



Tafel 125.  
Erklärung der Figuren.

- Fig. 1. *Capsella Bursa pastoris*. Blüte. Die vorderen Kelch- und Kronblätter sind entfernt.  
 „ 2. *Cochlearia officinalis*. Blüte.  
 „ 3. *Cardamine hirsuta*. Blüte.  
 „ 4. *Brassica arvensis*. Andröceum u. Gynaeceum.  
 „ 5. *Coronopus didymus*. Blüte.  
 „ 6. *Lepidium ruderale*. Blüte.  
 „ 7. *Berteroa incana*. Kronblatt.  
 „ 8. *Teesdalea nudicaulis*. Staubblätter mit Flügeln.  
 „ 9. *Berteroa incana*. Seitliches Staubblatt mit Zahn und Drüse am Grunde.  
 „ 10. *Alyssum montanum*. Staubblätter mit Flügeln.  
 „ 11. *Brassica oleracea*. Narbe.  
 „ 12. *Cochlearia officinalis*. Narbe.  
 „ 13. *Armoracia rusticana*. Narbe.  
 „ 14. *Hesperis matronalis*. Narbe.  
 „ 15. *Cheiranthus Cheiri*. Narbe.  
 „ 16. *Barbarea vulgaris*. Narbe.  
 „ 17. *Barbarea vulgaris*. Drüsen.  
 „ 18. *Isatis tinctoria*. Drüsen.  
 „ 19, 20. *Bunias Erucago*. Drüsen.  
 „ 21. *Alliaria officinalis*. Drüsen.  
 „ 22. *Iberis amara*. Drüsen.  
 „ 23. *Alyssum calycinum*. Drüsen.  
 „ 24. *Arabis alpina*. Drüsen.  
 „ 25. *Lunaria annua*. Drüsen (Fig. 17 bis 25 nach Bayer).  
 „ 26. *Camelina sativa*. Frucht.  
 „ 27. *Neslea paniculata*. Frucht.  
 „ 28. *Aëthionema saxatile*. Frucht.  
 „ 29. *Vesicaria utriculata*. Frucht.  
 „ 30. *Thlaspi arvense*. Frucht.  
 „ 31. *Cakile maritima*. Frucht.  
 „ 32. *Crambe maritima*. Frucht.  
 „ 33. *Raph. Raphanistrum var. maritimus*. Frucht.  
 „ 34. *Brassica nigra*. Frucht.  
 „ 35. *Sisymbrium officinale*. Frucht sich öffnend.  
 Fig. 36. *Cardamine impatiens*. Frucht elastisch aufspringend.  
 „ 37. *Rapistrum perenne*. Frucht.  
 „ 38. *Euclidium Syriacum*. Frucht.  
 „ 39. *Rapistrum rugosum*. Frucht.  
 „ 40. *Isatis tinctoria*. Frucht.  
 „ 41. *Raphanus Raphanistrum*. Frucht.  
 „ 42. *Camelina sativa*. Frucht geöffnet.  
 „ 43. *Biscutella levigata*. Frucht im transversalen Längsschnitt.  
 „ 44. *Alyssum calycinum*. Frucht geöffnet.  
 „ 45, 46. *Lepidium sativum*. Frucht geöffnet und im transversalen Längsschnitt.  
 „ 47. *Aëthionema saxatile*. Frucht sich öffnend.  
 „ 48. *Lunaria annua*. Rahmen und Scheidewand.  
 „ 49. *Myagrum perfoliatum*. Frucht im transversalen Längsschnitt.  
 „ 50. Frucht einer siliquosen Crucifere. Geöffnet.  
 „ 51. *Draba aizoides*. Fruchtquerschnitt.  
 „ 52. *Capsella Bursa pastoris*. Fruchtquerschnitt.  
 „ 53. *Erophila verna*. Samen.  
 „ 54. *Draba aizoides*. Samen.  
 „ 55. *Cochlearia officinalis*. Samen.  
 „ 56. *Arabis alpina*. Samen.  
 „ 57. *Fibigia clypeata*. Samen.  
 „ 58. *Thlaspi arvense*. Samen.  
 „ 59. *Lunaria annua*. Samen.  
 „ 60. *Draba aizoides*. Samenquerschnitt. Typus der Pleurorrhizeae.  
 „ 61. *Raphanus Raphanistrum*. Samenquerschnitt. Typus der Orthoploceae.  
 „ 62. *Sisymbrium strictissimum*. Samenquerschnitt. Typus der Notorrhizeae.  
 „ 63. *Coronopus didymus*. Embryo.  
 „ 64. *Bunias Erucago*. Embryo.  
 „ 65. *Cakile maritima*. Längsschnitt durch den Fruchtknoten (nach Hannig).  
 „ 66. *Thlaspi perfoliatum*. Keimungsstadien.

in die etwas ausgehöhlte Blütenachse eingesenkten) Fruchtknoten hervor und ist im Grundtypus eine Schote oder ein Schötchen, d. h. eine kapselartige, zweifächerige<sup>1)</sup>, in jedem Fach meist vielsamige, bei der Reife zweiklappig aufspringende Frucht mit 2 transversal gestellten Fruchtblättern und falscher, medianer Scheidewand (septum), die nicht wie bei der eigentlichen Kapsel von den verwachsenen, samentragenden Rändern der Fruchtblätter, sondern durch Verwachsung der von den Plazenten ausgehenden, leistenförmigen Wucherungen gebildet

<sup>1)</sup> Abweichungen von der normalen Zweifachzahl der Fruchtblätter kommen hier und da als individuelle oder auch + erbliche Abnormität vor (*Lepidium sativum* f. *trivalve* A. Br.; indische Kulturformen von *Brassica campestris* mit 3 oder 4 Fruchtklappen). In gewissen Verwandtschaftskreisen scheint jedoch der Vierzahl der Fruchtblätter ein höherer systematischer Wert zuzukommen, so in der Gattung *Draba*, deren tetrakarpelläre Vertreter zu einem besonderen Genus *Holargidium* zusammengefasst wurden, und bei *Roripa* (*Nasturtium*), von welcher Gattung auf Grund des gleichen Merkmals das Genus *Tetrapoma* abgetrennt wurde. In allen diesen Fällen ist, entsprechend der Tri- und Tetramerie des Fruchtknotens, auch die Zahl der Rahmenstücke und der Scheidewände auf 3 bzw. 4 erhöht; sie stellen zusammen ein 3- oder 4-flügeliges Gebilde dar (Fig. 745c, d).

wird. Die Plazenten selbst sind in den Fruchtblättern randständig und bleiben nach dem Ablösen der Fruchtklappen, das in der Regel von unten nach oben erfolgt, ähnlich wie bei manchen Papaveraceen als Rahmen (replum) stehen, der von der ausgespannten, eine papierdünne, durchscheinende Lamelle bildenden Scheidewand erfüllt wird (Taf. 125, Fig. 35, 36, 42, 44, 45, 48, 50) [den Papaveraceen fehlt diese Scheidewand!]. Samen  $\pm$  zahlreich, ölhaltig, ohne Nährgewebe (siehe pag. 55). Keimling verschiedenartig gekrümmt.

Das geschilderte typische Verhalten zeigen folgende, nur quantitativ voneinander verschiedene Fruchtformen:

1. die Schote (siliqua), die beträchtlich länger (mehr als 3 mal so lang) ist als breit (Taf. 125, Fig. 35, 36, 50) und häufig in einen über das Ende der Fruchtklappen hinaus verlängerten, oft samentragenden Schnabel endigt (Fig. 745 e und Taf. 125, Fig. 34);

2. das Schötchen (silicula),  $\pm$  so breit wie lang bis höchstens 3 mal so lang als breit (Taf. 125, Fig. 26, 28, 37, 39, 43 bis 48); dasselbe ist

a) breitwandig (silicula latisépta), wenn die Frucht seitlich zusammengedrückt und die Scheidewand folglich so breit ist, wie der grösste Querdurchmesser des Schötchens (Taf. 125, Fig. 42, 44, 51), oder  
b) schmalwandig (silicula angustisépta), wenn die Frucht dorsiventral (von vorn und hinten) zusammengedrückt ist und die Scheidewandbreite folglich dem kleinsten Querdurchmesser der Frucht entspricht (Taf. 125, Fig. 28, 30, 43, 45 bis 47, 50, 52); in diesem Falle sind die Fruchtklappen auf ihrem Rücken gekielt oder häufig geflügelt (Taf. 125, Fig. 45 bis 47). Bleiben die Samen von den abfallenden Klappen eng umschlossen, so kann man von Spaltfrüchten sprechen (Coronopus, Biscutella). — Von diesen typischen Fruchtformen leiten sich durch sekundäre Verkümmern des Öffnungsmechanismus die folgenden ab:

3. Die Gliederschote (loméntum), die nicht zweiklappig aufspringt, sondern quer in einzelne Glieder zerbricht (Raphanus, Taf. 125, Fig. 33, 41; Rapistrum, Fig. 37, 39; Cakile, Fig. 31, 65; Crambe, Fig. 32). In diesen Fällen handelt es sich um Gattungen der Raphaninae, bei denen der bei den meisten Brassiceae zu konstatierende Fruchtschnabel (Taf. 125, Fig. 34) ganz besonders stark ausgebildet und samentragend ist; die Frucht ist mithin quer in einen stets samenführenden Schnabel (Stylarglied) und in einen samenführenden oder häufiger leeren bis ganz verkümmerten Klappenteil (Valvarglied) gegliedert. Die Gliederschote von Raphanus Raphanistrum (Taf. 125, Fig. 33, 41) entspricht somit fast ganz (mit Ausnahme des winzigen, kaum wahrnehmbaren Restes des Valvargliedes am Grunde) einem vielsamigen Brassiceen-Fruchtschnabel, der im Interesse der Samenverbreitung seinerseits nochmals (quer) gegliedert ist. Gliederschoten können jedoch in anderen Verwandtschaftskreisen auch durch festes Verwachsen der Klappen mit dem Rahmen und Quergliederung der ganzen Frucht zustande kommen (z. B. Chorispóra).

4. Das Nuss-Schötchen (nucaméntum), 2- bis 1- (selten mehr-) samig, gar nicht (weder mit Klappen noch durch Quergliederung) aufspringend (Taf. 125, Fig. 27, 40, 49). Einsamige Schötchen sind, wie auch die kurzen Gliederschoten von Rapistrum (Taf. 125, Fig. 37, 39), in der Regel einfächerig; doch lässt sich die Scheidewand stets wenigstens entwicklungsgeschichtlich in der Anlage nachweisen (Calepina, Peltaria, Clypeola, Isatis). Häufig ist sie auch in der reifen Frucht in der Form eines von dem einzigen heranwachsenden, das betreffende Fach ausfüllenden Samen an die Wand gedrückten Häutchens zu erkennen (vgl. auch Taf. 125, Fig. 65: Gliederschote von Cakile, wo die Scheidewand durch einen längs verlaufenden, dunkeln Streifen angedeutet ist). Bei Myagrum (Fig. 49) liegt der eigenartige Fall vor, dass die Fruchtwand oberwärts durch nachträgliche Spaltung zwei völlig leere und taube Höhlungen bildet, die trotz einer gewissen Ähnlichkeit entwicklungsgeschichtlich den echten Fruchtfächern nicht gleichgestellt werden dürfen. Schiefe oder quergestellte Scheidewände, wie sie für die Gattung Bunias bezeichnend sind (Fig. 745 a, b), kommen durch S-förmige Krümmung oder zickzackförmige Faltung der Scheidewand und stellenweise Verwachsung derselben mit der Fruchtwand zustande.<sup>1)</sup> Das birnförmige, scheinbare Nusschötchen von Calepina entspricht wahr-



Fig. 745. a, b Entwicklung der Scheidewand von *Bunias Erucago* (nach Hannig). c, d Rahmen (mit Scheidewand) und Fruchtquerschnitt von *Lepidium sativum* f. trivalve. e Schote von *Diplotaxis muralis*. f, g Samen von *Lepidium sativum*, trocken und befeuchtet (mit Schleimhülle). h junges Pflänzchen.

<sup>1)</sup> Hannig, E. Untersuchungen über die Scheidewände der Cruciferen. Bot. Zeitung LIX (1901), 207 bis 245, 3 Taf.

scheinlich entwicklungsgeschichtlich dem Stylarteil eines Gliederschötchens mit völlig rückgebildetem Valvarteil. — Besondere Erwähnung verdienen noch die zweierlei Fruchtformen einiger Arten; so bringen *Aëthionema heterocarpum* Gay und andere Spezies dieser Gattung auf der gleichen Pflanze neben normalen, aufspringenden, mehrsamigen Schötchen, die Samen mit verschleimender Samenschale und rückenwurzeligem Keimling enthalten, gleichzeitig auch recht abweichend gestaltete, einsamige Schliessfrüchte hervor; die Samen der letzteren besitzen eine nicht verschleimende Testa und schräg seitenwurzeln Keimling. Noch grösser ist der Unterschied zwischen den zweierlei Fruchttypen der brasilianisch-argentinischen *Cardamine chenopodiifolia* Pers.; hier trägt die ganz kurz bleibende, in eine kurze, dem Boden aufsitzende Traube endigende Hauptachse kurze, eiförmige Früchte, die durch den verlängerten Stiel in den Erdboden geschoben werden und dort reifen, während die Seitensprosse die gewöhnlichen, für *Cardamine* charakteristischen Schoten tragen (Fig. 750a). Die im tyrrhenischen Archipel (Corsica und Sardinien) endemische *Morisia hypogaea* (Viv.) Gay endlich bildet ausschliesslich unterirdische Früchte aus.

Der in Einzahl vorhandene Griffel ist von verschiedener Länge; zuweilen stark ausgebildet und im Innern Samen enthaltend. In diesem Falle wird es als „Schnabel“ bezeichnet (vgl. oben). Die Narbe ist bald scheiben- oder polsterförmig bis halbkugelig (Taf. 125, Fig. 12, 13, 16), bald ± deutlich zweilappig (Taf. 125, Fig. 11, 14, 15) und in diesem Falle entweder über den Rahmenstücken (Fig. 14) oder über der Mitte der Fruchtblätter (Fig. 15) stärker ausgebildet.

