

ENGLER / PRANTL

NATÜRLICHE
PFLANZENFAMILIEN

BAND 16b

DIE NATÜRLICHEN PFLANZENFAMILIEN

NEBST IHREN GATTUNGEN
UND WICHTIGEREN ARTEN, INSBESONDERE
DEN NUTZPFLANZEN

UNTER MITWIRKUNG ZAHLREICHER HERVORRAGENDER FACHGELEHRTEN
BEGRUNDET VON
A. ENGLER UND K. PRANTL

ZWEITE STARK VERMEHRTE UND VERBESSERTER AUFLAGE
HERAUSGEGEBEN VON

A. ENGLER (†)

FORTGESETZT VON
H. HARMS

*

BAND 16b

ANGIOSPERMAE: Reihen Santalales, Aristolochiales, Balanophorales
redigiert von **F. Pax** und **H. Harms**

H. Sleumer, Olacaceae. — **H. Sleumer**, Opiliaceae. — **J. Mildbraed**, Octoknemaceae. —
H. Harms, Grubbiaceae. — **R. Pilger**, Santalaceae. — **C. Skottsberg**, Myzodendraceae. —
A. Engler (†) und **K. Krause**, Loranthaceae. — **O. Chr. Schmidt**, Aristolochiaceae. — **H. Harms**,
Rafflesiaceae. — **H. Harms**, Hydnoraceae. — **H. Harms**, Balanophoraceae. — Nachträge.

Mit 170 Figuren im Text sowie dem Register zu Band 16b



DUNCKER & HUMBLLOT / BERLIN

Alle Rechte, auch die des auszugsweisen Nachdrucks,
der photomechanischen Wiedergabe und der Übersetzung, vorbehalten
Unveränderter Nachdruck des 1935 erschienenen Bandes
© 1960 Duncker & Humblot, Berlin
Gedruckt 1960 bei fotokop GmbH., Darmstadt
Printed in Germany

Inhalt

Embryophyta siphonogama

Unterabteilung Angiospermae

Klasse **Dicotyledoneae.**

Reihen Santalales, Aristolochiales, Balanophorales. — Geschichtliche Entwicklung der Ansichten über die Umgrenzung der Reihen und ihre Zusammensetzung, von H. Harms	1
Olacaceae von H. Sleumer. Mit 18 Figuren	5
Opiliaceae von H. Sleumer. Mit 5 Figuren	33
Oetoknemaceae von J. Mildbraed. Mit 2 Figuren	42
Grubbiaceae von H. Harms. Mit 1 Figur	46
Santalaceae von R. Pilger. Mit 17 Figuren	52
Myzodendraceae von C. Skottsberg. Mit 4 Figuren	92
Loranthaceae von A. Engler (†) und K. Krause. Mit 55 Figuren	98
Aristolochiaceae von O. Chr. Schmidt. Mit 21 Figuren	204
Rafflesiaceae von H. Harms. Mit 24 Figuren	243
Hydnoraceae von H. Harms. Mit 6 Figuren	282
Balanophoraceae von H. Harms. Mit 17 Figuren	296
Nachträge	339
Register	340

Reihen **Santalales, Aristolochiales,** **Balanophorales.**

(Geschichtliche Entwicklung der Ansichten über die Umgrenzung der Reihen
und ihre Zusammensetzung.)

Von

H. Harms.

Santalales. — Daß zwischen den wichtigsten Familien dieser Reihe, den *Santalaceae*, *Olacaceae* und *Loranthaceae*, engere Beziehungen bestehen, ist nicht von allen Autoren anerkannt worden. In Jussieu Gen. pl. (1789) 321 wird die Gattung *Santalum* L., die der Reihe den Namen gegeben hat, dem Ordo *Onagreae* angeschlossen, das nach seinem wesentlichen Bestandteile Gattungen der *Onagraceae* umfaßt, aber sonst noch viele andere, von diesen durchaus verschiedene Gattungen enthält. Die Gattung *Olax* L., die Leitgattung der *Olacaceae*, findet man dort (153) merkwürdigerweise unter den „Genera Sapotis affinia“. *Loranthus* L. und *Viscum* L. (212) gehören bei Jussieu zum Ordo *Caprifolia*; diese beiden Gattungen sind übrigens in Linnés Praelect ed. Giseke (1792) 528 am Schlusse des Ordo *Aggregatae* angeführt. Auf die Beziehungen von *Olax* zu den *Santalaceae* hat zuerst R. Brown (Prodr. [1810] 357) hingewiesen: Genus *Santalaceis* affine, integumento florali duplici et ovario libero diversum. Später hat er seine Auffassung von der Verwandtschaft der Gattung *Olax* mit den *Santalaceae* noch einmal festgelegt (in Tuckey, Narrat. Exped. Congo [1818] 453; Observ. [1818] 33; Bot. Schrift. I. [1825] 260).

