Daphniphyllum macropodum*, welches vollständig nackte Blüten besitzt, hat die Blüthe von *Rhodoleia* einen kleinen, ringförmigen, schwach fünf-lappigen Kelch und ein bis vier Blumenblätter; doch sind auch einige *Daphniphyllum*-arten durch den Besitz eines kleinen vierblättrigen Kelches ausgezeichnet. Die Staubfäden sind bei *Rhodoleia* lebhafter, bei *D. macropodum* schwächer roth gefärbt, und auch die Farbe der Antheren ist bei beiden Arten ein mehr oder weniger reines, bei *D. macropodum* stark

in's Blaue spielendes Roth. Bei beiden Arten entleeren sie durch seitliche Längsspalten ihren dottergelben Blütenstaub und das Konnektivragt, wie auch an den rothen Antheren von *Cercidiphyllum*, *Euptelea*, *Distylium* und anderen Hamamelidaceen, in Form eines kleinen Spitzchens über die Staubbeutel hinaus. Das Aufspringen geschieht bei *Daphniphyllum* durch zwei thürflügelartige Klappen, welche schliesslich rechtwinkelig zur Lateralebene des Staubblattes nach innen und aussen abstehen, in derselben Weise also, wie ich es auch schon bei *Parrotia persica* beobachtet habe.¹⁾ Der Fruchtknoten wird bei beiden Arten aus zwei, bei *Daphniphyllum* aber auch häufig aus drei, ja zuweilen sogar aus vier Fruchtblättern gebildet; auf dem Querschnitt zeigt er bei beiden Arten unvollständige, der Zahl der Karpelle entsprechende Scheidewände mit je zwei Samenknospen. Während aber bei *Daphniphyllum* jedes Fruchtblatt nur zwei Samenknospen enthält, wie in der Hamamelidaceen-sippe der Buxeen, stehen sie bei *Rhodoleia* in grosser Zahl zweireihig über einander. Weicht letztere ferner durch ihren langen, fadenförmigen, aufrechten, an *Illicium* erinnernden Griffel ab, so gleichen die breiten, zurückgebogenen, papillösen rothen Narben von *Daphniphyllum* doch denen anderer Hamamelidaceen, wie z. B. *Eustigma*, *Leitneria*, *Myrothamnus*, *Buxus* und *Pachysandra*, sowie denen von *Juglans*. Die Frucht von *Rhodoleia* ist eine vierklappige, vielsamige Kapsel, während die von *Daphniphyllum* eine einsamige Steiufrucht ist gleich derjenigen von *Leitneria*, *Sarcococca*, *Myrica*, *Juglans* und manchen Laurineen, denn auch diese Familie gehört, wie wir sehen werden, in die Ordnung der Amentifloren. Auch schon durch ihre wachholderblaue Farbe erinnert sie sehr stark an die Frucht von *Machilus*-arten und anderen Laurineen. Die beiden Griffel sind bei *Daphniphyllum* auch auf der reifen Frucht noch vorhanden, wie bei den meisten anderen Hamamelidaceen. Der Embryo ist, im Gegensatz zu *Rhodoleia*, klein und in reichliches Nährgewebe eingebettet, wie bei der zweifellos mit *Cercidiphyllum* und *Eucommia* verwandten und zu den Hamamelidaceen gehörenden Gattung *Euptelea*, und auch in seiner Form gleicht er vollkommen demjenigen vieler Hamamelidaceen. Schliesslich deckt sich auch das stark zersplitterte Verbreitungsgebiet von *Daphniphyllum* zum Theil mit demjenigen von *Rhodoleia*.

Ueber den anatomischen Bau von *Daphniphyllum* giebt uns SOLEREDER in seiner Systematischen Anatomie der Dicotyledonen (1899) S. 856 Aufschluss, und auch hier zeigt sich wieder, dass *Daphniphyllum*

1) Siehe H. HALLIER in Beih. Bot. Centralbl. XIV (1903) S. 253.