Die Samen und Samenanlagen der Cruciferen sind meist mittels eines deutlichen, fädlichen Nabelstranges (*funiculus*) an den Plazenten befestigt; in der Regel hängen sie von verschiedenen Stellen des Rahmens (Taf. 125, Fig. 35, 36, 42, 44, 50) oder (bei nur 2- bis 1-samigen Schötchen) von der Spitze des Faches (Fig. 45, 46, 49) herab; seltener sind sie wagrecht befestigt (*Biscutella*, Fig. 43) oder aufrecht (im Schnabel der Brassiceae und in den diesen homologen Gliederschoten oder -schötchen, während der Klappenteil der gleichen Früchte hängende Samenanlagen enthält [Fig. 65], mit Ausnahme von *Raphanus*, wo alle Samenanlagen hängend sind). Bei den Schotenfrüchten wird zwischen ein- oder zweireihiger Anordnung der Samen in jedem Fach unterschieden, je nachdem die Samen von den Plazenten etwa bis in die Mitte der Scheidewand vorspringen und so eine einzige Längsreihe bilden (Taf. 125, Fig. 35, 36, 50) oder mehr dem Rande genähert in zwei Reihen auftreten (Fig. 745e, f). Die Samen gehen in allen Fällen aus einer gekrümmten (*kampylotropen*) Samenanlage hervor und bestehen im reifen Zustand in der Regel fast nur aus der Samenschale und dem den Hohlraum ganz erfüllenden Keimling (Taf. 125, Fig. 60 bis 64). Das Nährgewebe ist bis auf einen verschwindend kleinen Rest in Form eines der Samenschale anliegenden, hellen Häutchens vom Embryo aufgezehrt worden. Die Samenschale der springfrüchtigen Cruciferen (mit einzelnen Ausnahmen<sup>1)</sup>) besitzt eine verschleimende Epidermis, welche beim Benetzen entweder unter Abheben der Cuticula eine zusammenhängende Schleimschicht (Fig. 745h) oder einzelne hervorquellende Zapfen bildet. Die in den Schliessfrüchten enthaltenen Samen zeigen dagegen niemals Schleimbildung; sie bedürfen auch dieses Verbreitungsmittels nicht. Der Keimling ist entsprechend dem gebogenen Embryosack im reifen Zustande quer zusammengeklappt und ausserdem oft noch in verschiedener Weise gefaltet oder gerollt (Taf. 125, Fig. 60 bis 64). In der älteren Literatur werden die folgenden 5, von A. Pyr. De Candolle (1821) aufgestellten Typen der Lagerung des Keimlings unterschieden:

1. der rückenwurzelige Keim (*embryo notorrhizus*<sup>2)</sup>; *Cruciferae notorrhizae*; Keimblätter aufliegend, *incumbent*): die Keimblätter liegen in der Weise aufeinander, so dass ihre Trennungslinie (im Querschnitt) senkrecht auf der Symmetrieebene des Samens steht, wobei das Würzelchen dem Rücken des einen Keimblattes anliegt (Taf. 125, Fig. 62 und Fig. 746a, b, g). Schema des Querschnittes: ○ ||

2. der seitenwurzelige Keim (*embryo pleurorrhizus*<sup>3)</sup>; *Cruciferae pleurorrhizae*; Keim-

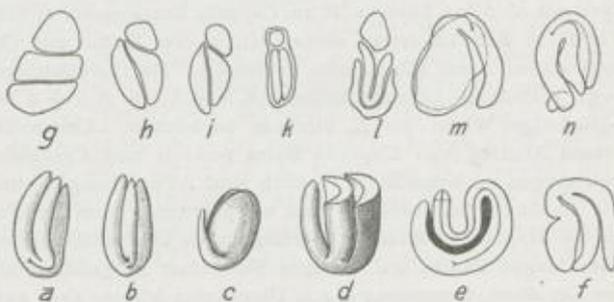


Fig. 746. Embryonen: a von *Lepidium ruderales*, b *Aëthionema*, c *Biscutella levigata*, d *Brassica*, e *Heliophila*, f *Conringia planisiliqua*, g Querschnitt durch den Embryo von *Conringia clavata*, h, i von *Arabis pauciflora*, k Samenquerschnitt von *Arabis pauciflora*, l Querschnitt des Embryos von *Moricandia arvensis*, m, n Freigelegte Embryonen von *Kerneria saxatilis* (Fig. f bis n nach Solms).

<sup>1)</sup> Nicht verschleimende Samentesta weisen unter den Schötchenfrüchtlern (mit aufspringender Frucht) z. B. *Subularia* und *Cochlearia* (*officinalis*) auf; häufiger sind derartige Ausnahmen bei den Siliquosen zu konstatieren: *Dentaria*, *Cardamine pratensis*, viele *Arabis*-Arten (z. B. *A. pauciflora*), *Turritis glabra* usw.

<sup>2)</sup> Gr. νότον [nóton] = Rücken und ῥίζα [rhíza] = Wurzel.

<sup>3)</sup> Gr. πλευρά oder πλευρόν [pleurá, pleurón] = Seite und ῥίζα [rhíza] = Wurzel.

blätter anliegend, accumbent): die Keimblätter liegen flach aneinander; ihre Trennungslinie verläuft in der Symmetrieebene des Samens, und das Würzelchen liegt den Seitenkanten der beiden Keimblätter an (Taf. 125, Fig. 60 und Fig. 746c, k). Schema:  $\circ =$ .

3. Der Keim mit längsgefalteten Keimblättern (*embryo conduplicatus*, Cruciferae orthoplóceae<sup>1)</sup>): Keimblätter in ähnlicher Lage wie beim rückenwurzigen Keim, aber um die Mittelrippe gleich einem halb-offenen Buche längsgefaltet und mit ihren Rändern das Würzelchen, das in die Rinne des zunächstliegenden Keimblattes zu liegen kommt, umschliessend (Taf. 125, Fig. 61 und Fig. 746d, l). Schema:  $\circ \gg$ .

4. Der spiralig gerollte Keim (*embryo spiralis*; Cruciferae spiroplóceae<sup>2)</sup>): Taf. 125, Fig. 64. Schema:  $\circ \parallel \parallel$  (bei sehr starker Einrollung, wie in Fig. 64, werden die Keimblätter auf dem Querschnitt nicht nur 2mal, sondern 3mal getroffen).

5. Der doppelt gefaltete Keim (*embryo buplicatus*; Cruciferae diploplóceae<sup>3)</sup>): vgl. Fig. 746e. Schema:  $\circ \parallel \parallel \parallel$ . In schwächerer Ausbildung findet sich dieser Keim auch bei *Coronopus* (Taf. 125, Fig. 63).

Nach neueren Untersuchungen sind die vorstehend genannten 5 Typen nicht nur teilweise durch mannigfache Uebergänge verbunden, sondern sie entsprechen auch nur zum kleinsten Teil natürlichen Gruppen innerhalb der Familie. Sie werden daher mit Vorteil auf die folgenden 3, von Pomel (1860) aufgestellten Typen reduziert:

1. Orthoplóceae (= Typus 3 von De Candolle; siehe oben).

2. Platylóceae<sup>4)</sup>: Keimblätter flach (weder längs- noch quergefaltet), an der Krümmung des Keimlings entspringend (Fig. 746b, c), im übrigen in notorrhizer oder pleurorrhizer Lage (vgl. oben Typus 1 und 2).

3. Pleuroplóceae<sup>5)</sup>, pleuroploker Embryo: Keimblätter länger als das Würzelchen, in ihrem untern Teil abgelenkt und mit dem untern, stielartig verschmälerten Ende über die Krümmung des Keimlings hinüber in den Mikropylen- oder Synergidenschenkel des Embryosackes hinübergreifend (so bei allen Lepidínae, Fig. 746a); meist in notorrhizer, seltener (z. B. *Lepidium Virginicum*) in pleurorrhizer Lage (zuweilen ausser der basalen Knickung noch spiralig gewunden oder nochmals quergefaltet; vgl. oben Typus 4 und 5).

Anomalien (Bildungsabweichungen). 1. Aufbau und Verzweigung. *Cardamine pratensis* tritt zuweilen in einer f. *acaulis* auf, bei der die Achse gestaucht ist und die langgestielten Blüten einzeln aus den Achseln der Grundblätter entspringen, ein Verhalten, das für einige andere Gattungen (*Ionopsidium*, *Morisia* u. a.) normal und typisch ist. — 2. Auf den Laubblättern treten zuweilen, namentlich bei feuchte Standorte bewohnenden Arten, Auswüchse in Form von Brutknospen auf (*Cardamine pratensis*, *hirsuta*, *Impatiens*; *Nasturtium officinale* u. a.), wie solche — in achselständiger Stellung — bekanntlich bei *Dentaria bulbifera* (Taf. 134, Fig. 1) normal vorkommen. — 3. In den Blütenständen werden die in der Regel fehlenden Tragblätter der einzelnen Blütenstiele bei sehr zahlreichen Gattungen ab und zu als Abnormität ausgebildet; viel seltener (namentlich in vergrünnten Blütenständen) können auch Vorblätter beobachtet werden. — 4. Anomalien der Blüten. Vergrünungen sind häufig zu konstatieren und meist von anderen sekundären Bildungsabweichungen (Verlängerung der Blütenachse, Verschiebung der Glieder eines Wirtels, Trennung der Fruchtblätter usw.) begleitet. Hervorgerufen werden die Vergrünungen meistens durch pflanzliche oder tierische Parasiten (Pilze: *Cystopus candidus*, häufig z. B. auf *Capsella Bursa pastoris*; Blattläuse: Aphis-Arten; Gallmilben: *Eriophyes Drabae*). Gefüllte Blüten treten namentlich in der Kultur auf (*Matthiola incana*, *Cheiranthus*), doch auch an wildwachsenden Arten (*Cardamine pratensis*). Durchwachsungen der Blüten sind nicht selten anzutreffen. Durchwegs dreizählig gebaute Blüten (K 3 + 3 C 6 A 3 + 6 G 3) wurden z. B. bei *Brassica Napus*, durchwegs 4-gliedrige Wirtel bei *B. oleracea* beobachtet. Umwandlung von Kronblättern in Staubblätter sind bei gewissen Abarten von *Capsella Bursa pastoris* und *Cardamine pratensis* als  $\pm$  erblich gewordene Bildungsabweichungen zu betrachten. Häufig sind Abweichungen vom normalen Typus des Androeceums zu beobachten. Die medianen Staubblätter sind oft paarweise zum Teil oder auch in ihrer ganzen Länge verwachsen, was für die Hypothese ihrer Entstehung durch *Dédoublement* spricht; noch öfter tritt der Fall ein, dass an Stelle jedes langen Paares ein einziges Staubblatt ausgebildet ist (normal ist diese Erscheinung für manche Arten von *Lepidium*, *Coronopus* u. a.). Umgekehrt können aber auch zuweilen die medianen Staubblattanlagen 3- oder 4-fach seitlich *dédoubliert* sein (*Matthiola*, *Cheiranthus*, *Tonopsidium acaule*, *Iberis semperflorens*); bei *Megacarpis* ist dieses manchen Capparidaceen analoge Verhalten zur Norm geworden, die Blüten dieser Gattung

<sup>1)</sup> Gr. *ὀρθός* [orthós] = gerade und *πλέω* [pléko] (in Zusammensetzungen *πλοκ* [plok]) = ich flechte, biege.

<sup>2)</sup> Gr. *σπείρα* [speira] = Windung und *λοβός* [lobós] = Lappen; hier speziell = Samenlappen.

<sup>3)</sup> Gr. *δίσ* [dis] = zweimal, *πλέω* [pléko] = ich flechte, biege und *λοβός* [lobós] = Lappen, Samenlappen.

<sup>4)</sup> Gr. *πλατός* [platýs] = platt, flach und *λοβός* [lobós] = Lappen, Keimblatt.

<sup>5)</sup> Gr. *πλευρά* oder *πλευρόν* [pleurá, pleurón] = Seite und *πλέω* = ich biege, falte. Keimling seitlich gefaltet.

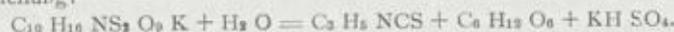
sind konstant polyandrisch. Endlich finden wir selbst im äusseren, normal zweizähligen Staubblattkreis als gelegentliche Ausnahmen ähnliche Spaltungserscheinungen (*Cheiranthus Cheiri*, *Thlaspi arvense*, *Raphanus Raphanistrum*). Als weitere Anomalie des Androeceums ist noch die zuweilen zu beobachtende Umwandlung von Staub- in Fruchtblätter zu erwähnen.

— Abweichungen in der Zahl der Fruchtblätter wurden bereits oben (pag. 53) erwähnt. In abnormen polykarpischen Schoten von *Brassica oleracea* wurden bis 14 Fruchtblätter gezählt. — Polyembryonie der Samen ist bei *Cheiranthus Cheiri* und *Raphanus sativus* nachgewiesen und dürfte auch sonst hie und da vorkommen.

**Anatomie, Physiologie und Biologie.** Die Haare der Cruciferen weisen häufig eine mit Kalk inkrustierte Membran auf, und es sind namentlich die zweispitzigen, der Epidermis dicht anliegenden „Feilenhaare“ von *Erysimum* als Schutzmittel gegen Schneckenfrass betrachtet worden. In der Regel dürfte jedoch die Behaarung als Schutz gegen Verdunstung aufzufassen sein, was namentlich auch daraus hervorgeht, dass bei kahlen Stengeln und Blättern häufig das Haarkleid durch einen bläulichen Wachsüberzug ersetzt ist (*Lepidium sativum*, *Brassica*-Arten). Sehr lehrreich ist in dieser Hinsicht das Verhalten einiger zweijähriger oder überwinternd-einjähriger Arten, die im ersten Jahre (namentlich im Winter) eine Rosette

grasgrüner, weicher, behaarter Laubblätter, am Blütenstengel dagegen stark abweichend gebaute, dickliche kahle, blaugrüne Laubblätter ausbilden (*Brassica Rapa*, *Isatis tinctoria*, *Turritis glabra*). Es scheint dies eine Anpassung an ein subtropisches Klima mit mildem, niederschlagsreichem Winter und trockenem Sommer (Mittelmeerklima!) zu sein; ganz analog verhalten sich auch einige mediterrane Compositen, z. B. *Chondrilla juncea* und *Lactuca viminea*. Hervorzuheben ist noch, dass innerhalb der Cruciferen in manchen Verwandtschaftskreisen nur einfache, in anderen ausschliesslich oder vorwiegend verzweigte Haare vorkommen; beiderlei Haarformen vermögen in gleicher Weise die Funktion des Verdunstungsschutzes auszuüben, sofern sie in genügender Dichte die Blattfläche bekleiden (*Lepidium hirtum*, *Biscutella*-Arten einerseits, *Matthiola* andererseits).

**Blattanatomie.** Charakteristisch ist für die Cruciferen das Vorkommen eigentümlicher, eiweisshaltiger Idioblasten im Blattgewebe, die von ihrem Entdecker Heinricher (1886) als Eiweiss-Schläuche, von anderen Forschern auch als Myrosin-Schläuche (Spatzier 1893) oder Myrosin-Zellen (Guignard 1890, Solereder 1899) bezeichnet wurden (Fig. 747). Sie sind den Milchröhren der Papaveraceen homolog und enthalten, wie Guignard erkannte, das Ferment Myrosin, das, wenn es infolge von Verletzung des Gewebes mit in anderen Zellen lokalisierten Glycosiden in Berührung kommt, die Fähigkeit besitzt, diese Glycoside zu hydrolysieren und ätherische Senföle (nebst Zucker) zu bilden; so wird Kaliummyronat (Sinigrin) unter Einwirkung von Myrosin in Allylsenföle (Allylthiocarbimid), Traubenzucker und Kaliumbisulfat (saures schwefelsaures Kalium) gespalten nach der Gleichung:



Die Myrosinschläuche finden sich nach den Untersuchungen von Heinricher, Guignard und namentlich von Schweidler<sup>1)</sup> in den Blättern bald nur im Mesophyll (Fig. 747a, b; sie sind dann chlorophyllführend), bald sind sie an die Leitbündel gebunden und chlorophyllos (Fig. 747c bis e). Endlich kommen beide Typen nebeneinander im gleichen Blatte vor (über die systematische Bedeutung der Lokalisation der Myrosinzellen siehe pag. 64). Ueberdies werden die Idioblasten in den verschiedensten Organen der Cruciferenpflanzen angetroffen: in der Wurzel, im Stengel, in den Laubblättern, in den Kelch-, Kron- und Staubblättern, in den Fruchtklappen und namentlich auch im Samen (Keimblätter und Würzelchen), wo das Myrosin beim Zer-

<sup>1)</sup> Schweidler, J. M. Die systematische Bedeutung der Eiweiss- oder Myrosinzellen nebst Beiträgen zu ihrer anatomisch-physiologischen Kenntnis. Ber. der Deutsch. botan. Ges. XXIII (1905), 274 bis 285, Taf. XII.