A. P. De Candolle (Prodr. I. [1824] 531) stellte die von Mirbel (in Bull. Soc. philom. [1813] 377) begründete Familie der *Olacineae* zwischen die *Camellieae* und *Aurantiaceae*, also zwei Gruppen, die man jetzt in ganz andere Reihen bringt; es wird aber hervorgehoben, daß die Stellung noch unsicher sei. Die *Santalaceae* und *Loranthaceae* stehen in späteren Bänden, und zwar die *Loranthaceae* IV. (1830) 277, zwischen *Corneae* und *Caprifoliaceae*; die *Santalaceae* (von Alph. De Candolle) XIV. (1857) 619, wo auf die Mittelstellung zwischen *Olacaceae* und *Loranthaceae* hingewiesen wird.

Bei Bartling ist noch keine Verbindung zwischen den drei genannten Familien hergestellt; die *Santalaceae* (Ord. natur. [1830] 112) gehören zur Classis *Proteinae* (91), die *Loranthaceae* zur eigenen Classis *Loranthaeae* (231, 232) und die *Olacineae* (423) werden bezeichnet als ein „ordo tropicus valde peculiaris, cujus affinitates nondum liquent“. Lindley (Nixus pl. [1833] 15; Nat. Syst. [1836] 193), der Schöpfer des Namens unserer Reihe, begründete eine „Alliance“ *Santalales*, die nur die *Santalaceae* enthielt. Die *Loranthaceae* stehen bei ihm (49) in der Alliance *Cornales*, die *Olacaceae* (32) bei den *Pittosporales*. — Sehr zu beachten ist die Bemerkung von Endlicher (Gen. [1837] 325): „Santalaceae olim fortassis Loranthaceis Olacineisque approximandae“; aber noch stehen bei ihm die *Olacineae* (l. c. [1840] 1041) weit entfernt, und ebenso die *Loranthaceae* (l. c. [1839] 799). Endlicher stellte die *Olacineae* in seine Classis *Hesperides* (l. c. 1039), die bei ihm *Humiriaceae*, *Olacineae*, *Aurantiaceae*, *Meliaceae* und *Cedrelaceae* umfaßt; ebenso ist die Anordnung in dem Werke von M. J. Roemer, Synops. monogr. (1846) 7. Die Nachbarschaft der *Geraniales* kehrt bei Bentham und Hooker wieder.

Ganz anders A. Brongniart (1843, 1850). Seine Classe *Santalineae* (Enum. pl. 2. ed. [1850] 176) enthält die *Loranthaceae*, *Santalaceae* und *Olacineae*, und daneben als

zweifelhafte Bestandteile die *Ceratophylleae* und *Chloranthaceae*. Planchon und Decaisne (in Bull. Soc. bot. France II. [1855] 86) stimmen der Auffassung zu, daß eine Verwandtschaft zwischen *Olacaceae*, *Santalaceae*, *Loranthaceae* und *Proteaceae* besteht, und rechnen sie zu den *Monochlamydeae*. Sie sprechen von einem „calycode“, einem ScheinKelch, der sich bei gewissen *Loranthaceae* und *Santalaceae* finde, und der fälschlich als echter Kelch beschrieben worden sei.

Die von R. Brown, Brongniart u. a. begründete Auffassung hat sich in dem großen Werke von Bentham und Hooker nicht durchgesetzt. Hier steht (Gen. pl. I. [1862] p. XI) die Cohors *Olacales* mit den *Olacineae*, die in diesem Sinne noch unsere heutigen *Ilacineae* umfassen, und den *Ilicineae* zwischen *Geraniales* und *Celastrales*, während die Series *Achlamydosporeae* (l. c. III. [1883] p. V) die *Loranthaceae* und *Santalaceae* enthält.

H. Baillon (Hist. pl. XI. [1892] 449) faßt die *Loranthaceae* sehr weit; es gehören dahin die Tribus *Olaceae*, *Opilieae*, *Styraceae*, *Arjoneae*, *Santaleae*, *Erythropaleae*, *Viteae*, *Grubbiaceae*, *Loranthaceae*, *Lophophyteae*, *Myzodendreae*, *Anthoboleae*; mehrere dieser Tribus werden, wie schon die Namen andeuten, jetzt als eigene Familien betrachtet, einige an ganz andere Stellen des Systems gestellt.