nicht nur mit den Hamamelidaceen überhaupt in hohem Grade übereinstimmt, sondern zumal zum Verwandtenkreis von *Rhodoleia*, nämlich den Bucklandieen, in äusserst enger Beziehung steht. Wie bei den meisten Hamamelidaceen sind die Gefässe eng und ihre Querwände reichspangig leiterförmig durchbrochen, das Holzprosenchym hofgetüpfelt, die Nebenzellen der Spaltöffnungen zum Spalte parallel gestellt, äussere und innere Sekretorgane fehlend, die Markstrahlen schmal, die Spaltöffnungen nur auf der Unterseite des bifazial gebauten Blattes, das Holzparenchym spärlich entwickelt, die Zellen der Markstrahlen in axiler Richtung gestreckt, der oxalsäure Kalk im Bast und der primären Rinde in Form von Krystalldrusen ausgeschieden und die Gefässbündel der Blattnerven von Hartbast begleitet. Die Gefässe sind im Gegensatz zu den meisten Hamamelidaceen, aber in Uebereinstimmung mit *Eucommia*, gegen das Markstrahlparenchym hin mit Hoftüpfeln besetzt; ja durch deren dichte Zusammendrängung in Form von Treppenhoftüpfeln scheinen sie sogar einen Übergang zu dem gefässlosen Holz von *Tetracentrum* und *Trochodendrum* zu bilden. An der Aussengrenze des Bastes finden sich isolierte Hartbastbündel, wie bei *Cercidiphyllum*. Die Oberhaut der Unterseite des Blattes ist bei *D. glaucescens* BL., wie bei *Rhodoleia Championi* BENTH., papillös ausgebildet. Die einzigen bei anderen Hamamelidaceen noch nicht beobachteten Eigenthümlichkeiten von *Daphniphyllum* sind demnach die Fächerung des Markes und das Vorkommen kleiner Drusenidioblasten in den beiden Oberhautplatten.

So bleiben denn für *Rhodoleia* als wesentliche Unterscheidungsmerkmale gegenüber *Daphniphyllum* der zusammengezogene Blütenstand, das Vorhandensein von Kronblättern, die Zweigeschlechtigkeit der Blüthe, die Länge der Staubfäden, Antheren und Griffel, die grosse Zahl der Samenknospen und geflügelten Samen, die Kapselfrucht und der grosse Embryo, lauter Eigenschaften also, welche nicht unbedingt für eine Hamamelidacee erforderlich sind. Wollte man nun trotzdem skeptisch sein und diesen Unterschieden gegenüber die zahlreichen Uebereinstimmungen beider Gattungen als von der natürlichen Verwandtschaft unabhängige Zufälligkeiten betrachten, so werden doch die nahen Beziehungen von *Daphniphyllum* zu *Rhodoleia* durch eine dritte Gattung vollkommen ausser Zweifel gestellt.

Da ich in ENGL. PRANTL'S Natürl. Pflanzenf. gelesen hatte, dass es in Japan ausser *Daphniphyllum macropodum* noch eine zweite Art dieser Gattung gäbe, so hielt ich ein im botanischen Garten zu Tokio neben *D. macropodum* stehendes und mit ihm in der annähernd wirteligen Ver-