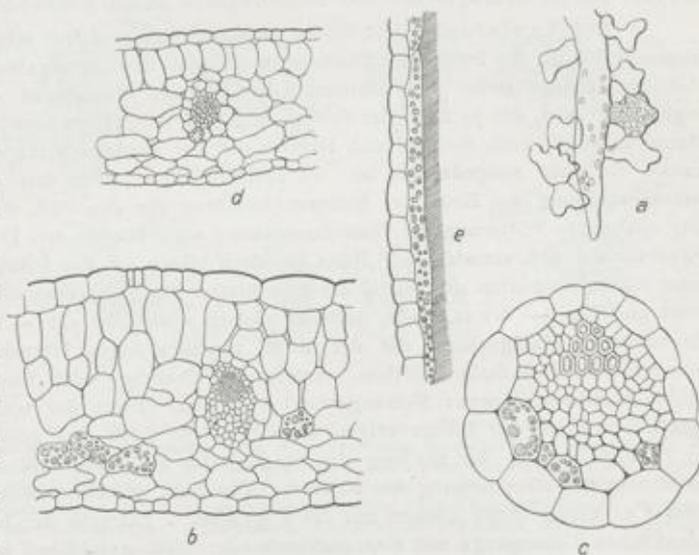


Fig. 747. Eiweisszellen. a Teil eines „Mesophyll-Idioblasten“ von *Brassica nigra* (L.) Koch. b Blattquerschnitt von *Arabis hirsuta* (L.) Scop. mit Mesophyll-Idioblasten. c Querschnitt durch ein Blattleitbündel von *Arabis Turczaninowii* Ledeb. mit Phloëmbeleg-Idioblasten. d Blattquerschnitt von *Arabis Halleri* L., die Idioblasten liegen in der Parenchymascheide. e Phloëmbeleg-Idioblast von *Arabis Turczaninowii* Ledeb. im Blattflächenschnitt (alle Figuren nach Schweidler).

quetschen oder Zerreiben der Samen aus den Glycosiden die (im unverletzten Samen noch nicht gebildeten) charakteristisch riechenden Senföle in reicher Menge erzeugt. Entsprechend den drei für die Laubblätter geschilderten Typen der Verteilung finden sich die Idioblasten auch in den übrigen genannten Organen entweder nur im Grundgewebe oder ausschliesslich an den Leitbündeln oder endlich an beiden Orten gleichzeitig.

**Blütenbiologie.** Die Blüten der Cruciferen sind fast stets zwittrig<sup>1)</sup>; sie sind — mit wenigen Ausnahmen<sup>2)</sup> — an die Insektenbestäubung angepasst und homogam oder schwach proterogyn.<sup>3)</sup> In der Regel wird der anfangs meist eine Doldentraube bildende Blütenstand durch Streckung der Achse zu einer verlängerten Traube, die je nach der Grösse und Zahl der Blüten eine grössere oder geringere Augenfälligkeit der Pflanze bewirkt; doch steigert sich letztere nur bei wenigen Arten der Familie so erheblich, dass der Insektenbesuch ein sehr ausgedehnter ist. Es besitzen daher auch fast alle Cruciferen die Möglichkeit spontaner Selbstbestäubung am Ende der Blütenentwicklung für den Fall, dass infolge ausbleibenden Insektenbesuches oder schlechter Witterung die Fremdbestäubung unterblieben ist. Die Kelchblätter dienen nicht nur als Schutzorgan für die sich entwickelnde Blüte, sondern bilden oft durch enges Zusammenschliessen unter einander und festes Zusammenhalten der Nägel der Kronblätter ein Honigreservoir. Der Anlockung der Insekten dienen die meist auffällig — weiss, gelb, seltener violett, blau oder rot — gefärbten Kronblätter, ferner die Nektar absondernden Honigdrüsen, die der Blüte zuweilen einen intensiven Honigduft (*Lepidium Draba*, *Thlaspi rotundifolium*, *Lobularia maritima*, *Armoracia*, *Crambe*) oder einen sonstigen starken Geruch (*Cheiranthus Cheiri*, *Matthiola incana*: Nelkengeruch) verleihen. Trotz der weitgehenden Uebereinstimmung im morphologischen Aufbau der Blüten zeigen die Cruciferen doch eine grosse Veränderlichkeit in der Zahl und Lage der Honigdrüsen, in der Stellung der Staubblätter zu diesen und zu der Narbe, sowie in der Art der Aufbewahrung und der Bergung des Nektars. Die Zahl der blütenbiologischen Typen ist entsprechend eine recht grosse; an dieser Stelle können nur die folgenden 2 Extreme der biologischen Differenzierung, die durch alle erdenklichen Uebergänge mit einander verbunden sind, geschildert werden, während bezüglich der Einzelheiten auf Knuth's Handbuch der Blütenbiologie, sowie auf die einschlägigen Arbeiten von Günthart<sup>4)</sup> verwiesen werden muss<sup>5)</sup> (letzterer unterscheidet [1910] 13 verschiedene biologische Blütentypen).

1. Niedrig organisierte Cruciferenblüten: Kelchblätter abstehend oder aufrecht abstehend; mediane Hebung der Blütenachse gering, seitliche Kelchblätter daher ungesackt. Kronblätter  $\pm$  abstehend mit kurzem Nagel und davon oft nicht scharf abgesetzter, in der gleichen Richtung liegender Platte, Staubfäden  $\pm$  abstehend oder bogig aufstrebend, ohne Flügelleisten und Zähne. Nektarien ringsum gleichmässig um den Fruchtknoten und den Grund der Staubfäden verteilt, freiliegend, von aussen sichtbar, auch für kurzrüsselige Insekten leicht zu erreichen (kein Schutzmittel zur Bergung des Nektars); z. B. *Biscutella levigata*; *Draba aizoon* (Fig. 748 a bis c).

2. Biologisch hochdifferenzierte und spezialisierte Blüten: Kelchblätter aufrecht, zusammenschliessend, die seitlichen im Zusammenhang mit der starken medianen Hebung des Blütenbodens am Grund sackförmig ausgezogen, oft als Honigreservoir dienend. Kronblätter mit langem, aufrechtem Nagel und scharf abgesetzter, abstehender Platte, in der Medianebene zusammenschliessend, nur seitlich eine Lücke zwischen sich lassend.

<sup>1)</sup> Ausnahmen bilden das subdiöcische, neuseeländische *Lepidium sisymbrioides* Hooker fil. und die zur Diklinie (Gynomonöcie oder -diöcie) neigende *Cardamine pratensis*.

<sup>2)</sup> Arten mit fehlenden oder ganz unscheinbaren Kronblättern, wie *Lepidium ruderales* und *Coronopus didymus*, dürften kaum von Insekten besucht werden. Indessen ist die vorwiegende Autogamie dieser Arten sicherlich ein sekundärer Zustand von geringem phylogenetischem Alter, da die Honigdrüsen die Funktion der Nektarabsonderung noch immer erfüllen.

<sup>3)</sup> Eine beginnende Heterostylie zeigen z. B. *Lepidium ruderales*, *Cardamine pratensis* und *Brassica nigra*.

<sup>4)</sup> Günthart, A. Beiträge zur Blütenbiologie der Cruciferen, Crassulaceen und der Gattung *Saxifraga*. Bibliotheca bot. Heft 58 (1902), 97 S., 11 Taf. — Ders. Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie in ihrer Anwendung auf Bau und Entstehung des Blütenapparates der Cruciferen. Jena 1910.

<sup>5)</sup> Der letztgenannte Autor vertritt die Auffassung, dass die Emporhebung der medianen Teile der Blütenachse (gegenüber den tieferstehenden seitlichen), die die Wurzeln des vorderen und des hinteren Kelchblattes — oft weit über die Ansatzstelle der seitlichen Staubblätter hinaus — am Blütenkegel emporsteigen lässt, sehr nachhaltig auf die Plastik der ganzen Blüte einwirkt und in letzter Linie, je nach dem verschiedenen Grade dieser Hebung, physikalisch-kausal die Mannigfaltigkeit der Blütenformen bewirkt. Die medianen Kelchblätter heben nämlich die ebenfalls nahe der Medianlinie entspringenden Kronblätter in die Höhe; der gleiche Einfluss trifft auch die medianen Honigdrüsen, die bei starker Hebung infolge Raumangels sich nicht entwickeln können. Endlich werden die an die medianen Kelchblätter angrenzenden Enden (Ränder) der Wurzeln der seitlichen Kelchblätter durch jene in die Höhe gehoben, wodurch sich teilweise ihre Sackbildungen erklären lassen.

Staubfäden aufrecht, oft mit längsverlaufenden Leisten- oder Flügelbildungen, die häufig als „Führungskanäle“ für den Insektenrüssel dienen. Staubbeutel der längeren Staubblätter auswärts (gegen die kurzen Staubblätter) gedreht. Nektarien durch die zusammenschliessenden Kelch- und Kronblätter geschützt und auf die Lateral-

seite (den Grund der kurzen Staubfäden) beschränkt, die medianen nicht ausgebildet. Auf diese Weise wird der Nektar nur durch die zwei seitlichen, in zweckmässiger Weise vorgebildeten, senkrechten, röhrenförmigen Blüteneingänge erreichbar, und zwar lediglich für langrüsselige Insekten. Bemerkenswert ist dabei die biologisch äusserst zweckmässig erscheinende Korrelation, die darin besteht, dass über denjenigen Stellen, wo die grösste Ansammlung von Drüsengewebe anzutreffen ist, auch die Lücken im Krönteller, die



Fig. 748. a bis c Blüte von *Draba aizoon* Wahlenb. a Blüte in voller Anthese (von oben), b Dieselbe von der Seite gesehen, c Dieselbe nach dem Verblühen knospenförmig geschlossen. — d Blüte von *Aubrietia purpurea* DC. von oben, e Sexualorgane und Nektarien vor Beginn des Staubens, f Ebenso, Beginn der Papillenbildung an der Narbe, g bis i Schemata der Bewegungen der Antheren, j Blüte mit teilweise entferntem Perianth, Antheren der längeren Staubblätter nach der Seite gedreht, l Diagramm, Fortsätze der Filamente, die Honigzugänge, Blüteneingänge und den stärksten Grad der Abdrückung der oberen Antheren darstellend, — m Querschnitt durch den Blütengrund von *Berteroa incana* (L.) DC. n Blüte von oben (alle Figuren nach Gütthart).

dem Insekt den Zugang ermöglichen, und ausserdem die grösste Anhäufung von Pollen (infolge der Drehung der medianen Staubbeutel) sich finden (die beiden Blüteneingänge werden von stäubenden Antheren flankiert). Hieher z. B. die Blüten von *Biscutella cichoriifolia* und *Aubrietia purpurea* (Fig. 748 d bis l). Wird der Blütengrund wie bei *Berteroa incana* (Fig. 748 m, n) auf jeder Seite durch einen auf der Innenseite vorspringenden Zahn am Grunde des kurzen Staubfadens (Taf. 125, Fig. 9) nochmals in 2 Hälften abgeteilt (also im ganzen 4-fächerig), so muss das besuchende Insekt während des Saugens mehrmals seinen Körper auf- und abbewegen, wobei es mit den Staubbeuteln und der Narbe wiederholt in gründliche Berührung kommt. — Niedrig- und hochorganisierte Blüten entsprechen nun nicht etwa systematischen Gruppen innerhalb der Familie; sie können vielmehr innerhalb der gleichen Gattung nebeneinander bei verschiedenen Arten vorkommen (*Biscutella*, *Draba*), ja selbst innerhalb einer und derselben Spezies schwanken die blütenbiologischen Merkmale zuweilen bei Exemplaren von verschiedenen Lokalitäten.

Die bereits erwähnte, am Schlusse der Anthese (oder auch bei anhaltend schlechtem Wetter in den geschlossen bleibenden Blüten) eintretende Selbstbestäubung kommt dadurch zustande, dass auch bei den niedrig organisierten Blüten bei dem Beginn des Welkens Kelch und Krone sich knospenförmig schliessen (Fig. 748 c). Dabei werden die langen Staubblätter an den Fruchtknoten angedrückt, und die durch das Längenwachstum des letzteren emporgehobene Narbe muss notwendig mit den Staubbeuteln in Berührung kommen. In den ersten Stadien der Anthese steht dagegen die Narbe tiefer als die Beutel der langen Staubblätter, die zudem oft stark nach auswärts gekrümmt oder nach der Seite gedreht sind, so dass in dieser Entwicklungsphase nur Fremdbestäubung, aber keine Autogamie möglich ist (Fig. 748 e, f). — Trotz der wohl bei allen<sup>1)</sup> Cruciferen zu konstatierenden Einrichtungen zur Autogamie sind manche Arten selbststeril, d. h. sie vermögen bei Bestäubung mit dem Pollen der gleichen Blüte oder selbst (z. B. bei *Cardamine pratensis*) mit Pollen aus einer anderen Blüte des gleichen Stockes keine oder nur taube Samen zu erzeugen; so nach Hildebrand (1896): *Cardamine pratensis*, *Aethionema grandiflorum*, *Hesperis tristis*, *Sisymbrium tanacetifolium*, *Lobularia maritima* u. a. Dagegen ist Selbstfertilität (d. h. Samenerzeugung bei Selbstbestäubung) durch Versuche mit Gazebeuteln positiv festgestellt worden, z. B. bei *Alliaria officinalis*, *Malcolmia maritima*, *Erophila verna*, *Brassica Rapa*. — Bastarde sind in einzelnen Gattungen (z. B. *Cardamine*, *Dentaria*, *Roripa* [*Nasturtium*], *Arabis*, *Draba*) häufig, in anderen, selbst sehr formenreichen Genera (wie *Sisymbrium*, *Brassica*, *Lepidium*) dagegen nicht sicher nachgewiesen.

Biologie der Früchte und Samen. Die Springfrüchte (Schoten oder Schötchen) zeigen keinerlei Einrichtungen zur Fruchtverbreitung, wohl aber zuweilen Vorrichtungen, die das Aufspringen der Klappen

<sup>1)</sup> Nur für einige *Thlaspi*-Arten mit ansehnlichen Blüten (*T. alpinum*, *T. rotundifolium*) wird angegeben, dass Selbstbestäubung ausgeschlossen sei (?)

und die Ausstreuung der Samen erleichtern. So das elastische Zurückrollen von dünnen Schotenklappen ohne starren Mittelnerv (Cardamine-Arten; Taf. 125, Fig. 36). In den über das Ende der Scheidewand vorspringenden Flügel-lappen (Taf. 125, Fig. 28, 45, 46, 47)<sup>1)</sup> kann man zweckmässige Angriffspunkte für mechanische Angriffe (etwa das Vorbeistreichen von Tieren, eventuell auch Windwirkung usw.), die die Frucht gewaltsam zum Aufspringen bringen, erblicken. Die in den Springfrüchten gebildeten Samen weisen meist eine dicke,  $\pm$  papillöse, höckerige oder grubige Samenschale auf, die bei Benetzung klebrig verschleimt (Fig. 745h); die letztere Eigentümlichkeit mag zur Verbreitung der Samen (mittelst Anhaftens<sup>2)</sup> an sich bewegenden Gegenständen) und auch zu ihrer Befestigung im Keimbett dienen. Häufig weisen die Samen auch Flügelbildungen (Taf. 125, Fig. 44, 48, 56, 57, 59) auf, die eine Oberflächenvergrößerung bzw. Verminderung des spezifischen Gewichtes bewirken und folglich die Flugfähigkeit der in diesen Fällen ohnehin flachgedrückten Samen erhöhen. Ganz anders die Schliess- und Spaltfrüchte. Hier weist die Oberfläche der Frucht oft stark vorspringende Runzeln oder Zacken auf (Neslea, Taf. 125, Fig. 27; Coronopus, Taf. 127, Fig. 1b; Bunias Erucago, Fig. 745b), die als zoochore Verbreitungsmittel der Frucht mit dem eingeschlossenen Samen zu deuten sind, oder Flügelbildungen, die der Windverbreitung<sup>3)</sup> dienen (Schötchen von *Isatis*, Taf. 125, Fig. 40, sowie von *Clypeola*; Teilfrüchte von *Biscutella*, Fig. 43). Die Schale der Samen der Schliessfrüchte ist in der Regel dünn und glatt und entbehrt mit wenigen Ausnahmen<sup>4)</sup> völlig der Fähigkeit der Verschleimung; letztere wäre auch ganz zwecklos, da ja die Samenschale zeitlebens in der Frucht eingeschlossen bleibt und nie mit der Aussenwelt in Berührung kommt. Sehr bemerkenswert sind in dieser Hinsicht die Früchte und Samen der heterokarpischen und heterospermen *Aëthionema*-Arten (vgl. oben pag. 55).