A. Engler hat sich im wesentlichen der Auffassung von A. Brongniart angeschlossen. In seinem Führer durch den Botanischen Garten Breslau (1886) 34 enthält die Reihe *Santalinae* die *Santalaceae*, *Loranthaceae*, *Olacaceae*, *Balanophoraceae*; im Syllabus 1. Aufl. (1892) 98 (unter *Santalales*) ist die Reihenfolge *Loranthaceae*, *Myzodendraceae*, *Santalaceae*, *Grubbiaceae*, *Olacaceae*, *Balanophoraceae*. Vgl. ferner Nachträge zu E. P. 1. Aufl. (1897) 346 und 363 und Syllabus 9.—10. Aufl. (1924) 185. Er unterscheidet die Unterreihen *Santalineae* (*Myzodendraceae*, *Santalaceae*, *Opiliaceae*, *Grubbiaceae*, *Olacaceae*, *Octoknemaceae*), *Loranthineae* (*Loranthaceae*) und *Balanophorineae* (*Balanophoraceae*). — R. von Wettstein (Handb. Syst. Bot. 3. Aufl. [1924] 564) hat die Reihe *Santalales* in der Umgrenzung von Engler angenommen.

Hutchinson unterscheidet die bei ihm auf die *Celastrales* folgenden *Olacales* (Fam. Fl. Pl. I. [1926] 238), mit den *Olacaceae* und *Opiliaceae*, und *Santalales* (240), mit den *Octoknemaceae*, *Loranthaceae*, *Santalaceae*, *Grubbiaceae*, *Myzodendraceae* und *Balanophoraceae*.

Eine sehr starke Zerspaltung unserer *Santalales* hat van Tieghem vorgenommen (Elements de bot. 3. ed. II. [1898] 290). Seine Ordre *Innuccelleae* (*Santalineae*) umfaßt Alliance I *Santalales* (mit den *Santalaceae*, *Arionaceae*, *Schoepfiaceae*, *Myzodendraceae*, *Opiliaceae*), Alliance II *Sarcophytales* (*Hachetteaceae*, *Sarcophytaceae*, *Lophophytaceae*; Angehörige unserer *Balanophoraceae*), Alliance III *Olacales* (*Olacaceae*, *Aptandraceae*, *Harmandiaceae*). Einige zu den *Olacaceae* in unserem Sinne gehörige Gattungen gehören bei ihm zu Ordre *Integmineae* (*Anthobolineae*), nämlich *Strombosiaceae*, *Ximeniaceae*, *Tetrastylidiaceae*, die die Alliance *Ximeniales* bilden (l. c. 309); andere noch zu Ordre *Bitegmineae* (*Heisterineae*), nämlich die Alliance *Heisteriales* (l. c. 311) mit den *Coulaceae*, *Heisteriaceae*, *Cathedraceae* und außerdem den jetzt ausgeschlossenen *Erythropalaceae*, sowie die Alliance *Chaunochitales* (l. c. 315) mit den *Scorodocarpaceae* und *Chaunochitonaceae*. Viele dieser Familien enthalten nur je eine Gattung; eine zu einseitige Berücksichtigung des Baues der Samenanlagen hat zu dieser Zerreißung natürlicher Verknüpfungen geführt. Die *Loranthaceae*, in verschiedene kleinere Familien verteilt, bilden den wesentlichen Bestandteil von Ordre *Inovuleae* (*Loranthineae*); daneben enthält diese Gruppe noch einige *Balanophoraceae*.

In jüngster Zeit hat G. Schellenberg in seiner Abhandlung „Über Systembildung und über die Reihe der Santalales“ (in den Berichten der Deutsch. Bot. Gesellsch. L. a. [1932] 136) die Beziehungen der Familien der Reihe eingehend besprochen. Er schlägt eine Neuordnung vor, wobei die leitenden Gesichtspunkte der fortschreitende Parasitismus und die Abnahme in der Ausgestaltung der Samenanlage sein sollen. Wir möchten diesem Vorgehen zustimmen. Dabei bilden die *Olacaceae*, bei denen die Zahl der Integumente der Ovula zwischen 2 und 0 schwankt, den Anfang; die *Loranthaceae* mit stark ausgeprägtem Parasitismus und weit gehender Verkümmern der Samenanlagen werden an den Schluß der *Santalales* gestellt. Ganz folgerichtig läßt sich die Anordnung nicht durchführen; die *Opiliaceae*, die nackte Samenanlagen haben, folgen den *Olacaceae* und stehen vor den *Octoknemaceae*, deren Samenanlagen ein Integument