zweigung, der Aufeinanderfolge von derben schuppenförmigen und grösseren häutigen Niederblättern und schopfig zusammengedrängten Laubblättern sowie in der Form der Niederblätter vollständig übereinstimmendes, nur durch seine drüsenzähnigen Blätter abweichendes Bäumchen anfangs für die zweite japanische Art von *Daphniphyllum*. Erst als mich der vorerwähnte Monograph der japanischen Euphorbiaceen davon unterrichtete, dass dies kein *Daphniphyllum* sei, und mich mit der zweiten, von *D. macropodum* nur wenig abweichenden japanischen Art bekannt machte, kam mir die späterhin sich als richtig erweisende Vermuthung, dass das Bäumchen zu *Trochodendrum aralioides* gehöre, dessen Stellung im System schon seit so langer Zeit umstritten ist. Auch *Trochodendrum* hat jene mehr oder weniger regelmässige, nahezu wirtelige Verzweigung, wie *Daphniphyllum*, *Rhodoleia*, *Illicium religiosum*, *Quercus glauca*, *Myrica rubra* und *cerifera*, *Machilus longifolia*, *Actinodaphne acuminata*, *Stereulia plataniifolia*, *Aleurites cordata*, *Idesia polycarpa*, *Terminalia Catappa*, *Campnosperma* und andere Bäume, welche den Gymnospermen und unter ihnen den Coniferen noch nicht allzuferne stehen. Auch *Trochodendrum* hat jene für *Daphniphyllum macropodum* so überaus charakteristische regelmässige Aufeinanderfolge von vielreihigen, dicht zu Ringen zusammengedrängten Narben schuppiger Niederblätter, an langen Internodien zerstreuten Narben grösserer, häutiger Niederblätter und Laubblattschöpfen, ja bei *Trochodendrum* sind die lang und kräftig gestielten, derben, dick lederigen, unterseits schwach in's Graue spielenden Laubblätter noch viel enger zu Rosetten zusammengedrängt, als bei *Daphniphyllum*. Dabei dauern sie über zwei Jahre aus, sodass im Mai gewöhnlich drei Rosetten an einem Zweige über einander stehen, ähnlich, wie bei *Rhodoleia Championi*. Ob die Blütenstände seiten- oder endständig sind, lässt sich an trockenem Material ohne Zergliederung desselben kaum ermitteln, doch haben sie mit ihren langen Blütenstielen genau dieselbe Form, wie diejenigen von *Daphniphyllum*. Wie bei *D. macropodum*, so sind auch bei *Trochodendrum* die Blüten vollständig nackt. Sind sie bei letzterem in Übereinstimmung mit *Rhodoleia* und im Gegensatz zu *Daphniphyllum* zwittrig, so gleichen ihnen doch auch die weiblichen Blüten von *D. macropodum* in überraschender Weise. Denn die in DC.'s Prodrömus und in ENGL. PRANTL'S Nat. Pflanzenfam. als Diskusschuppen bezeichneten Gebilde fehlen den männlichen Blüten von *D. macropodum* vollständig; dagegen tragen sie in den weiblichen Blüten derselben Art sehr häufig deutliche verkümmerte rothe Antheren. Es sind also Staminodien, die den nackten, mit kurzen, breitwarbigen, zurückgebogenen Griffeln versehenen weiblichen

Blüthen von *D. macropodum* durchaus den Anblick der Zwitterblüthen von *Trochodendrum* geben. Allerdings sind bei letzterem die Staubblätter in weit grösserer Anzahl vorhanden und etwas länger gestielt, die Antheren jedoch ebenso kurz, und wenn *Trochodendrum* wegen seiner angeblich stumpfen Antheren den Gattungen *Cercidiphyllum*, *Euptelea* und *Eucommia* vielfach gegenüber gestellt wird, so konnte ich doch auch bei ihm ein wenn auch nur äusserst kleines Spitzchen auf dem Konnektiv nachweisen, wie solches übrigens auch in der Abbildung in ENGL. PRANTL'S Nat. Pflanzenf. III 2 Fig. 19 B deutlich zu sehen ist. Im Uebrigen unterscheidet sich *Trochodendrum* von *Daphniphyllum* nur noch durch die grössere Zahl der Fruchtblätter und Samenknospen, durch die in eigenthümlicher Weise nach oben, ja fast nach aussen verschobenen Samenleisten, durch den, wie bei vielen Hamamelidaceen, halb in die Blütenachse (oder den verkümmerten Kelch?) eingesenkten Fruchtknoten, durch die sternförmige, an *Illicium* erinnernde, längs der Bauchnähte aufspringende Kapsel, durch die zahlreichen, kleinen Samen und durch den anatomischen Bau, zumal durch das Fehlen der Gefässe. Der winzige, in reichliches Nährgewebe eingebettete Embryo hat ungefähr dieselbe Form, wie bei *Daphniphyllum*.

Liess ich mich wegen des Fehlens von Gefässen dazu verleiten, *Trochodendrum* neben *Tetracentrum* bei den Magnoliaceen einzureihen, so habe ich jetzt durch seine zahlreichen Uebereinstimmungen mit *Rhodoleia* und zumal *Daphniphyllum* die Ueberzeugung gewonnen, dass diese beiden Gattungen seine nächsten Verwandten sind und dass es seinen Platz in der Hamamelidaceen-sippe der Bucklandieen zu nehmen hat. Von den Magnoliaceen wurde es bereits früher wegen des Fehlens von Sekretzellen getrennt. Auch durch seine regelmässig drüsenzähnigen Blätter nähert es sich mehr den Hamamelidaceen als den Magnoliaceen, denn unter den letzteren findet sich eine sehr undeutliche und unregelmässige Bezahnung nur bei Schizandreen. Ferner schliesst es sich auch durch seine vollständig nackten Blüthen, seine lang gestielten Staubblätter und seinen halb unterständigen Fruchtknoten enger an die Hamamelidaceen als an die Magnoliaceen. Die in eigenthümlicher Weise nach oben verschobenen Samenleisten mit vom Scheitel der Fruchtknotenfächer herabhängenden Samenknospen finden sich nach einer im Botanischen Institut zu Tokio befindlichen Aquarellskizze auch bei der Bucklandieen-gattung *Disanthus* wieder. Das Vorkommen sternförmig verzweigter Spikularzellen in Rinde und Blattfleisch theilt *Trochodendrum* nicht nur mit Magnoliaceen, sondern auch mit einer Reihe von Hamamelidaceen.