Ueber das Zustandekommen der Lagerung des Keimlings während der ontogenetischen Entwicklung geben die Untersuchungen von Hannig<sup>5)</sup> Auskunft. Im unreifen Keim ist — im Gegensatz zum reifen Samen — die primäre Orientierung der Keimblätter (notorrhiz oder pleorrhiz) vollkommen regellos. Beim fortschreitenden Längenwachstum des Keimlings und bei seinem Uebertritt aus dem Mikropylen- (Synergiden-) Schenkel des Embryosackes (wo bekanntlich die Eizelle liegt und die erste Entwicklung des Embryo sich abspielt) in den Chalaza- (Antipoden-) Schenkel findet durch mechanischen Zwang infolge der Raumverhältnisse eine Ueberkrümmung der Keimblätter statt, ohne dass dabei jetzt schon eine Aenderung oder Regelung ihrer Querschnittsorientierung zu bemerken ist. Dass die Krümmung des Keimlings nicht etwa eine spontane Nutationsbewegung ist, wie auch schon vermutet wurde, geht daraus hervor, dass jugendliche, aus dem Embryosack befreite Keimlinge, in einer geeigneten Nährlösung kultiviert, gerade in die Länge wachsen, ohne sich zu krümmen oder eine bereits vorhandene Krümmung zu verstärken.<sup>6)</sup> Zudem lässt sich leicht beobachten, dass bei frischen (grünen) Samen, wenn die Samenschale an geeigneter Stelle geritzt wird, der Keimling, zufolge einer energischen Rückkrümmung der Keimblätter, mit dem einen Schenkel oder auch völlig aus dem Samen herausschnellt, wobei seine Krümmung beträchtlich zurückgeht — ein offenkundiges Zeichen dafür, dass er sich vorher in einer unnatürlichen Zwangslage befand. Allerdings stösst der Keimling bei seinem Wachstum und der Ueberkrümmung der Keimblätter nicht an die Wand des Embryosackes selbst an, sondern an schwer lösliche periphere Partien des Nährgewebes, die er nicht zu durchdringen vermag; er wächst vielmehr in eine zum voraus aufgelockerte Zone des Nährgewebes hinein. — Die anfangs unregelmässige Orientierung der Keimblätter tritt, nachdem die Ueberkrümmung  $\pm$  weit vorgeschritten ist, erst während der Vollendung des Längen- und Dickenwachstums durch nachträgliche Drehung in die typische, definitive Lagerung über. Als massgebende und prädestinierende Ursachen sind dabei zu betrachten die Raumverhältnisse des Embryosackes einerseits und die Gestalt (Querschnittsform) der Keimblätter andererseits, die als konstante, gegebene Grössen vorauszusetzen sind; so ist z. B. einleuchtend, dass in dem zusammengedrückten Embryosack der angustisepten Siliculosen breite und flache Keimblätter, wie bei *Biscutella* (Fig. 746c), nur in seiten-

<sup>1)</sup> Letztere dürfen nicht, wie man etwa bei flüchtiger Betrachtung glauben könnte, als Mittel zur Frucht- und Samenverbreitung durch den Wind aufgefasst werden, da beim Sich-Loslösen der Klappen vom Rahmen die Samen entweder an den Plazenten hängen bleiben oder selbständig abfallen, nie aber — im Gegensatz zu den Spaltfrüchten — von den Klappen umschlossen mit diesen verbreitet werden.

<sup>2)</sup> Beim Austrocknen bleiben die gequollenen Samen ausserordentlich fest an ihrer Unterlage kleben.

<sup>3)</sup> Auch die eigenartigen Höhlungen in der Schliessfrucht von *Myagrurn perfoliatum* (Taf. 125, Fig. 49) erniedrigen das spezifische Gewicht derselben und erleichtern ihre Verfrachtung durch den Wind.

<sup>4)</sup> Dass bei *Lepidium Draba* trotz der Ausbildung einer Schliessfrucht die Samenschale verschleimt, findet seine Erklärung darin, dass die Indehiscenz des Schötchens phylogenetisch jung und die korrelative Veränderung — Verlust der Verschleimungsfähigkeit der Samenschale — noch nicht eingetreten ist.

<sup>5)</sup> Hannig, E. Ueber das Zustandekommen der Lagerung der Keimlinge bei den Cruciferen-Embryonen. Bot. Zeitung LXIV (1906), 1. Abt., 1 bis 14, Taf. I.

<sup>6)</sup> Hannig, E. Ueber die Kultur von Cruciferenembryonen ausserhalb des Embryosackes. Bot. Zeitung LXII (1904), 1. Abt., 45 ff.

wurzeliger Lage (Taf. 125, Fig. 60 und Fig. 746k), im Querschnitt rundliche oder fast quadratische Keimblätter dagegen, wie z. B. diejenigen von *Lepidium rudera* (Fig. 746a), nur in rückenwurzlicher Orientierung (Taf. 125, Fig. 62) Platz finden können. Bei *Bunias Erucago*, einem Beispiel für spiroloben Keimling, ist die Samenanlage fast kugelig, die Krümmungsbahn entsprechend fast kreisförmig (nicht geknickt); das äussere Keimblatt stösst daher bei fortschreitendem Längenwachstum schliesslich mit der Spitze an die Scheidewand zwischen den beiden Embryosackschenkeln an und wird so zu spiralförmiger Aufrollung gezwungen. Bei den Orthoploceen (Taf. 125, Fig. 61; Fig. 746d, l) sind die Keimblätter sehr breit und dünn und liegen von Anfang der Embryosackwand flach an; bei der Ueberkrümmung müssen sie sich infolge des geringen Querdurchmessers des Embryosackes wie ein halbgeöffnetes Buch einfallen. Der halbgeöffneten Seite gegenüber steht dann im Synergidenschenkel das Würzelchen, das schliesslich in die Rinne der zusammengefalteten Keimblätter zu liegen kommt. Auch die übrigen  $\pm$  abnorm anmutenden Lagerungsformen der Keimblätter (Diplokolobie usw.) dürften durch die Raumverhältnisse ihre Erklärung finden (vgl. z. B. unten bei der Gattung *Coronopus*). Hervorzuheben ist noch, dass an der nachträglichen Drehung der Keimblätter in die typische Lage nur ihre im Antipodenschenkel (also über der Knickung des Keimlings) gelegene Partie teilnimmt; der stielartige, im Synergidenschenkel verbleibende Teil der pleuroploken Keimblätter behält  $\pm$  die ursprüngliche unregelmässige Lage bei, weil der Gesamtquerschnitt der Kotyledonarstiele annähernd rundlich ist, mithin in jeder Orientierung ungefähr gleich gut Platz findet.

Zum Diagramm der Cruciferenblüte. Ueber diesen Gegenstand existiert seit den zwanziger Jahren des letzten Jahrhunderts eine umfangreiche Literatur; selbst in der neuesten Zeit werden über einzelne Punkte noch verschiedene Meinungen vertreten. — August Pyramus de Candolle (1821) nahm folgende Blütenformel an:  $K_4^1$  (orthogonal)  $C_4$  (diagonal)  $A_6$  (aus einem orthogonalen, ursprünglich 4-zähligen Kreis durch Spaltung der medianen Glieder entstanden)  $G_2$  (lateral); die Blüte wäre demnach mit Ausnahme des Fruchtknotens aus 4-zähligen, alternierenden Quirlen gebildet. Dagegen ist jedoch zu bemerken, dass die Staubblätter wegen der höheren Einfügung der medianen Glieder deutlich in 2 Kreisen stehen<sup>2)</sup> (etwas weniger augenfällig ist das letztere auch bei den Kelchblättern der Fall). Die empirische Blütenformel lautet vielmehr:  $K_2+2 C_4 A_2+4 G_2$  (oder 4 nach anderer Auffassung); vgl. dazu das Diagramm (Fig. 749b). Hinsichtlich des Kelches herrscht heute wohl allgemeine Uebereinstimmung ( $K_2+2$ )<sup>3)</sup>. Bezüglich der Deutung des Androeceums stehen sich besonders zwei Theorien gegenüber: 1. die „Spaltungstheorie“, begründet von A. Pyr. De Candolle 1821 (vgl. oben) und fortgesetzt von Seringe, Aug. St-Hilaire, Moquin-Tandon, Webb, A. Gray und Eichler (1865); nach ihr sind die beiden medianen Staubblattpaare durch Spaltung (Dédoublement) aus einer einzigen Anlage hervorgegangen, was aus dem paarweisen Beisammenstehen der Staubfäden und auch aus embryologischen Befunden (Anlage eines einzigen Primordiums für jedes Paar der langen Staubblätter nach Eichler) hervorgehen soll (Fig. 749d). 2. Die „Aborttheorie“, begründet von Lestiboudois (1826), Lindley, Kunth (1831), adoptiert und weiter ausgeführt von J. Gay, Schimper, Wydler (1859), Chatin (1861), Godron (1864), Chodat (1867), Čelakowský (1894), Chodat & Lendner (1897). Nach diesen Autoren wären zwei vierzählige mit einander alternierende Kreise von Staubblättern anzunehmen ( $A_4+4$ ), die medianen Glieder des äusseren Kreises wären jedoch abortiert (Fig. 749c). Keine dieser beiden Theorien vermag ganz zu befriedigen; gegen die Spaltungstheorie ist einzuwenden, dass nach Beobachtungen von Chatin, Payer und Wretschko (1868) — im Gegensatz zu den Angaben von Eichler — jedes der beiden langen Staubblätter eines Paares aus einem besonderen Primordium hervorgeht, dass ferner die langen Staubblätter stets — abgesehen von zufälligen Abnormitäten — vollkommen ausgebildete (nicht etwa halbierte) Staubbeutel aufweisen; gegen die Aborttheorie spricht die Stellung der langen (inneren) Staubblätter, die nicht diagonal stehen, sondern paarweise der Mittellinie genähert sind. Manche Autoren verzichten daher völlig auf eine theoretische Erklärung des Androeceums und bescheiden sich mit dem empirischen Diagramm (Wretschko). Recht glücklich erscheint jedoch der Erklärungsversuch von K. Schumann (1890)<sup>4)</sup>, der die lange Staubblattpaare nicht durch Spaltung einer einzigen Anlage, sondern durch Verdoppelung der Anlagen infolge des in transversaler Richtung (zufolge einer starken transversalen Dehnung der Blütenachse) reichlich vorhandenen Raumes entstanden wissen will. — Hinsichtlich der Krone nehmen fast alle Autoren nach dem empirischen Befund einen vierzähligen Kreis in diagonalen Stellung an; nur wenige extreme Anhänger der Spaltungstheorie (Steinheil 1839, Meschajeff 1872) lassen auch die

<sup>1)</sup> In Blütenformeln bedeuten: K = Kelchblätter, C = Kronblätter, A = Staubblätter (Androeceum), G = Fruchtblätter (Gynaeceum).

<sup>2)</sup> Schon Linné hat bekanntlich auf Grund dieses auffälligen Verhaltens aus den Cruciferen eine eigene (seine 15te) Klasse: *Tetradynámia* (Viermüchtige; von *τέτρα* [tétra] = 4 und *δύναμις* [dýnamis] = Macht) konstituiert.

<sup>3)</sup> Zuletzt hatte Chodat (1887) die Theorie von der durchgängigen Tetramerie der Blüten (auch des Kelches) vertreten; der gleiche Autor kam jedoch später (1897) von dieser Annahme zurück.

<sup>4)</sup> Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss (1890), pag. 175 bis 187.

4 Kronblätter durch Spaltung zweier medianer Anlagen entstehen, eine Annahme, die sich entwicklungs-geschichtlich nicht stützen lässt. Was endlich noch das Gynaeceum betrifft, so sind bis in die jüngste Zeit die Meinungen über die Zahl der Fruchtblätter geteilt. Ein Teil der Forscher (so De Candolle 1821, Eichler 1865, Wretschko 1872 und

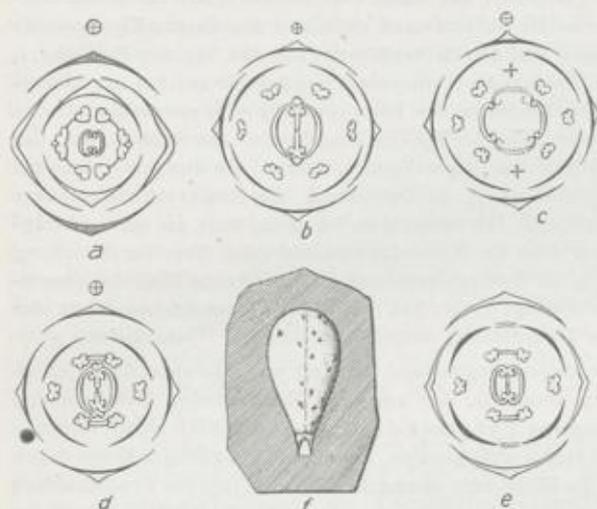


Fig. 749. a Diagramm einer dizentrischen Fumarioideenblüte, b einer gewöhnlichen Cruciferenblüte ohne Zugrundelegung einer Theorie, c Diagramm der Cruciferenblüte nach der Aborttheorie, d nach der Spaltungstheorie der Staubblätter (nach Eichler), e nach der Verdoppelungstheorie der Kron- und der medianen Staubblätter, f Frucht von *Lepidium antiquum* Heer (Pfl.) (Fig. a bis d nach Eichler, Fig. e und f Originale nach Thellung.)

in neuerer Zeit besonders Čelakowský 1894, Solms-Laubach 1900, Hannig 1901) nimmt nur 2 transversal stehende Karpelle an, deren Ränder die samentragenden Plazenten (Rahmenstücke) bilden, während andere (besonders Chodat 1887, J. Klein 1893, Chodat & Lendner 1897, Gerber 1904) die Rahmenstücke als einen zweiten Kreis von medianen, unfruchtbaren Fruchtblättern betrachten<sup>1)</sup>. Gegen diese letztere Theorie spricht entschieden der von Hannig (1901) festgestellte Gefässbündelverlauf in Frucht- und Scheidewand; denn wollte man 4 Fruchtblätter in der Cruciferenfrucht annehmen, wobei die 2 Rahmenstücke als je ein medianes Fruchtblatt aufzufassen wären, so käme man zu dem widersinnigen Resultat, dass von diesen Blättern aus Gefässstränge in die benachbarten Blätter (die Klappen) übertreten. Wir werden schliesslich am besten die im Sinne der Schumann'schen Auffassung modifizierte „Spaltungstheorie“ annehmen und die Cruciferenblüte sich aus 6 durchwegs ursprünglich 2-gliederigen Quirlen aufbauen lassen, wobei jedoch in Krone und Androeceum die medianen Glieder in transversaler Richtung verdoppelt sind; wir gelangen damit zu der Formel  $K2 + 2C2 \times 2A2 + [2 \times 2]G2$ ,

die den Vorzug der Annahme eines einheitlichen Bauplanes in der ganzen Blüte für sich hat, und zu einem Diagramm (Fig. 749c), das eine weitgehende Uebereinstimmung mit demjenigen der sicherlich nahe verwandten dizentrischen Fumarioideen (Fig. 749a) zeigt (die seitlichen, oft gesackten Kelchblätter der Cruciferen sind homolog den seitlichen gleichfalls in einen Honigsporn ausgezogenen Kronblättern, z. B. von *Dicentra*, die 4 Kronblätter der Cruciferen den 2 medianen der Fumarioideen).<sup>2)</sup>

**Systematik und Phylogenie.** Kaum in einer zweiten Pflanzenfamilie dürfte eine so grosse Kluft zwischen den Erfordernissen der praktischen Bestimmung und den Anforderungen an ein natürliches, die phylogenetisch-verwandtschaftlichen Beziehungen zum Ausdruck bringendes System bestehen, wie bei den Cruciferen. Alle Unterscheidungsmerkmale, mit denen der Florist operiert: Schoten- oder Schötchenform der Frucht, Oeffnungsweise derselben, Zahl der Samen pro Fach, Schnabel- und Flügelbildungen, Farbe der Kronblätter, ja selbst bis zu einem gewissen Grad die Lage des Keimlings im Samen — können in der Regel nur zur Umgrenzung von Gattungen und Arten, nie und nimmer aber zur Charakterisierung grösserer, phylogenetisch einheitlicher Gruppen Verwendung finden, da es sich dabei, wie neuere Untersuchungen gelehrt haben, fast stets um Anpassungsmerkmale von geringem phylogenetischem Alter handelt. So müssen alle älteren Cruciferensysteme, die sich nur auf äusserlich morphologische Merkmale gründen, als künstlich, d. h. lediglich einer praktischen Klassifikation dienend, bezeichnet werden; den wahren Verwandtschaftsverhältnissen vermögen sie nicht gerecht zu werden. Zu dieser Kategorie von Systemen gehören z. B. die folgenden von Linné, Adanson und Crantz:

Linné (1753/4) teilt seine XV. Klasse der Tetradynamia in 2 Ordnungen:

A. *Siliculosae* (vergl. oben): *Myagrum*, *Vella*, *Subularia*, *Draba*, *Lepidium*, *Thlaspi*, *Cochlearia*, *Iberis*, *Alyssum*, *Clypeola*, *Biscutella*, *Lunaria*.