haben. Die *Santalaceae* und *Myzodendraceae* haben integumentlose Samenanlagen und sind Halbparasiten, können also sehr gut den *Loranthaceae* vorangehen. Ein Fremdkörper in dieser Folge sind zweifellos die *Grubbiaceae*, deren Stellung umstritten ist; wurden sie doch von früheren Autoren (Decaisne, van Tieghem) mit den *Bruniaceae* in Beziehung gesetzt, zu denen sie aber auch nicht passen. Vielleicht unterscheiden sie sich von allen übrigen *Santalales*, soweit bei diesen die Stellung der Samenanlage festzustellen ist, durch die Epitropie der Samenanlagen, die sonst in dieser Reihe bei gefächertem Ovar apotrop sind. Wir lassen sie noch zwischen den *Santalales* stehen, zu denen immerhin einige ihrer Merkmale hinweisen. — Mit G. Schellenberg möchte ich die von Engler als eigene Unterreihe *Balanophörineae* aufgefaßten *Balanophoraceae* aus den *Santalales* ausschließen und zu einer eigenen Reihe, *Balanophorales*, erheben; es ist fast unmöglich, für diese, aus so gänzlich verschieden gebauten Gattungen zusammengesetzte Familie von chlorophyllosen Parasiten einen sicheren Anschluß bei irgendeiner Gruppe selbständig sich ernährenden Pflanzen zu finden.

Die Familien der *Santalales* werden nun, wie folgt, angeordnet: *Olacaceae*, *Opiliaceae*, *Octoknemaceae*, *Grubbiaceae*, *Santalaceae*, *Myzodendraceae*, *Loranthaceae*.

Engler (1924; 185) gibt (mit einigen Veränderungen) folgende Merkmale für die *Santalales*: Blüten cyclisch, homoiochlamydeisch, scheinbar haplochlamydeisch, seltener heterochlamydeisch, mit 1 oder 2 Kreisen von Staubblättern. Ovar unterständig; Karpelle (2—3), selten nur 1; zu jedem Karpell gehört eine vom Scheitel des Faches oder von einer freien zentralen Plazenta herabhängende Samenanlage, oder die Plazenten und Samenanlagen sind nicht ausgegliedert; sind deutlich hervortretende Samenanlagen vorhanden, so haben sie meist kein Integument, oder sie haben nur eines, seltener zwei.

1. Unterreihe *Santalineae*. Samenanlagen ausgegliedert, häufig ohne Integument, bisweilen mit einem, seltener mit zwei Integumenten (einige *Olacaceae*).

Olacaceae.	III. 1, 231—242; N. I, 144—149; II, 18; III, 98; IV, 74.
Opiliaceae.	N. I, 142—144; IV, 74.
Octoknemaceae.	N. IV, 75.
Grubbiaceae.	III. 1, 228—230.
Santalaceae.	III. 1, 202—227; N. I, 141—142; III, 98.
Myzodendraceae.	III. 1, 198—202; N. I, 140.

2. Unterreihe *Loranthineae*. Samenanlagen meist nicht ausgegliedert. Embryosäcke (Makrosporen) in einem zentralen konvexen Körper, der aus dem Grund der Karpelle kongenital emporgewachsen ist, genau vor den einzelnen Karpellen entstehend, oder in den Wänden der Karpelle eingeschlossen.

Loranthaceae.	III. 1, 156—198; N. I, 124—140; II, 18; III, 98; IV, 71.
----------------------	---

Aristolochiales. — Der Name geht auf Lindley (Nixus pl. [1833] 17; Nat. Syst. ed. 2. [1836] 205) zurück, der die *Aristolochiaceae* zu einer besonderen „Alliance“ dieses Namens in der Gruppe *Columnosae* stellte, zu der außerdem nur noch die *Nepenthales* mit den *Nepenthaceae* gehören. Wie unten bei den *Rafflesiaceae* ausgeführt wird, hat A. Brongniart zuerst auf gemeinsame Merkmale zwischen *Nepenthes* und den *Cytinaceae* hingewiesen; er stellte (Enum. pl. 2. ed. [1850] 176) später zu seinen *Asarineae* die *Rafflesiaceae*, *Cytineae*, *Nepentheae* und *Aristolochieae*. Jetzt werden bekanntlich die *Nepenthaceae* zu der Reihe *Sarraceniales* gerechnet, die Engler (Syllabus [1892] 114; 9./10. Aufl. [1924] 218) begründet hat. — Als Classis *Aristolochieae* treffen wir unsere Reihe bei Bartling (Ordin. nat. [1830] 79), wo sie neben *Cytineae* und *Asarineae* (= *Aristolochiaceae*) noch die *Balanophoreae* und *Taccaeae* umfaßt. Bei der Besprechung der verwandtschaftlichen Beziehungen der *Rafflesiaceae* werden die Auffassungen der verschiedenen Systematiker wiedergegeben, worauf hier verwiesen sei. Es muß aber noch erwähnt werden, daß R. von Wettstein (Handb. syst. Bot. 3. Aufl. II. [1924] 602) die *Aristolochiaceae*, *Rafflesiaceae* und *Hydnoraceae* zur großen Reihe der *Poly-*