So könnte man denn bei der hochgradigen Uebereinstimmung der drei Gattungen *Trochodendrum*, *Daphniphyllum* und *Rhodoleia* sich veranlasst sehen, sie als Tribus der Trochodendreen oder Daphniphylléen den durch mehr oder weniger herzförmige und handnervige Blätter ausgezeichneten Gattungen *Bucklandia*, *Disanthus*, *Cercidiphyllum*, *Euptelea* und *Eucommia* gegenüberzustellen. Verschiedene Gründe lassen es jedoch rathsam erscheinen, wenigstens vorläufig noch alle diese Gattungen zu einer grossen Sippe der Bucklandieen zu vereinigen. Denn durch die Ueberführung von *Trochodendrum* von den Magnoliaceen zu den Hamamelidaceen ergeben sich auch für die eigenartige Gattung *Tetracentrum* neue Gesichtspunkte und das Fehlen von Gefässen kann nicht mehr dafür massgebend sein, sie zu den Magnoliaceen in die Nähe der die gleiche Eigenthümlichkeit zeigenden Gattungen *Drimys* und *Zygogynum* zu stellen. Von ihren im Schwammgewebe zerstreuten, verzweigten, weiltumigen und dickwandigen Sekretzellen aber sagt HARMS,¹⁾ dass sie Spikularzellen ähnlich seien, und es scheint mir daher nicht unmöglich, dass sie nicht mit den Sekretzellen der Magnoliaceen und vieler anderer Polycarpicae, sondern mit den Spikularzellen von Magnoliaceen und Hamamelidaceen gleichwerthig sind. Etwas den Kurztrieben von *Tetracentrum* ähnliches findet sich sonst nirgends bei den Magnoliaceen, wohl aber bei der Hamamelidaceen-gattung *Cercidiphyllum*. In gleicher Weise stehen auch die herzförmigen, regelmässig gezähnten, handnervigen Blätter von *Tetracentrum* unter den Magnoliaceen ebenso vereinsamt da, wie sie an diejenigen von *Bucklandia*, *Disanthus*, *Cercidiphyllum*, *Euptelea* u. s. w. erinnern. Auch kätzchenförmige Blüthenstände sind mir von keiner Magnoliacee bekannt, während sie bei den Hamamelidaceen und in der ganzen Ordnung der Amentifloren sehr verbreitet sind. Ferner sprechen die durchweg cyklisch gebauten, mit kleinem grünem Kelch versehenen, aber der Krone entbehrenden Blüthen und die dünnen langen Staubfäden von *Tetracentrum* durchaus gegen seine Zugehörigkeit zu den Magnoliaceen, während der Bau der Blüthe, die Form der Staub- und Fruchtblätter, die eigenartigen scheitelständigen Samenleisten und der ganze anatomische Bau auf eine enge Verwandtschaft mit *Trochodendrum* hinweisen.

Wie ich bereits erwähnte, findet sich die eigenthümliche scheitelständige, hängende Lage der Samenknospen von *Trochodendrum* und *Tetracentrum* auch bei *Disanthus* wieder und auch die Anzahl der Samenknospen ist bei

1) H. HARMS in Ber. Deutsch. bot. Ges. XV (1897) S. 352.

letzterem ungefähr dieselbe, wie bei *Tetracentrum*, nämlich (nach NIEDENZU) in jedem Fach fünf, bei *Tetracentrum* nach OLIVER ungefähr vier. Im Blütenstande erinnert *Disanthus* an *Hamamelis japonica*, bei welcher gewöhnlich drei Blüthen Rücken an Rücken gegen einander stehen (bei *Disanthus* nur zwei); die rothe Farbe der Blumenblätter kehrt wieder bei *Rhodoleia Championi*; in der Form aber erinnern die langen schmalen spitzen Blumenblätter noch stark an *Illicium*, während die sieben nervigen Blätter sich mehr mit denen von *Cercidiphyllum* und *Tetracentrum* vergleichen lassen. Alle diese Anklänge an *Tetracentrum* u. s. w. riefen in mir die Vermuthung wach, *Disanthus* möchte sich auch im Bau des Holzes an *Tetracentrum*, *Trochodendrum*, *Drimys* und *Zygogynum* anschliessen. Die darauf hin angestellte Untersuchung zeigte jedoch, dass *Disanthus* denselben Bau des Holzes hat, wie *Euptelea* und *Cercidiphyllum*. Der Befund ist folgender:

Krystalldrüsen in der primären Rinde, wie bei *Bucklandia* und *Rhodoleia*; Gefässe sehr zahlreich und gleichmässig vertheilt, mit kleinem, quadratischem Querschnitt und sehr reichspangiger Leiterdurchbrechung; Holzprosenchym dickwandig, mit Hoftüpfeln; sekundäre Markstrahlen einschichtig.

Wie aus den obigen Ausführungen hervorgeht, steht *Daphniphyllum* gerade zu den in der Anzahl der Staub- und Fruchtblätter und der Samenknochen noch am wenigsten reduzierten, den Magnoliaceen noch am nächsten stehenden Gattungen der Hamamelidaceen, nämlich zu *Trochodendrum*, *Tetracentrum* und *Rhodoleia*, in engster Beziehung. Doch nicht allein durch seine Verwandtschaft mit *Trochodendrum* und *Tetracentrum*, sondern auch unmittelbar steht *Daphniphyllum* noch mit den Magnoliaceen in Berührung. Die eigenartige Tracht, die dicken, quirlständigen, aufrechten, isophyllen Zweige, die grossen Niederblätter, die am Ende der Zweige zusammengedrückten, lang und kräftig gestielten, grossen, lederigen, lang elliptischen, ganzrandigen, fiedernervigen Blätter, die zahlreichen Staubblätter und die kurzen, breitnarbigen Griffel erinnern noch durchaus an Magnoliaceen, diese älteste, den Cycadaceen und Bennettitaceen noch am nächsten stehende Familie der Angiospermen.

Andererseits aber ist *Daphniphyllum* auch schon in mancher Hinsicht stark im Blütenbau reduziert und erinnert auch schon in hohem Grade an die eigentlichen Kätzchenblüthler. So hängen die oberen, häutigen Knospenschuppen noch lange Zeit nach Entwicklung der Frühjahrstriebse schlaff herab, wie bei den deutschen Buchen und Eichen, vielen Laurineen und anderen Amentifloren. Die traubigen Blütenstände stehen einzeln

in den Achseln vorjähriger Blätter, wie bei *Myrica* Juglandaceen, Salicineen, *Leitneria* und anderen Amentifloren. Wie bei *Leitneria* und den Salicineen haben sie nur Brakteen, keine Brakteolen, und wenn die männlichen Blütenstände mit ihren in jeder Blüthe, wie bei *Myrica*, *Populus* und *Juglans*, zu zwei Querreihen zusammengedrückten rothen Staubblättern eben hervorzubrechen beginnen, dann gleichen sie in überraschender Weise männlichen Pappelkätzchen. Wie bei *Leitneria* und anderen Amentifloren entbehren sie bei *D. macropodum* vollständig der Blüthenhülle, während die vierblättrige Blüthenhülle anderer *Daphniphyllum*-arten stark an diejenige von *Juglans*, *Buxus* u. s. w. erinnert. Auch der zwei- bis vierblättrige Fruchtknoten gleicht mit seinen kurzen, zurückgekrümmten, breitnarbigen Griffeln hochgradig dem von *Juglans*, *Populus*, *Quercus*, Buxeen, *Myrothamnus* u. s. w. Die Zweigknospen, Knospenschuppen und Frühjahrstriebe gleichen denen von *Quercus*- und *Machilus*-arten, *Actinodaphne acuminata* und anderen Laurineen, und die lederigen, ganzrandigen, unterseits blaugrauen Blätter erinnern gleichfalls an diejenigen von *Myrica*-, *Salix*-, *Quercus*-arten und Laurineen. Die einsamige Steinfrucht von *Daphniphyllum* lässt sich vergleichen mit derjenigen von *Myrica*, *Juglans*, *Leitneria*, vielen Laurineen und einzelnen Buxeen. In gleicher Weise würden sich noch eine ganze Reihe weiterer Parallelen auffinden lassen, doch muss ich dies sowie die sorgfältige Prüfung der Frage, ob sich vielleicht irgend eine Gruppe der Amentifloren, wie z. B. die Salicineen, Myricaceen oder Juglandaceen, unmittelbar neben *Daphniphyllum* von den Hamamelidaceen ableiten lässt, einer ausführlicheren Abhandlung vorbehalten.