<sup>1)</sup> Chodat & Lendner halten im Gegensatz zu den übrigen Vertretern der Tetrakarpellartheorie die seitlichen Fruchtblätter für unfruchtbar, die medianen dagegen für fruchtbar.

<sup>2)</sup> Der Vollständigkeit halber sei noch beigefügt, dass Lignier (1895), der eine vollkommene Homologie der Cruciferen- mit der Fumarioideenblüte und einen Aufbau aus durchwegs 2-gliederigen Quirlen annimmt, das Androeceum der Cruciferen aus 2 seitlichen, 3-gabeligen Blättern bestehend betrachtet (ähnlich wie bei *Dicentra*), und dass nach ihm auch die — median gestellten — Fruchtblätter 3-lappig wären, wobei der Mittellappen den fertilen Rahmenstücken, die Seitenlappen den sterilen Fruchtklappen entsprechen würden; endlich sollen, entsprechend den 3-lappigen Kronblättern z. B. von *Hypecoum*, die Kronblätter der Cruciferen als Seitenlappen zu den medianen Kelchblättern gehören.

B. Siliquosae: Dentaria, Cardamine, Sisymbrium, Erysimum, Cheiranthus, Hesperis, Arabis, Turritis, Brassica, Sinapis, Raphanus, Bunias, Isatis, Crambe.

Die Verteilung der Arten auf die genannten Gattungen ist ziemlich willkürlich; scharfe Gattungsdiagnosen hat Linné nicht aufgestellt, die Hauptrolle spielen dabei Blüten- und Fruchtmerkmale.

Adanson (1763) bringt die an Zahl beträchtlich vermehrten Gattungen in folgende 4 Sektionen unter:

1. Les Roquetes. Erucae: Frucht eine 2-klappig aufspringende Schote.
2. Les Lunaires. Lunariae: Frucht ein aufspringendes, breitwandiges Schötchen.
3. Les Thlaspi. Thlaspi: Frucht ein aufspringendes, schmalwandiges Schötchen.
4. Les Raiforts. Raphani: Frucht eine geschlossen bleibende Nuss oder quer in Glieder zerfallend.

Crantz' Cruciferensystem (1769) zeigt zwar in der Umgrenzung und Charakterisierung der Gattung einen Fortschritt, hinsichtlich ihrer Anordnung in 3 Gruppen jedoch einen Rückschritt gegenüber Adanson:

I. Siliculosae, II. Siliquatae (angeblich Zwischenformen zwischen I und III, in Wirklichkeit jedoch Formen mit in der Regel nicht aufspringenden oder quer gegliederten Früchten), III. Siliquosae.

Nachdem zuerst Gärtner (1791) auf die verschiedene Lage des Würzelchens zum Keimling der Cruciferen aufmerksam gemacht hatte, verwendete Rob. Brown (1812) dieses Merkmal zu einer schärferen und natürlicheren Umgrenzung mancher Gattungen; Teesdalla, Aethionema, Petrocallis, Hutschinsia, Malcolmia, Euclidium, Matthiola u. a. wurden von ihm aufgestellt, während die alten, unnatürlichen Sammelgattungen Thlaspi, Lepidium, Sisymbrium, Erysimum, Cheiranthus, Bunias im wesentlichen auf ihren heute angenommenen Umfang beschränkt wurden. In der Anordnung der Gattungen zeigt R. Brown's Arbeit jedoch keinen wesentlichen Fortschritt.

Fussend auf den erwähnten Untersuchungen von R. Brown, stellte A. Pyr. De Candolle (1821) ein Cruciferensystem auf, dessen Hauptgruppen auf bestimmte Kombinationen von Samen- und Fruchtmerkmalen begründet sind. Die ganze Familie („Ordo“) zerfällt nach der Beschaffenheit des Keimlings in 5 Subordines: Pleurorrhizeae, Notorrhizeae, Orthoplóceae, Spirolóbeae und Diplecolóbeae (vgl. oben pag 55, 56), deren jede nach dem Bau der Frucht in eine Anzahl von Tribus eingeteilt wird, nach folgendem tabellarischem Schema:

	Pleurorrhizeae	Notorrhizeae	Orthoplóceae	Spirolóbeae	Diplecolóbeae
Siliquosae	Arabideae	Sisymbrieae	Brassiceae	—	Heliophileae
Latisepatae	Alyssineae	Camelineae	Velleae	—	Subulariae
Angustiseptae	Thlaspidae	Lepidineae	Psychineae	—	Brachycarpeae
Nucamentaceae	Euclidiae	Isatideae	Zilleae	Buniadeae	—
Lomentaceae	Cakilinae	Anchonieae	Raphanaceae	Erucarieae	—

Dieses geniale System trägt den Bedürfnissen einer praktischen und übersichtlichen Klassifikation in weitgehendem Masse Rechnung, da es alle bekannten — und auch allenfalls noch neu zu entdeckenden — Gattungen in ein leicht fassliches Schema bringt. De Candolle's System ist denn auch bis gegen das Ende des letzten Jahrhunderts das herrschende geblieben; die Systeme von Grenier et Godron (1847), Bentham et Hooker (1862), Fournier (1862), Boissier (1867), Le Maout et Decaisne (1868), Baillon (1872), Pomel (1883), Wettstein (1889) und Beck (1890, 1892) stellen lediglich mehr oder weniger bedeutende Modifikationen des De Candolle'schen dar, in allen Fällen beruht die Gruppierung der Gattungen auf Frucht- und Samenmerkmalen. Erst in jüngster Zeit hat sich die Erkenntnis Bahn gebrochen, dass auf Grund dieser Merkmale allein niemals ein natürliches System zustandekommen kann, dass vielmehr zur Ergründung der wahren verwandtschaftlichen und phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Gattungen noch andere, von der Anpassung an äussere Verhältnisse oder an bestimmte biologische Funktionen möglichst unabhängige — z. B. anatomische — Merkmale herangezogen werden müssen. Dass die Einteilung in Siliquosae und Siliculosae (vgl. pag. 54, 62) keine natürliche sein kann, beweist z. B. die Gattung Roripa (Nasturtium), in der Schoten- und Schötchenfrüchte nebeneinander vorkommen (auch Arabis Vochinensis würde, im Gegensatz zu ihren schotenfrüchtigen Gattungsgenossen, streng genommen zu den Siliculosen gerechnet werden müssen), letztere können durch Verkürzung und Verminderung der Samenanzahl direkt aus den ersteren hervorgehen.<sup>1)</sup> Die heterokarpischen Aethionema-Arten (vgl. pag. 55) lehren des ferneren, dass nicht nur in engen Verwandtschaftskreisen, sondern selbst auf der gleichen Pflanze Spring- und Schliessfrüchte nebeneinander vorkommen können; unnatürlich wäre z. B. auch die Trennung von Lepidium Draba

<sup>1)</sup> Die Schote von Brassica (Sinapis) arvensis kann experimentell durch Abtöten aller jungen Samen bis auf einen in ein einsamiges Schötchen (Schliessfrucht) umgewandelt werden (Goebel).

von den übrigen Arten der Gattung<sup>1)</sup>, oder die Versetzung von *Vogelia* (= *Neslia*) in eine von *Camelina* entfernte Gruppe, lediglich auf Grund des Geschlossenbleibens der Frucht. Die verschiedenen Arten der südafrikanischen Gattung *Heliophila* haben teils aufspringende oder geschlossen bleibende Schoten, teils Schötchen und wurden dementsprechend von früheren Autoren in die verschiedensten Gattungen, deren Früchten sie äusserlich gleichen, versetzt (*Cheiranthus*, *Arabis*, *Hesperis*, *Cleome*, *Lunaria*, *Farsetia*, *Ricótia*, *Aurinia* [*Alyssum*], *Peltaria*); sie beweisen jedoch ihre nahe Verwandtschaft durch den allen Arten gemeinsamen eigenartigen Bau des Keimlings (Fig. 746 e) und durch die Form der Narbe. Man gewinnt schliesslich die Ueberzeugung, dass ein- oder wenigsamige Schliessfrüchte in verschiedenen Verwandtschaftskreisen innerhalb der Familie als Endglieder von Reduktionsreihen auftreten können, und dass es folglich vom Standpunkt einer phylogenetischen Systematik ein Unding wäre, alle schliessfrüchtigen Cruciferen in eine Gruppe bringen zu wollen. Dass auch die relative Lage von Würzelchen und Keimblättern im Samen unter Umständen kein zuverlässiges systematisches Merkmal abgibt, lehren z. B. folgende Gattungen und Arten, bei denen ein Schwanken zwischen Notorrhizie und Pleurorrhizie zu konstatieren ist: *Kerneria saxatilis* (Fig. 746 m, n), *Hutchinsia alpina*, *Capsella procumbens*, *Lobularia maritima*, *Petrocallis Pyrenaica* (schon 1826 von Monnard beobachtet), *Isatis*, *Aëthionema*, *Cakile*, *Cheiranthus Cheiri*, *Cardamine*, *Roripa*, *Cochlearia*. So leicht es nun ist, zu zeigen, dass die Merkmale, auf denen De Candolle's Cruciferensystem beruht, für eine natürliche Systematik unzulänglich sind, so schwer ist es, etwas wirklich Besseres an ihre Stelle zu setzen. Die gegenwärtige Aufgabe der Cruciferensystematik besteht darin, Merkmale aufzusuchen, durch die sich grössere einheitliche Gruppen innerhalb der Familie charakterisieren lassen. In diesem Sinne werden in neuerer Zeit namentlich folgende Merkmale herangezogen:

1. Die Haare (Dennert 1885, Prantl 1891). In Prantl's Cruciferensystem (1891) spielt die Beschaffenheit der Haare (ob einfach oder wenigstens teilweise verzweigt oder mehrzellig und drüsentragend) eine grosse Rolle bei der Bildung der Gruppen. Tatsächlich sind z. B. die artenreichen Subtribus der *Brassicinae* und der *Lepidinae* durch das Vorkommen von stets nur einfachen Haaren charakterisiert, während z. B. die *Alyssinae* und *Erysiminae* durch verzweigte Haare, die *Hesperidinae* durch mehrzellige Drüsenhöcker ausgezeichnet sind. In andern Gruppen jedoch erweist sich das Merkmal des Behaarungscharakters als unnatürlich, da nach ihm z. B. *Sisymbrium Sophia* von den übrigen Arten getrennt und sicherlich nahe verwandte Gattungen wie *Draba* und *Petrocallis*, *Arabis*<sup>2)</sup> und *Cardamine* in verschiedenen Gruppen untergebracht werden müssten.

2. Die Lage der Eiweiss- oder Myrosinzellen (vgl. pag. 57) namentlich in den Laubblättern. Schweidler (1905) teilt die Cruciferen nach dem Lokalisationstypus der Idioblasten geradezu in 3 Unterfamilien ein:

α) *Exo-Idioblastae*: Myrosinzellen ausschliesslich im Mesophyll, chlorophyllführend („Mesophyll-Idioblasten“).

β) *Endo-Idioblastae*: Myrosinzellen an die Leitbündel gebunden, chlorophyllfrei („Leitbündel-Idioblasten“).

γ) *Hetero-Idioblastae*: Pflanzen mit Mesophyll- und Leitbündel-Idioblasten.

Das Verhalten der Eiweiss-Schläuche ist sicherlich systematisch verwendbar und dient häufig zur Charakterisierung von Gattungen; doch sind die 3 Schweidler'schen Unterfamilien als Ganzes genommen unnatürlich, da z. B. *Arabis Halleri* (und *arenosa*) und die übrigen *Arabis*-Arten, *Lepidium*, *Draba* und der Rest der Gattung *Lepidium* und *Teesdalia* in verschiedene Unterfamilien zu stehen kämen.

3. Die Honigdrüsen (vgl. pag. 52) wurden schon von Crantz (1769) beobachtet und später besonders von Blütenbiologen (z. B. Kirchner 1888) untersucht. Auf Grund ihrer Beschaffenheit stellten Velenowsky (1883), Bayer (1905) und Calestani (1908) besondere Cruciferensysteme auf, und auch in Prantl's System (1891) spielen sie eine bedeutende Rolle. Tatsächlich geben sie oft ein vorzügliches phylogenetisch-systematisches Merkmal ab. Nur darf das System nicht einseitig auf ihr Verhalten aufgebaut werden, da die Honigdrüsen häufig mit bestimmten blütenbiologischen Verhältnissen in Korrelation stehen, die als Anpassungsmerkmale von geringem phylogenetischem Alter zu deuten sind.

4. Die Gestalt der Narbe (vgl. Taf. 125, Fig. 11 bis 16) wurde von Prantl (1891) neben dem Charakter der Behaarung als erstklassiges Einteilungsprinzip der Familie benutzt. Während jedoch einzelne — besonders phylogenetisch alte — Gruppen durch das Merkmal der kugeligen Narbe gut charakterisiert sind (*Heliophilinae*, *Schizopetalinae*, *Cremolobinae*), tritt in anderen Verwandtschaftskreisen wiederum eine grosse Mannigfaltigkeit in der Narbenform auf (z. B. rundum gleichmässig entwickelte und ± 2lappige Narben innerhalb der Gattungen *Erysimum* und *Sisymbrium*). Dazu kommt, dass die Beschaffenheit der Narbe an gepressten Pflanzen oft sehr schwer festzustellen ist.

5. Der anatomische Bau der Scheidewand der Frucht, den schon Fournier (1865) in seiner Monographie zur Charakterisierung der Arten der Gattung *Sisymbrium* verwendet hatte, wurde in weitergehendem Masse von Prantl (1891) zur Abgrenzung von Subtribus innerhalb der Hauptgruppen der Familie herangezogen

<sup>1)</sup> *Lepidium heterophyllum*, normal mit aufspringenden Schötchen, bildet in England eine lokale Abart mit Schliessfrüchten (var. *alatostylum* [Townsend] Groves).

<sup>2)</sup> *Arabis caerulea* hat oft nur einfache Haare im Gegensatz zu den übrigen Arten der Gattung.

(vgl. pag. 66). In einzelnen Fällen sind Gattungsgruppen, die auch nach den übrigen Merkmalen eine enge Zusammengehörigkeit beweisen, durch eine eigenartige Struktur der Scheidewand-Epidermiszellen charakterisiert (z. B. die Alyssinae), während in anderen Fällen selbst in grösseren Abteilungen eine grosse Gleichförmigkeit in der anatomischen Beschaffenheit der Scheidewand herrscht oder umgekehrt nahe verwandt erscheinende Gattungen wegen der Verschiedenheit des anatomischen Baues voneinander weit getrennt werden müssten.

In Würdigung der eben geschilderten Verhältnisse kommt man ohne weiteres zu dem Schluss, dass ein wirklich natürliches Cruciferensystem nie und nimmer auf ein einzelnes Merkmal begründet werden darf, da, wie wir gesehen haben, kein einziges Merkmal sich durchwegs in der ganzen Familie als von phylogenetisch-systematischem Wert erweist. Zur Ermittlung der nähern oder weitern Verwandtschaft zweier Gattungen oder von Gattungsgruppen untereinander müssen vielmehr sämtliche genannte Merkmale herangezogen und gegeneinander abgewogen werden, wobei in der Regel die Verwandtschaft als um so enger betrachtet werden kann, je grösser die Zahl der gemeinsamen übereinstimmenden Merkmale ist.

Das erste auf derartigen Prinzipien beruhende Cruciferensystem, das vollkommen mit der Tradition des De Candolle'schen Systems bricht und gänzlich neue Wege einschlägt, ist dasjenige von Prantl (1891), das auch — trotz gewisser Mängel — in dieser Flora der Aneinanderreihung der Gattungen zugrunde gelegt werden soll. Prantl gruppiert die Cruciferen folgendermassen:

- A. Haare unverzweigt oder fehlend; keine mehrzelligen Drüsenhaare oder Drüsenhöcker.  
 a) Narbe ringsum gleichmässig entwickelt auf ungeteiltem oder über den Medianen der Fruchtblätter verlängertem oder zurückgeschlagenem Griffel.

Tribus I: Thelypodieae.

1. Keimblätter weder gerollt noch gefaltet.
2. Frucht 2-klappig, mehrsamig:
  1. Subtribus: Stanleyinae. Nothothlaspi, Pringlea, Warea, Stanleya, Thelypodium etc.
    - 2\* Spaltfrucht mit 1-samigen Fächern.
  2. Subtribus: Cremolobinae. Cremolobus, Menonvillea etc.
    - 1\* (vgl. 1\*\*). Keimblätter verlängert, spiralig gerollt oder meist zweimal quergefaltet.
  3. Subtribus: Heliophilinae. Heliophila, Carponema, Brachycarpea u. a.
    - 1\*\* Keimblätter mit zweimal einwärts gefalteten Seitenflächen.
  4. Subtribus: Chamirinae. Chamira.
- b) Narbe über den Plazenten stärker entwickelt, auf gestutztem oder seicht- bis tief 2-lappigem, vorn zuweilen eingezogenem Griffel.

Tribus II: Sinapeae.

1. Keimblätter hinter der Krümmung des Embryos entspringend. Blüten perigyn oder mit seitlichen und medianen Honigdrüsen.
5. Subtribus: Lepidiinae. Subularia, Teesdalia, Lepidium, Coronopus, Ochthodium, Stroganovia, Biscutella, Megacarpaea.
  - 1\*. Keimblätter an der Krümmung des Embryos entspringend.
  2. Frucht fast stets ein Schötchen oder eine 1- bis 2-samige Schliessfrucht. Keimblätter nicht gefaltet. Nur seitliche Honigdrüsen. Griffel fast stets gestutzt.
6. Subtribus: Cochleariinae. Ionopsidium, Iberis, Aethionema, Eunomia, Didymophya, Petrocallis, Bivoncha, Thlaspi, Cochlearia, Kernera, Grællsia, Peltaria.
  - 2\*. Frucht eine Schote, seltener ein Schötchen oder quergegliedert, oder 1- bis 2-samige Schliessfrucht; meist seitliche und mediane Honigdrüsen.
  3. Griffel gestutzt, nicht eingezogen. Schote oder einsamige Schliessfrucht. Mediane Honigdrüsen vorhanden.
7. Subtribus: Alliariinae. Eutrema, Alliaria, Sobolewska.
  - 3\*. Griffel seicht- oder tief 2-lappig oder eingezogen.
  4. Keim rückenwurzellig, mit flachen oder gewölbten oder an den Seiten längsfaltigen Keimblättern, sehr selten seitenwurzellig (dann Gliederfrucht oder 1-samige Schliessfrucht). Mediane Honigdrüsen vorhanden (diese fehlen bei IV. 19. Hesperidinae und 20. Moricandinae).
8. Subtribus: Sisymbriinae. Sisymbrium, Ammosperma, Erucaria, Cakile, Myagrum, Calepina, Boreava, Isatis.
  - 4\* (vgl. auch 4\*\*). Keimblätter in der Mittellinie gefaltet. Mediane Honigdrüsen vorhanden (im Gegensatz zu den 20. Moricandinae).
  5. Schötchen oder 2-fächerige Schliessfrucht oder quergegliedert mit wagrechten Samen und derber Scheidewand im vorderen Glied; Zellen der Scheidewand nicht gestreckt und quergeteilt.

9. Subtribus: *Vellínae*. *Psychíne*, *Succóvia*, *Carríchterá*, *Vélla*, *Zílla* etc.

5°. Schote, zuweilen quergegliedert mit aufrechten (selten vom aufrechten Funiculus hängenden) Samen und höchstens zarter Scheidewand im vordern Glied.

10. Subtribus: *Brassicínae*. *Erúca*, *Sinápis*, *Diplotáxis*, *Erucástrum*, *Sinapidéndron*, *Brássica*, *Ráphanus*, *Enarthrocárpus*, *Cordylócarpus*, *Rapístrum*, *Muricária*, *Crámbe*, *Morísia*, *Cossónia*.

4\*\*. Keimling seitenwurzellig. Mediane Honigdrüsen vorhanden oder fehlend, Frucht stets 2-klappig.

11. Subtribus: *Cardaminínae*. *Barbaráa*, *Nastúrtium* (= *Róripa*), *Cardámíne*, *Dentária*, *Ricótia*, *Lunária* etc.

B. Haare sämtlich oder teilweise verzweigt (nur selten sämtlich unverzweigt oder gänzlich fehlend); zuweilen ausserdem Drüsenhaare oder Drüsenhöcker.

a) Narbe ringsum gleich entwickelt auf ungeteiltem oder über den Medianen der Fruchtblätter verlängertem oder zurückgeschlagenem Griffel.

#### Tribus III: *Schizopetaléae*.

1. Keim rückenwurzellig:

12. Subtribus: *Schizopetalínae*. *Máncoa*, *Tropidocárpum*, *Stenopétalum*, *Schizopétalum*.

1°. Keim seitenwurzellig:

13. Subtribus: *Physariínae*. *Synthlípsis*, *Lyrocárpa*, *Physária*, *Lesquerélla* etc.

b) Narbe über den Plazenten stärker entwickelt, auf ungeteiltem oder über den Plazenten in kürzere oder längere Lappen verlängertem Griffel.

#### Tribus IV: *Hesperídeae*.

1. Oberhautzellen der Scheidewand nicht der Quere nach geteilt.

2. Oberhautzellen der Scheidewand ohne zahlreiche parallele Teilungswände.

3. Nur seitliche Honigdrüsen. Frucht meist kurz. Samen nie 1reihig:

14. Subtribus: *Capsellínae*. *Hutchínsia*, *Capsélla*, *Camelína*, *Néslia* (= *Vogéllia*), *Drába*, *Schiveréckia*, *Aubriétia* etc.

3°. (vgl. auch 3\*\*). Seitliche Honigdrüsen mit je 1 medianen meist zu einem Ring vereinigt; nur selten fehlt die mediane Honigdrüse. Frucht meist lang:

15. Subtribus: *Turritínae*. *Descuráinia*, *Alyssópsis*, *Stenophrágma* (= *Arabidópsis*), *Turritis*, *Árabis*, *Macropódium*.

3\*\*. Seitliche und je 2 mediane Honigdrüsen. Frucht lang:

16. Subtribus: *Erysimínae*: *Gréggia*, *Erysimum*, *Cheiránthus*.

2°. Oberhautzellen der Scheidewand mit zahlreichen parallelen, aber in den verschiedenen Zellen verschieden gerichteten Teilungswänden:

17. Subtribus: *Alyssínae*. *Alýssum*, *Clypéola*, *Ptilótrichum*, *Lobulária*, *Lepidótrichum*, *Bertéroa*, *Fibígia*, *Vesicária* etc.

1°. Oberhautzellen der Scheidewand der Quere nach geteilt.

4. Keine Drüsenhaare oder Drüsenhöcker:

18. Subtribus: *Malcolmiínae*. *Braýa*, *Notóceras*, *Anastática*, *Malcolmia*, *Moréttia*, *Farsétia*, *Euclídium* etc.

4\* (vgl. auch 4\*\*). Drüsenhaare oder Drüsenhöcker vorhanden (nur selten fehlend):

19. Subtribus: *Hesperidínae*. *Héseris*, *Matthíola*, *Búnias*, *Choríspara* etc.

4\*\*. Behaarung fehlt vollständig; Keimblätter gewölbt bis gefaltet:

20. Subtribus: *Moricandiínae*. *Conríngia*, *Moricándia* etc.

Noch weiter als Prantl geht A. v. Hayek in seinem 1911 aufgestellten Cruciferensystem<sup>1)</sup> in der gleichmässigen Verwertung aller für die Systematik wichtigen Merkmale bei der Einteilung der Familie in Gruppen. Im Gegensatz zu Prantl misst v. Hayek der Beschaffenheit der Haare und der Form der Narbe nur untergeordneten Wert bei; dafür führt er das Verhalten der Eiweisszellen als wichtiges Merkmal ein und sucht auch in der Reihenfolge der Gruppen und Gattungen — soweit dies bei linearer Anordnung möglich ist — die phylogenetischen Beziehungen zum Ausdruck zu bringen, indem jeweils innerhalb der Triben die Gruppen oder Gattungen mit primitiv und einfach gebauten Früchten an den Anfang gestellt und die abgeleiteten Fruchtformen daran angeschlossen werden. v. Hayek's System umfasst folgende Gruppen:

#### Tribus I: *Thelypodíae*.

Frucht eine lineare Schote, meist mit Fruchträger. Honigdrüsen mächtig entwickelt, oft die medianen und lateralen zu einem Ring verschmolzen. Narbe rundum  $\pm$  gleichmässig entwickelt. Mesophyll-Idioblasten. Keimblätter flach. Haare einfach oder fehlend. — *Stanleya*, *Thelypódium* etc.

<sup>1)</sup> v. Hayek, A. Entwurf eines Cruciferen-Systems auf phylogenetischer Grundlage. Beih. z. Bot. Centralbl. XXVII (1911), Abt. I, 127 bis 335, 5 Taf. Siehe dort die Zusammenstellung der früheren systematischen Literatur.

## Tribus II: Arabideae.

Frucht eine lineare Schote oder bei abgeleiteten Formen verschieden gestaltet. Mediane und laterale Honigdrüsen vorhanden und oft zu einem Ring verschmolzen, nur bei einigen abgeleiteten Formen die medianen fehlend. Gynophor fehlend. Narbe  $\pm$  zweilappig.

1. Subtribus: *Sisymbriinae*. Frucht 2-klappig aufspringend. Laterale Honigdrüsen ringförmig, an der Aussenseite geschlossen, mit den medianen zu einem Ring verbunden. Leitbündel-Idioblasten. Keimblätter flach.

*Sisymbrium*, *Descurainia*, *Chamaepodium*, *Alyssopsis* etc.

2. Subtribus: *Erysiminae*. Frucht eine 2-klappig aufspringende Schote. Laterale Honigdrüsen an der Aussenseite offen, mit den medianen zu einem Ring verschmolzen. Leitbündel-Idioblasten. Haare ästig.

*Erysimum*, *Syrénia*, *Gréggia*.

3. Subtribus: *Cardamininae*. Frucht 2-klappig aufspringend, mit oft flachen Klappen. Mediane und laterale Honigdrüsen vorhanden, die seitlichen oft innen oder aussen offen; sehr selten die medianen fehlend. Leitbündel-Idioblasten. Haare meist einfach.

*Barbarica*, *Roripa*, *Armoracia*, *Nasturtium*, *Cardamine*, *Cardaminopsis*, *Arabidopsis*, *Turritis*.

4. Subtribus: *Arabidinae*. Frucht eine lineale, 2-klappig aufspringende Schote. Mediane und laterale Honigdrüsen vorhanden, oft zu einem Ring verbunden. Mesophyll-Idioblasten. Keimblätter flach.

*Arabis*, *Aubriétia*, *Alliaria* etc.

5. Subtribus: *Parlatoriinae*. Keine Vertreter in Mitteleuropa.

6. Subtribus: *Isatidinae*. Frucht schötchenförmig, meist von vorn und hinten zusammengedrückt (schmalwandig), nicht aufspringend, einsamig. Mediane und laterale Honigdrüsen zu einem geschlossenen Ring verschmolzen. Keimblätter flach. Leptom- und Mesophyll-Idioblasten. Haare einfach oder fehlend.

*Myagrum*, *Isatis* etc.

7. Subtribus: *Buniadinae*. Frucht nicht oder kaum aufspringend, meist ein 4-kantiges Nüsschen mit holzig verdickter Fruchtwand. Mediane und laterale Honigdrüsen gewöhnlich zu einem Ring verschmolzen. Mesophyll-Idioblasten. Haare unverzweigt.

*Ochthodium*, *Bunias*, *Boreava* etc.

## Tribus III: Alyseae.

Frucht meist 2-klappig aufspringend, linear oder schötchenförmig und dann meist von der Seite zusammengedrückt (breitwandig). Epidermiszellen des Septums fast stets mit zahlreichen parallelen Teilungswänden. Laterale Honigdrüsen paarweise am Grunde der kurzen Staubblätter, meist frei, mediane stets fehlend. Narbe deutlich 2-lappig. Haare meist ästig.

1. Subtribus: *Hesperidinae*. Frucht eine lineare, aufspringende oder geschlossen bleibende Schote. Leitbündel-Idioblasten.

*Cheiranthus*, *Hesperis*, *Malcolmia*, *Morétia*, *Matthiola*, *Notóceras* etc.

2. Subtribus: *Brayinae*. Frucht eine nicht flachgedrückte, aufspringende oder geschlossen bleibende Schote. Myrosinzellen im Mesophyll vorhanden oder fehlend und in den Schliesszellen der Spaltöffnungen reichlich Eiweiss vorhanden.

*Braña*, *Chorispora* und zahlreiche aussereuropäische Gattungen.

3. Subtribus: *Euclidinae*. Frucht ein verschieden gestaltetes, aber nicht von der Seite flachgedrücktes Nüsschen. Mesophyll-Idioblasten oder die Schliesszellen Myrosin führend.