Habe ich oben auch die Laurineen wiederholt mit zum Vergleich herangezogen und als Angehörige der Ordnung der Amentifloren bezeichnet, so gehe ich nunmehr dazu über, diese Ansicht hier wenigstens vorläufig und in aller Kürze zu begründen. Die ausführliche Begründung auch dieser Ansicht muss einer späteren erschöpfenderen Abhandlung vorbehalten bleiben.

Im Gegensatz zu der jetzt herrschenden Ansicht, dass die Laurineen zu den Polycarpicæ in die unmittelbare Nachbarschaft der Monimiaceen gehören, habe ich bereits in meiner Arbeit über die Verwandtschaftsbeziehungen der Ampelideen 1896 auf einige Anklänge an die Fagaceen aufmerksam gemacht. Durch einige thatsächlich vorhandene Uebereinstimmungen mit den Monimiaceen liess ich mich dann verleiten, mich in dem im vorigen Jahre veröffentlichten vorläufigen Entwurf des natürlichen Systems der Blütenpflanzen wieder der herrschenden Ansicht

zuzuwenden; nachdem ich indessen jetzt auf Mindanao, sowie in den botanischen Gärten zu Hongkong und Tokio wieder eine ganze Reihe von Lauraceen lebend zu sehen Gelegenheit hatte, bin ich auf's neue zu der Ueberzeugung gekommen, dass die Laurineen mit den Monimiaceen nur wenig oder nichts zu thun haben und vielmehr zu den Amentifloren neben die Fagaceen und Balanopideen zu stellen sind. Ausser zu den Rosaceen und vielleicht den Dilleniaceen (*Tetracera*) haben die Monimiaceen wohl nur noch nähere Beziehungen zu den gleichfalls durch kreuzgegenständige Blätter ausgezeichneten, gleichfalls perigynen und polykarpischen Calycanthaceen, die zwar auch, gleich den Hamamelidaceen, von Illicieen oder einer ausgestorbenen Sippe der Magnoliaceen abzuleiten sind, sonst aber mit den Hamamelidaceen wohl kaum in irgend welcher Berührung stehen. Das klappige Aufspringen der Antheren aber theilen die Monimiaceen nicht nur mit Laurineen, sondern auch mit Berberidaceen, für die doch wohl Niemand besonders nahe Beziehungen zu den Monimiaceen oder Laurineen gelten lassen wird, und ihre Oelzellen haben die Magnoliaceen nicht nur auf die Calycanthaceen, Monimiaceen und Laurineen, sondern auf eine ganze Anzahl nach verschiedenen Richtungen aus einander strahlender Entwicklungsreihen—ich erwähne nur noch die Anonaceen, Myristicaceen, Aristolochiaceen, Cannellaceen, Piperaceen und Chloranthaceen—vererbt.

Gehen wir nun dazu über, die Verwandtschaft der Laurineen mit den Hamamelidaceen, Kätzchenblüthlern und zumal den Fagaceen durch einige Vergleiche zur Anschauung zu bringen, so ist zunächst zu erwähnen, dass *Machilus longifolius* und *Actinodaphne acuminata*, von denen ich im botanischen Garten zu Tokio je ein buschiges Bäumchen gesehen habe, durch ihre kräftigen, aufrechten, sich wirtelig verzweigenden, mit grossen ei-spindelförmigen Laubknospen abschliessenden Aeste, ihre unterwärts kleinen, schuppenförmigen und dicht gedrängten, nach oben zu lockerer stehenden, grösseren und häutigen Knospenschuppen und ihre terminalen Schöpfe ziemlich lang gestielter, lanzettlicher, lederiger, ganzrandiger, unterseits grau- oder blaugrüner Blätter durchaus den Eindruck von *Daphniphyllum*-arten machen. Durch dieselben Eigenschaften und zumal durch das äusserst feine und enge Adernetz erinnern sie aber auch an manche Eichenarten. Auch die mächtigen Kampferläume des Botanischen Gartens zu Tokio erinnern durch ihre grobrissige Rinde und ihre knorrigten, weit ausgreifenden, buschig belaubten Aeste an manche Eichenarten. Die längeren häutigen oberen Knospenschuppen hängen bei vielen Laurineen