*Euclidium*, *Anastatica*, *Octóceras*.

4. Subtribus: *Lunarinae*. Frucht lineal bis rundlich, von der Seite flachgedrückt. Epidermiszellen der Scheidewand mit zahlreichen parallelen, in allen Zellen gleich gerichteten Teilungswänden. Mesophyll-Idioblasten. Haare oft einfach.

*Farsétia*, *Ricótia*, *Lunaria* etc.

5. Subtribus: *Alyssinae*. Frucht schötchenförmig, aufspringend oder geschlossen bleibend, von der Seite flachgedrückt (breitwandig) oder mit aufgeblasenen Klappen. Epidermiszellen der Scheidewand mit zahlreichen parallelen, aber in den einzelnen Zellen verschieden gerichteten Teilungswänden. Mesophyll-Idioblasten.

*Fibígia*, *Bertéroa*, *Lepidótrichum*, *Alýssum*, *Degénia*, *Ptilótrichum*, *Vesicária*, *Kóniga* (= *Lobulária*), *Clypéola* etc.

6. Subtribus: *Drabinae*. Frucht ein von der Seite zusammengedrücktes Schötchen. Epidermiszellen der Scheidewand wellig, ohne parallele Teilungswände. Mesophyll-Idioblasten.

*Schiverékia*, *Drába*, *Petrocállis*.

## Tribus IV: Brassiceae.

Frucht verschieden gestaltet, mit einem deutlichen, oft mächtig entwickelten Schnabel, der bloss aus dem Replum mit Ausschluss der nicht bis zur Spitze reichenden Klappen gebildet wird. Laterale Honig-

drüsen fast stets an der Innenseite der kurzen Staubblätter, meist auch mediane Drüsen aussen vor den langen Staubblattpaaren vorhanden. Mesophyll-Idioblasten, Keimblätter meist rinnig-längsgefaltet. Haare einfach. Epidermiszellen des Septums ohne parallele Teilungswände.

1. Subtribus: *Brassicinae*. Frucht linear, nicht ausgesprochen quer 2-gliederig. Samen  $\pm$  kugelig. Mediane und laterale Honigdrüsen. Diplotaxis, Sinapidendron, Brassica, Sinapis, Eruca, Hirschefeldia etc.

2. Subtribus: *Raphaninae*: Frucht quer in einen stets samenführenden Schnabel (Stylarglied) und in einen samenführenden oder leeren bis ganz reduzierten Klappenteil (Valvarglied) gegliedert.

Erucaria, Morisia, Cordylocarpus, Rapistrum, Cakile, Crámbe, Zilla, Calepina, Enarthrocarpus, Raphanus, Cossónia etc.

3. Subtribus: *Vellinae*. Keine Vertreter in Mitteleuropa.

4. Subtribus: *Savignyinae*. Desgleichen.

5. Subtribus: *Moricandinae*. Frucht zweiklappig aufspringend mit kurzem oder undeutlichem Schnabel. Samen kugelig. Keimblätter nicht oder undeutlich längsgefaltet. Nur seitliche Honigdrüsen.

Conringia, Moricandia etc.

#### Tribus V.: *Lepidicae*.

Frucht  $\pm$  deutlich von vorn und hinten zusammengedrückt (schmalwandig), mit meist gekielten oder geflügelten, selten nur gedunsenen Klappen. Narbe  $\pm$  2lappig, über den Placenten stärker entwickelt. Seitliche Honigdrüsen paarig, klein, frei, mediane klein oder fehlend. Keimblätter flach oder über der Ursprungsstelle quer geknickt.

1. Subtribus: *Lepidinae*. Mediane Honigdrüsen vorhanden. Keimblätter über der Ursprungsstelle quer geknickt. Leitbündel-Idioblasten, daneben mitunter auch Mesophyll-Idioblasten.

Lepidium, Hymenophyssa, Cardaria, Coronopus, Biscutella, Megacarpoea etc.

2. Subtribus: *Iberidinae*. Mediane Honigdrüsen fehlend, laterale ohne seitlichen Fortsatz. Keimblätter flach. Leitbündel-, daneben mitunter auch Mesophyll-Idioblasten.

Hutchinsia, Iberis, Aethionema etc.

3. Subtribus: *Thlaspidinae*. Mediane Honigdrüsen fehlend, laterale mit seitlichem Fortsatz. Mesophyll-Idioblasten.

Cochlearia, Kernera, Ionopsidium, Eunomia, Thlaspi, Bivonea, Teesdalia, Peltaria etc.

4. Subtribus: *Capsellinae*. Mediane Honigdrüsen fehlend, laterale mit seitlichem Fortsatz. Leitbündel-Idioblasten. Haare ästig.

Camelina, Vogelia (= Néslia), Capsella.

5. Subtribus: *Subularinae*. Kelchblätter verwachsen. Fruchtknoten halb unterständig. Honigdrüsen als intrastaminaler Diskusring ausgebildet.

Subularia.

Die noch folgenden 5 Tribus haben keine Vertreter in Mitteleuropa:

VI. *Schizopetaleae* (mit 5 Subtribus), VII. *Pringléae*, VIII. *Heliophleae*, IX. *Cremolobae*, X. *Chamfreae*.

Wie aus den vorstehenden Ausführungen leicht ersichtlich ist, entfernt sich v. Hayek's phylogenetisches System noch mehr von den Bedürfnissen der praktischen Bestimmung als das Prantl'sche. Die Aufstellung eines dichotomischen Bestimmungsschlüssels für die natürlichen Hauptgruppen wird geradezu zur Unmöglichkeit in Anbetracht der Labilität und des folglich nur relativen Wertes aller Merkmale, welche Umstände zur Folge haben, dass zur Charakterisierung einer jeden Gruppe stets die Gesamtheit aller Merkmale verwendet werden muss. Aber auch nur für die Zwecke der rein theoretisch-phylogenetischen Betrachtung sind wir heute noch von einem für alle Zeiten feststehenden System weit entfernt. Wegen der weitgehenden Uebereinstimmung im Blüten- und Fruchtbau müssen (wie bei allen artenreichen, sehr natürlichen Familien) die Gattungen auf verhältnismässig geringwertige Merkmale, deren Wert einer verschiedenen subjektiven Schätzung unterworfen ist, begründet werden. Mindestens über Detailfragen wird noch nicht so bald eine allgemeine Einigung zu erzielen sein. Um Gattungen mit gleichwertigen Merkmalen zu erhalten, mussten Genera von sehr ungleichem Umfang — sehr viele nur mit einer einzigen Art — geschaffen werden. Das Vorgehen von E. H. L. Krause, der (1902) sämtliche Cruciferen in eine einzige Gattung (*Crucifera*) brachte, entbehrt daher wenigstens theoretisch nicht einer gewissen Berechtigung. Die ganze Cruciferenfamilie ist nach der übereinstimmenden Anschauung neuerer Systematiker im Grunde nichts anderes als ein spezieller Typus der Capparidaceen, dem Typus von *Cleome* nahestehend und von ihm abzuleiten. Allerdings haben sich die Cruciferen dann selbständig zu einem grossen Formenkreis weiter entwickelt, sodass sie aus Gründen der Zweckmässigkeit doch besser von den Capparidaceen getrennt gehalten werden. Andererseits bestehen aber auch nahe Beziehungen unserer Familie zu den Papaveraceen, von denen gewisse Typen im Diagramm eine ziemlich weitgehende Analogie mit den Cruciferen aufweisen (vgl. pag. 62); sie unterscheiden sich jedoch von den letztern durch die korollinische Ausbildung des zweiten Blütenhüllkreises, durch die Zweifzahl im zweiten Kronblattkreis und das Vorkommen von Nährgewebe.

**Geographische Verbreitung.** Die Cruciferen sind in ca. 1500 Arten ziemlich über die ganze Erde verbreitet und fehlen wohl keinem Gebiete völlig. Einige wenige Gattungen, wie *Lepidium*, *Cardamine*, *Nasturtium*, *Sisymbrium* sowie *Capsella Bursa pastoris*, haben fast kosmopolitische Verbreitung, während die Mehrzahl auf kleinere Gebiete beschränkt ist. Den Höhepunkt der Artenzahl erreichen die Cruciferen in den borealen extra-tropischen Gebieten (der alten wie der neuen Welt), namentlich im Mittelmeergebiet, wo besonders viele endemische, monotypische oder artenarme Gattungen vorkommen. Am spärlichsten sind die Kreuzblütler dagegen in den Tiefländern der Tropen vertreten (in diesen Breiten bewohnen sie fast ausschliesslich die Gebirge). Beim Vorrücken nach Norden nimmt ihre numerische Bedeutung in der Zusammensetzung der Vegetation immer mehr zu: auf Spitzbergen machen sie 19% der phanerogamen Flora, im Senegalgebiet dagegen nur 1% derselben aus. Im hohen Norden sowie im Hochgebirge (*Draba*, *Petrocallis*) erreichen sie oft die äussersten Grenzen der phanerogamen Vegetation. — In Mitteleuropa trifft man die meisten sicher urwüchsigen Cruciferen in den Gebirgen an, wo sie Felsen, Felsschutt, Geröll, Alpweiden u. dergl. bewohnen. In der Ebene ist die Zahl der natürlichen Standorte besiedelnden Arten geringer (es sind besonders Vertreter der Gattungen *Roripa* [*Nasturtium*], *Cardamine*, *Dentaria*, *Sisymbrium*, *Arabis*, *Alliaria* usw., die sich an sumpfigen Orten, in Quellsuren, in Wäldern, Waldschlägen, auf Wiesen, an Ufern, auf Flussalluvionen, an steinigen Orten usw. gefallen). Der Grossteil der Cruciferen macht hier den Eindruck von Einwanderern oder Neubürgern, die in der Hauptsache nur künstliche Standorte (Kultur- und Oedland) bewohnen (Synanthropen, Anthropophyten, anthropophiles Element); ihre Verwandtschaft weist, zumal wenn es sich um einjährige Arten handelt, meistens nach dem Mittelmeergebiet. Ihre Einwanderung in Mitteleuropa erfolgte auf den bekannten Wegen der Verschleppung von Unkräutern mit Saatgut, des Verwilderns aus der Kultur und der Einschleppung durch Handel und Verkehr. Einzelne Spezies, wie *Lepidium Draba*, *L. Virginicum* und *L. densiflorum* — die beiden letzteren nordamerikanisch — sind heute in gewissen Teilen von Mitteleuropa so vollständig eingebürgert, dass sie nach ihrem Vorkommen als einheimisch taxiert werden müssten und ihr ausländischer Ursprung sich nur mit Hilfe historischer Quellen nachweisen lässt. Indessen sind nicht alle Cruciferen, die auf Kulturland vorkommen, darum notwendig Fremdlinge. Nicht selten treffen wir unter ihnen sogenannte „Apophyten“ (Abtrünnige, Auswanderer), die, im Lande selbst einheimisch, in einem Teil ihrer Individuen die natürlichen Standorte verlassen haben und auf Kunstbestände übergehen (*Roripa* [*Nasturtium*]-Arten, *Arabis arenosa* usw.), dabei oft ihre Organisation nicht unwesentlich modifizierend. Wir haben, wie E. Steiger<sup>1)</sup> sich treffend ausdrückt, in den Cruciferen einen Stamm des Pflanzenreiches vor uns, der gegenwärtig in mächtigem Aufschwung begriffen ist; seinen Arten kommt ein grosses Expansionsvermögen zu, sie stehen mit den jetzigen klimatischen Verhältnissen im besten Einklang und sind dank der weitgehenden Anpassungsfähigkeit an veränderte Bedingungen — z. B. an das Leben auf dem von dem Menschen geschaffenen Kulturland — im Konkurrenzkampf ganz besonders erfolgreich. Keine andere Familie unserer einheimischen Flora liefert einen so hohen Prozentsatz von Ackerunkräutern und Ruderalpflanzen. In der Schweiz sind von 134 Arten 70 (= 52%) ruderal<sup>2)</sup>, speziell im Kanton Aargau von



Fig. 750. a *Cardamine chenopodiifolia* Pers. Habitus mit den beiden Fruchtformen. — b, c *Nastatica hierochuntica* L. (Pflanze geöffnet und geschlossen).

<sup>1)</sup> Steiger, E. Beziehungen zwischen Wohnort und Gestalt bei den Cruciferen. Verh. d. Naturforschenden Gesellschaft Basel XII (1900), 373 bis 401.

<sup>2)</sup> Diese und die folgenden statistischen Angaben nach Rikli, M. Die Anthropochoren und der Formenkreis des *Nasturtium palustre* DC. Ber. d. Zürch. bot. Ges. VIII, 1901 bis 03 (Anhang zu: Ber. d. Schweiz. bot. Ges. XIII [1903]), 71 bis 82. Die absoluten Zahlen haben sich natürlich seitdem geändert, aber die prozentualischen Verhältnisse dürften auch heute noch annähernd gültig sein.

62 Arten 43 (= 69%), in der Umgebung von Basel von 83 Arten 58 (= 70%), um Bern von 44 Arten 33 (= 75%), während in dem abgeschlossenen Wallis von 103 Arten nur 53 (= 51%) Kulturlandsbewohner sind.

Fossile Cruciferen sind nicht mit aller Sicherheit bekannt, wenn auch 2 Früchte (von *Lepidium* und *Clypeola*) aus dem Miocän von Oeningen (Baden) und einige Samen von *Sinapis* aus der tertiären Braunkohle der Wetterau aufgezählt werden. „*Lepidium*“ antiquum Osw. Heer (= *Palaeolepidium antiquum* Thell.) von Oeningen (vgl. Fig. 749f) kann, wenn es sich wirklich um eine Cruciferenfrucht handelt, wegen der anscheinend vielsamigen Fruchtfächer nicht zu *Lepidium* (im Sinne der heutigen Umgrenzung der Gattung) gehören, sondern repräsentiert einen primitiveren Fruchttypus, der etwa dem der rezenten Gattung *Camelina* entsprechen dürfte (also ein ziemlich breitwandiges, vielsamiges Schötchen). *Clypeola debilis* Osw. Heer (von der gleichen Lokalität) ist sicherlich kein Cruciferenrest.

Nutzpflanzen. Zu unserer Familie gehörige Gemüsepflanzen sind z. B. die verschiedenen Kohl- (Brassica-) Arten, der Rettig (*Raphanus sativus*), der Merrettig (*Armoracia rusticana*); als Salat wird gegessen das Kraut der Garten-Kresse (*Lepidium sativum*) und der Brunnenkresse (*Nasturtium officinale*), gelegentlich auch dasjenige anderer einheimischer Arten. Oel und scharfe Stoffe (letztere als Gewürz und zu medizinischen Zwecken dienlich) enthalten die Samen von Brassica-, Sinapis- und Raphanus-Arten; eine Oelpflanze ist auch *Camelina sativa*. Als antiskorbutische Heilmittel sind teilweise heute noch im Gebrauch *Cochlearia*-Arten und von ausländischen Spezies z. B. der Kerguelen-Kohl (*Pringlea antiscorbutica* Hook. f., auf den Kerguelen). Als Indigo liefernde Färberpflanze wurde früher der Waid (*Isatis tinctoria*) viel kultiviert. Ehemals waren zahlreiche einheimische Arten officinell (vgl. *Cochlearia officinalis* und *Brassica nigra*). Ueber die spezielle Verwendung siehe später bei den einzelnen Spezies.

Auch Zierpflanzen haben die Cruciferen in grosser Zahl geliefert; es seien nur die Gattungen *Aethionema*, *Iberis*, *Ionopsidium*, *Crambe*, *Moricandia*, *Heliophila*, *Cheiranthus*, *Erysimum*, *Malcólmia*, *Aubrieta*, *Matthiola*, *Hesperis*, *Lunaria*, *Alyssum*, *Vesicaria*, *Lobularia* und *Draba* genannt. Als Kuriosität wird gelegentlich auch die im nordafrikanisch-südwestasiatischen Wüstengebiet beheimatete *Anastatica*<sup>1)</sup> *hierochuntica* L.<sup>2)</sup>, die echte Jerichorose<sup>3)</sup>, gezogen, die vermöge ihres hygroskopischen Mechanismus — beim Vertrocknen krümmen sich die Aeste kugelförmig ein, um sich im Wasser oder in feuchter Luft wieder auszubreiten (Fig. 750b, c) — als Symbol der Auferstehung gilt und auch unter dem Namen *Rosa sanctae Mariae* gehandelt wird. Eine andere unter dem Namen Jerichorose gehende Wüstenpflanze ist die Composite *Odontosperrum pygmaeum* (Coss. et Dur.) O. Hoffmann. Aehnlich verhält sich *Selaginella lepidophylla* (Hook. et Grev.) Spring aus Kalifornien, Texas und Mexiko.

Ein Schlüssel zur Bestimmung der Gattungen nach leicht auffindbaren Merkmalen folgt am Schlusse der Familie. Ueber die natürlichen Gruppen siehe pag. 65 bis 68.

## CCCXII. *Subularia*<sup>4)</sup> L. Pfriemenkresse. Franz.: Subulaire; engl.: Awlwort.

Frucht ein 2-klappig aufspringendes, breitwandiges Schötchen mit stark gewölbten, 1-nervigen Klappen. Blütenachse ausgehöhlt, mit teilweise unterständigem, eingesenktem Fruchtknoten und umständigen Kron- und Staubblättern. Am Blütenboden innerhalb der Staubblätter ein den Fruchtknoten umgebender, geschlossener Drüsenring (Fig. 751d). Keimling rückenwurzellig; Keimblätter sehr lang, quer geknickt und mit ihrem unteren Ende beträchtlich über die Krümmungsstelle des Keimlings hinübergreifend; Würzelchen kurz und dick (Fig. 751h). Eiweisschläuche nicht nachweisbar.

Die Gattung steht bezüglich des Blütenbaues (perigyne Insertion — nur bei *Toesdalía* ist der Blütenboden gleichfalls, aber nur ganz schwach, ausgehöhlt —, intrastaminaler Drüsenring) in der Familie ganz einzeln da; nach dem Bau des Keimlings gehört sie jedoch in die Gruppe des Lepidinae oder in deren Nähe.

Ausser unserer Art noch die wohl nicht spezifisch verschiedene *S. monticola* A. Br. in Abessinien.

### 1186. *Subularia aquática* L. (= *Nasturtium palustre* Crantz nec DC., = *Draba Subularia* Lam., = *Crucifera subularia* Krause). Wasser-Pfriemenkresse. Fig. 751.

Ein- oder zweijährige Pflanze, fast stengellos, kahl, 2 bis 8 cm hoch. Wurzel faserig, mit gebüschelten Fasern. Laubblätter etwa 10 bis 20, sämtlich grundständig, aufrecht, linealisch-pfriemlich, grasartig, ganzrandig. Stengel einfach, blattlos, sein grösster Teil

<sup>1)</sup> Gr. ἀνάστασις [anástasis] = das Wiederaufleben, die Auferstehung.

<sup>2)</sup> Nach dem griechischen Namen der Stadt Jericho in Palästina.

<sup>3)</sup> Vgl. Steinbrinck und Schinz in *Flora* 98 (1908), 471 ff., besonders 495 bis 500.

<sup>4)</sup> Lat. súbula = Pfriemen; nach der Form der Laubblätter.

von dem arm- (etwa 2- bis 8-) blütigen, lockertraubigen Blütenstand eingenommen. Blütenstiele ungleich lang, länger als die Blüten, unter diesen zu einem verdickten Polster angeschwollen. Blüten sehr klein. Blütenachse etwas becherförmig vertieft. Kelchblätter elliptisch (Fig. 751b), weiss berandet, aufrecht, alle gleich (am Grunde nicht sackförmig). Kronblätter weiss, länglich-keilförmig bis schmal verkehrt-eiförmig, doppelt so lang als der Kelch. Staubblätter 2 + 4, mit einfachen, fädlichen Staubfäden. Honigdrüsen zu einem den Fruchtknoten umgebenden Ring verschmolzen (Fig. 751d). Fruchtknoten elliptisch, mit seinem untern Teil in die Blütenachse eingesenkt. Griffel fehlend. Narbe sitzend, scheibenförmig, ringsum ziemlich gleichmässig entwickelt. Schötchen auf etwa gleich langen Stielen, länglich-elliptisch (Fig. 751e), etwa (2) 3 bis 5 mm lang und  $\frac{1}{2}$  so breit, aufgeblasen, die Klappen am Mittelnerv etwas gekielt. Scheidewand häutig, schmal elliptisch (nicht ganz  $\frac{1}{2}$  so breit als lang), schwach asymmetrisch (unterer Rand stärker gewölbt als der oft fast gerade obere). Samen etwa 2 bis 7 im Fach (Fig. 751f), hängend, zweireihig, klein, schmal-eiförmig (meist  $\frac{2}{3}$  mm lang,  $\frac{1}{2}$  mm breit), braun, glatt (Fig. 751g); Samenschale an den untersuchten (ob völlig ausgereiften?) Samen bei Benetzung nicht verschleimend. — VI, VII.

Sehr selten in und an Fischteichen, untergetaucht oder beim Zurücktreten des Wassers am Rande derselben. Oft mit Isoetes, Lobelia Dortmanna, Litorella oder mit Carex cyparoides, Cyperus flavescens, Heleocharis ovata, Isolepis setacea.

Im Gebiet nur in Deutschland in Schleswig-Holstein (Hadersleben [Mühlteich bei Röddinggaard] und Insel Amrun [Dünensee südlich vom Leuchtturm], an beiden Orten wohl erloschen, 1829 auch im Passoder See bei Preetz); früher am Wipperteiche bei Vorsfelde in Braunschweig (die Schwabe'schen Angaben aus Anhalt [Dessau, Sieglitzerberg, Kühnauer See] sind nicht genügend zuverlässig); in Thüringen: bei Erkmannsdorf, Crispendorf und Plothen unweit Schleiz, Saalfeld (?), Wittenberg (?); in Bayern (Bischofsweiher und in einem zweiten Weiher unweit Dechsendorf bei Erlangen, angeblich auch bei Ansbach). Einmal auch in der Schweiz (1784 von Lachenal in einem Fischteich bei Kleinrieden unweit Basel) beobachtet, seither nie mehr. Vielleicht auch noch anderwärts, aber bisher wegen des unscheinbaren Aussehens übersehen. Ferner ausserhalb der deutschen Grenze in den Vogesen-Seen von Gérardmer und Longemer, auf sandig-steinigem Boden (Granit). Fehlt in Oesterreich gänzlich.

Allgemeine Verbreitung: Ost-Pyrenäen (nur in fischhaltigen Seen) und Ariège (1700 bis 2160 m), Vogesen, Ardennen (Hauts-Buttés), Belgien (Campine: Limburg), Niederlande, in den Hochgebirgsseen von England, ferner Island, Skandinavien, Nord- und Mittel-Russland, Galizien, Sibirien, Altai, Grönland, Nord-Amerika (arktisches Gebiet und Nordstaaten der Union).

Die Pflanze tritt nach Hiltner<sup>1)</sup> in zwei Standortsmodifikationen auf: a) Wasserform. Pflanze untergetaucht, üppiger, blatt- und blütenreicher. Laubblätter am Grunde verbreitert, zur Spitze stark verschmälert. Stamm sehr verkürzt, mit zahlreichen, gebüschelten, unverzweigten Wurzeln. Die Befruchtung der Blüten erfolgt durch Selbstbestäubung im untergetauchten Zustand, während sie noch geschlossen und im Innern von Luft erfüllt sind, und zwar dadurch, dass die sehr langen, nach allen Seiten wachsenden Narbepapillen direkt mit den Staubbeuteln in Berührung treten; sie wachsen den einzelnen Pollenzellen entgegen, bis sie, fest an ihnen haftend, das Eindringen der Pollenschläuche veranlassen. Dann verschrumpfen die Papillen, die Befruchtung erfolgt, und der rasch heranwachsende Fruchtknoten drängt jetzt erst die Blütenhüllblätter, die bald abfallen, mechanisch auseinander.

b) Uferform (= *f. terrestris* Warion in Bull. Soc. bot. Fr. 1871). Pflanze kümmerlicher entwickelt. Laubblätter mehr linealisch. Rhizom ziemlich lang, deutlich wahrnehmbar. Blüten sich an der Luft öffnend. Die Befruchtung erfolgt wohl in der Regel durch Fremdbestäubung vermittelt Insekten (die dichten Bestände,



Fig. 751. *Subularia aquatica* L. a) Habitus, b) Kelch, c) Blüte, d) Staubblätter und Fruchtknoten, e) Frucht, f) Samen, g) Keimling, h) Querschnitt durch das Blatt (Fig. i nach Hiltner).

<sup>1)</sup> Hiltner, L. Untersuchungen über die Gattung *Subularia*. Engler's Bot. Jahrb. VII (1886) 264 bis 272, mit 1 Taf. und 1 Holzschnitt.

in denen die Pflanze auftritt, sind diesem Vorgang förderlich); indessen dürfte, da die pollenbedeckten Staubbeutel fast unmittelbar der Narbe anliegen, auch Selbstbestäubung vorkommen.

Vom verbreitungsbiologischen Standpunkt ist hervorzuheben, dass die Samen unserer Art nicht schwimmfähig sind und dass ihnen anscheinend (vgl. oben) auffallenderweise auch die Fähigkeit der klebrigen Verschleimung der Samenschale (bei Benetzung), die sonst den Samen fast aller siliculosen Cruciferen mit Springfrüchten zukommt, und die z. B. der Verbreitung der Samen durch Wasservögel (vermittelt Anhaften an den Füßen derselben) förderlich sein könnte, abgeht. Andererseits aber könnte vielleicht in dem letztern Umstand eine Anpassung dieser Wasser- und Uferpflanze par excellence an ihren für eine Crucifere immerhin recht ungewöhnlichen Standort erblickt werden insofern, als die Samen beim Aufspringen des Schötchens fast notwendigerweise in ein nasses oder feuchtes Medium gelangen müssen und, falls dann sofort die klebrige Verschleimung der Samenschale einträte, sogleich an oder in der Nähe der Mutterpflanze festkleben würden und so nicht weiter verbreitet werden könnten.

### CCCXIII. *Teesdália*<sup>1)</sup> R. Br. Tisdálie, Rahle.

Ausser nr. 1187 wurde in Mitteleuropa verschleppt beobachtet: die zweite Art der Gattung, *T. coronopifolia* (Bergeret) Thellung (= *Lepidium nudicaule* L., = *Thlaspi nudicaule* Bergeret, Desf., = *Thl. nudicaule*  $\beta$  Lam. et DC., = *Thl. coronopifolium* Bergeret, = *Guepinia Lepidium* Desf., = *Teesdalia Lepidium* DC., = *T. nudicaulis* subsp. *Lepidium* Bonnier, = *T. lepidia* St. Lager, = *T. reguláris* Sm., = *T. nudic.  $\alpha$  reguláris* Fiori et Paoletti). Der Hauptart sehr ähnlich und nahestehend, aber Pflanze niedriger und zarter, meist kahl. Stengel in der Regel ganz blattlos. Grundblätter im Umriss linealisch bis lanzettlich, stets spitz, ganz oder mit vorwärts gerichteten Sägezähnen oder  $\pm$  fiederspaltig mit spitzen Lappen. Blüten noch kleiner. Staubblätter meist 4. Kronblätter alle fast gleich gross, spatelförmig. Frucht kleiner (selten über 3 mm lang), fast kreisrund. Griffel völlig fehlend. Heimat: Mittelmeergebiet. Adventiv 1894 und 1897 im Hafen von Mannheim, 1903 bei Ilvesheim (Baden) beobachtet.

**1187. *Teesdalia nudicaulis* (L.) R. Br.** (= *Iberis nudicaulis* L., = *Thlaspi nudicaule*  $\alpha$  Lam. et DC., = *Guepinia nudicaulis* Bast., = *Capsella nudicaulis* Prantl, = *Iberis bursifolia* Bergeret, = *Thlaspi procumbens* Lapeyr.?, = *Guepinia Iberis* Desv., = *Teesd. Iberis* DC., = *Lepidium scapiferum* Wallr., = *Teesd. variifolia* Lagrèze-Fossat, = *Fólis núda* Dulac, = *T. vérna* Bubani, = *T. nudicaulis*  $\beta$  *Iberis* Fiori et Paoletti, = *Crucifera Teesdalea* Krause). Nacktstengelige Tisdálie. Engl.: Shepherd Cress. Taf. 126, Fig. 1.

Einjährig, meist 8 bis 15 (20) cm hoch, mit kurzer Pfahlwurzel. Laubblätter meist sämtlich in grundständiger Rosette, im Umriss spatelförmig, 2 bis 5 cm lang, meist leierförmig-fiederspaltig mit breitem End- und stumpfen Seitenzipfeln, kahl oder von einfachen Haaren schwach borstig gewimpert. Stengel einzeln oder mehrere, einfach, seltener verzweigt, aufrecht, kahl, meist unbeblättert, selten mit kleinen, lanzettlich-linealen Blättern. Blüten sehr klein, in gedrängter, endständiger, kurzer, später sich streckender Traube. Blütenstiele unter der Blüte kreiselförmig angeschwollen. Blütenachse schwach schalenförmig ausgehöhlt. Kelchblätter eiförmig, stumpflich, etwa 1 mm lang, sehr schmal hellrandig. Kronblätter 4, weiss, ungleich, die beiden äusseren fast doppelt so lang, schmal-elliptisch, ungenagelt, ganzrandig. Staubblätter 6, weiss, am Grunde mit je einem eiförmigen, kronblattartigen Anhängsel (Taf. 126, Fig. 1a; Taf. 125, Fig. 8). Griffel sehr kurz, aber deutlich vorhanden, etwa so lang wie breit, an der jungen Frucht vorragend, bei der Fruchtreife etwa halb so lang als die Ausrandung. Narbe unscheinbar, scheibenförmig, nicht breiter als das Griffelende. Schötchen schmalwandig, 3 bis 4 mm lang, breit elliptisch oder breit-verkehrteiförmig, an der Spitze schwach ausgerandet und schmal- ( $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  mm breit-) geflügelt, auf der Oberseite schwach konkav, auf der Unterseite stark gewölbt, durch die halbeiförmige, etwas sichelförmige Scheidewand 2-fächerig, jedes Fach mit 2 hängenden Samen. Fruchstiele abstehend, etwa so lang wie das Schötchen. Samen rundlich-

<sup>1)</sup> Nach Robert Teesdale, einem wenig bekannten englischen Botaniker († 1804), von Robert Brown (1812) benannt. Der Name der Gattung wird in neuerer Zeit meist *Teesdalea* geschrieben.

taub-  
nicht  
origen  
n mit  
en an  
stand  
recht  
t not-  
Ver-  
fürden

oro-  
Thl.  
Lepi-  
n., =  
nied-  
is lan-  
spitzen  
Frucht  
lventiv

icaule  
bursi-  
Iberis  
núda  
sdálea  
c. l.

meist  
leier-  
fachen  
r ver-  
ättern.  
raube.  
halen-  
hell-  
chmal-  
migen,  
aber  
ei der  
örmig,  
iptisch  
 $1\frac{1}{2}$  mm  
ewölbt,  
h mit  
ndlich-  
Robert