noch lange nach Entfaltung der Frühjahrstriebe schlaff herab, wie bei manchen Eichenarten und den deutschen Buchen (*Fagus*, *Carpinus*). Die jungen Zweige von *Lindera strychnifolia* sind mit einem dicht anliegenden, seidenen, goldglänzenden, aber bald abfallenden Haarkleide, gewissermassen dem embryonalen Haarwuchs des Menschen vergleichbar, bekleidet und schlaff übergeneigt, genau wie bei vielen Eichenarten und anderen Cupuliferen. Auch der dichte, aber sehr bald spurlos verschwindende Haarfilz der jugendlichen Frühjahrstriebe der Hamamelidaceen-gattung *Platanus* kann hier zum Vergleich herangezogen werden. Bei vielen Laurineen hängen die Blüthen büschelweise an langen dünnen Stielen aus den Achseln von Niederblättern heraus, wie bei *Euptelea*, *Eucommia*, *Fagus* und anderen Amentifloren, und auch in der Blüthe findet sich nichts, was gegen eine Verwandtschaft mit den Kätzchenblüthlern spräche. Die peri- oder epigyne Insertion des Kelches findet sich auch bei Coryleen, Fagaceen, Juglandaceen und vielen Hamamelidaceen. Ein einfacher, mit den Kelchzipfeln wechselständiger Kreis von Blumenblättern und zwei oder mehr Kreise von Staubblättern finden sich auch bei Hamamelidaceen, man vgl. z. B. *Rhodoleia*, *Daphniphyllum* und *Trochodendrum*. Das klappige Aufspringen der Antheren findet sich auch bei manchen Hamamelidaceen wenn nicht in derselben, so doch in ähnlicher Weise wieder. Die wachholderblaue einsamige Beere oder Steinfrucht von *Machilus*-arten und anderen Laurineen lässt sich vergleichen mit der Steinfrucht von *Daphniphyllum*, *Myrica*, *Juglans*, *Leitneria* und einigen Buxeen. Der grosse Embryo von *Eusideroxylum Zwageri* zeigt mit seinen dicken, halb ellipsoidischen Keimblättern und dem kleinen, vollständig zwischen ihnen verborgenen Würzelchen genau denselben Bau wie derjenige der Eichel und Kastanie. Die verschiedenartigen Anschwellungen des Fruchstieles von *Dehaasia*, *Cylicodaphne* und anderen Laurineen sind durchaus homolog der Cupula der Fagaceen, nur sind sie nicht, wie bei *Fagus*, *Castanea* und *Quercus* (auch *Ficus*, *Castilloa* und anderen Urticalen) mit Niederblättern besetzt. Der hohe Gerbstoffgehalt der Laurineen erinnert an die technische Verwerthung der Eichenrinde und Eichengallen als Gerb- und Schreibmaterial. Schliesslich deckt sich auch das Verbreitungsgebiet von *Quercus* und den Laurineen zu einem grossen Theile. Die Wälder auf den ungefähr 7,000 Fuss hohen Vorbergen des Sikkimhimalaya setzen sich zum grössten Theil aus Laurineen und verschiedenen Eichenarten zusammen und im feuchten, regenreichen Kapuas-gebiet von Holländisch Westborneo sah ich beide Pflanzengruppen bis hinab zu den Flussufern, aber vorzugsweise auf den Bergrücken, neben

einander. Auch die Flora von Hongkong ist durch einen ziemlichen Reichtum an Laurineen und Eichen-arten ausgezeichnet.

Weiterhin will ich auch noch einer anderen Familie, welche zu den Amentifloren in die Nachbarschaft der Betulaceen, Fagaceen und Laurineen zu stellen ist, kurz gedenken, nämlich der Acerineen. Mit den Sapindaceen, für deren Verwandte sie auch von RADLKOFER noch gehalten werden, haben sie nichts zu thun. Weichen sie von diesen schon ab durch die wechselnde Stellung des Diskus und die Zahl der Fruchtblätter und Samenknospen, so ist auch die vorzugsweise handnervige oder handlappige Beschaffenheit der Blätter von *Acer* in der Ordnung der Rosalen schon überhaupt nicht gerade häufig, den Sapindaceen aber ganz fremd. Denn die grosse Zahl der Blättchen bei den Hippocastaneen und die Aehnlichkeit ihrer Blätter mit denen von *Allophylus* und fiederblättrigen Sapindaceen deutet darauf hin, dass hier die gefingerte Form der Blätter nicht durch Vermittelung der handlappigen aus der ungetheilten fiedernervigen Form hervorgegangen ist, sondern durch Verkürzung der Blattspindel aus der gefiederten Blattform der übrigen Sapindaceen. Die spitzlappigen handnervigen Blätter vieler *Acer*-arten sind aber denen von *Liquidambar*, *Platanus* und *Euptelea* äusserst ähnlich und offenbar durch Zusammenschiebung der untersten Seitennerven aus ungetheilten, länglichen Blättern hervorgegangen. Bei *Acer carpinifolium* finden wir ungetheilte, eiförmige, zugespitzte, doppelt gesägte, dünne, in der Knospe längs der Seitennerven gefaltete Blätter, die denen von *Carpinus* und *Ostrya* zum Verwechseln ähnlich sind. Aus solchen einfachen Formen sind offenbar durch Spaltung der Spreite die mit denen von *Juliania* und den Juglandaceen vergleichbaren Fiederblätter von *Negundo* hervorgegangen. Auch bei *Acer* gleichen die Zweigknospen und Knospenschuppen in auffälliger Weise denen der Cupuliferen, und die oberen häutigen Niederblätter hängen gleichfalls, wie bei den deutschen Buchen, noch lange nach Entwicklung der übergeneigten Frühjahrstriebe schlaff herab. Dekussierte Blattstellung finden wir, wie bei *Acer*, so auch bei *Cercidiphyllum*, *Myrothamnus* und *Buxus*. Die Blüthen stehen bei vielen *Acer*-arten in hängenden, einfachen Trauben, wie bei *Corylopsis*, *Daphniphyllum* und anderen Amentifloren. Sie sind niemals ganz so lebhaft gefärbt, wie bei so vielen Rosalen, sondern enthalten neben den übrigen Farbstoffen in den Blumenblättern gewöhnlich noch reichliches Chlorophyll, wie bei den mesiten Amentifloren. Wie bei den letzteren haben sie eine starke Neigung zu dikliner Ausbildung. Form, Aderung und Farbe der Blumenblätter erinnern bei manchen *Acer*-arten an *Corylopsis* und über-

haupt ist der ganze Bau der Blüthe demjenigen von *Corylopsis* sehr ähnlich. Die beiden verwachsenen, meist dicht anliegend behaarten, allmählich in lange, aus einander gebogene, fadenförmige Griffel auslaufenden Fruchtblätter mit je 2 Samenknospen gleichen denen vieler Hamamelidaceen, Betulaceen, Fagaceen u. s. w. Eine wenn auch nicht so stark, wie bei den Acerineen, ausgeprägte flügelartige Verbreiterung der Frucht findet sich bei *Euptelea*, *Eucommia*, *Cusuarina*, *Betula* und *Alnus*. Rollt man den grossen, wie bei den meisten Kätzchenblüthlern die ganze Höhlung des Samens einnehmenden Keimling von *Acer* aus einander, dann zeigt er eine ähnliche Form, wie derjenige vieler Hamamelidaceen, mit langem, dünnem Würzelchen und langen schmalen Keimblättern. Ob sich die bei *Acer* beobachteten Milchsaftorgane mit denen von *Eucommia* vergleichen lassen, habe ich noch nicht ermittelt. Dagegen lässt sich vielleicht der Zuckergehalt mancher Ahornarten mit dem süssen Saft der Birke vergleichen. Auch in ihrer gemässigt borealen Verbreitung bis nach Japan, Hongkong und den Vorbergen des Sikkimhimalaya schliessen sich die Acerineen gut an die Kätzchenblüthler an, und nach alledem sind ihre nächsten Verwandten offenbar bei den Hamamelidoideen, Betulaceen und Fagaceen zu suchen.

Ich schliesse hier mit einem kurzen Hinweise darauf, dass wahrscheinlich auch *Coriaria* und die Empetraceen in den Verwandtenkreis der Kätzchenblüthler gehören, und mit der Hoffnung, alle die hervor-gehobenen Verwandtschaftsbeziehungen in einer ausführlicheren Abhandlung noch deutlicher beleuchten zu können.

Tokio, den 7. Mai 1904.