

Caryophyllaceae subfam. *Dianthoideae* — Begrenzung, Charakteristik und Gliederung

Caryophyllaceae subfam. *Dianthoideae* — vymezení, charakteristika a členění

Michaela Šourková

ŠOURKOVÁ M. (1978): *Caryophyllaceae* subfam. *Dianthoideae* — Begrenzung, Charakteristik und Gliederung. [*Caryophyllaceae* subfam. *Dianthoideae* — delimitation, characteristics and subdivision.] — Preslia, Praha, 50 : 139–152.

Based on morphological characters (nervation of calyx, number of carpels, dehiscence of fruits, morphology of seeds and embryos) and cytological evidence, the subfamily *Dianthoideae* (= *Silenoideae*) is subdivided into three tribes: 1. tribe *Lychnideae* FENZL em. A. BRAUN (excl. *Drypis*), including the genera *Agrostemma*, *Behenantha*, *Cucubalus*, *Lychmis*, *Petrocoma*, *Petrocoptis*, *Pleconax*, *Polyschemone*, *Schischkiniella*, *Silene*, *Steris*, *Uebelinia*; 2. tribe *Diantheae* (excl. *Acanthophyllum*), containing two subtribes: subtr. *Dianthinae* (*Dianthus*, *Petrorragia*, *Velezia*) and subtr. *Gypsophilinae* ŠOURKOVÁ (*Gypsophila*, *Phryna*, *Saponaria*, *Vaccaria*); 3. tribe *Drypideae* FENZL, containing other two subtribes: subtr. *Drypidinae* (*Drypis*) and subtr. *Acanthophyllinae* ŠOURKOVÁ (*Acanthophyllum*). The renewal of the tribe *Drypideae* and the subdivision of the tribes *Diantheae* and *Drypideae* into subtribes constitute a departure from the system of the *Dianthoideae* used hitherto.

Botanisches Institut der Karls-Universität, Benátská 2, 128 01 Praha 2, Tschechoslowakei.

Im Zuge der Lösung der Gattungsfragen innerhalb der Tribus *Lychnideae* FENZL em. A. BRAUN (ŠOURKOVÁ 1974, Ms.), welche sich für die monographische Bearbeitung der *Otitis*-Gruppe als unumgänglich notwendig gezeigt hat, konnte ich feststellen, dass auch die Problematik von supragenerischen Taxa innerhalb der *Dianthoideae*¹⁾ nicht genügend gelöst ist. Entweder führt die neuere Literatur (SÁVULESCU 1953, TUTIN et al. 1964, JORDANOV 1966, HESS, LANDOLT et HIRZEL 1967, Soó 1970, GUINOCHET et de VILMORIN 1973, LAŠČENKOVA 1976) keine Taxa zwischen den Familien (resp. Unterfamilien) und den Gattungen an, oder es wird mehr oder weniger ohne tiefere Überprüfung die mehr als 130 Jahre alte Gliederung Brauns (BRAUN 1843a, b), manchmal mit Ergänzungen von PAX et HOFFMANN (1934), verwendet (KLOKOV 1952, ECKARDT in MELCHIOR 1964). Deshalb habe ich selbst begonnen, mich auch mit dieser Problematik zu beschäftigen. Die Ergebnisse, welche teilweise von den Ansichten früherer Autoren abweichen, fasse ich im vorliegenden Beitrag zusammen.

¹⁾ Absichtlich gebrauche ich den Namen *Dianthoideae* anstatt des üblichen Namens *Silenoideae*. Ich gehe dabei vom 18.–19. Artikel des Internationalen Kodes der botanischen Nomenklatur (International Code of Botanical Nomenclature, Utrecht 1972) aus. Der Familienname *Caryophyllaceae* JUSS. ist ein geschützter Name (nomen conservandum); er ist auf dem Gattungsnamen *Caryophyllus* MILL. (non L.) gegründet, der ein regelwideriger Name für die Gattung *Dianthus* L. ist. Die Gattung *Dianthus* ist also die Typus-Gattung der Familie und daher sollte der Name der Unterfamilie, welche diese Gattung enthält, auf ihrem Namen und nicht auf dem Namen einer anderen Gattung gegründet werden.

Die *Caryophyllaceae* Juss. subfam. *Dianthoideae* sind im Vergleich mit der Unterfamilie der *Alsinoideae* durch einen verwachsenen, mehr oder weniger röhrigen Kelch, Kronblätter mit differenziertem Nagel und immer freie Griffel charakterisiert; oft sind Anthophore, Krönchen und längliche Flügelleisten am Nagel des Kronblattes entwickelt.

Die in diese Unterfamilie gehörenden Pflanzen sind überwiegend ausdauernde bis einjährige Kräuter, selten Halbsträucher (*Acanthophyllum* p. p.) oder sogar Sträucher (*Gypsophila* p. p.). Die Blätter sind einfach, kreuzgegenständig. Der Blütenstand ist im Grund dichasial, oft aber verschiedenartig modifiziert oder vielfach zusammengesetzt; selten sind die Blüten einzeln (können auch terminal sein). Die Blüten sind heterochlamydeisch, 5zählig oder selten auch 4zählig (*Uebelinia* p. p.), mit eventueller Reduktion im Gynäzeum, selten auch im Andrözeum. Der Kelch ist verwachsen, meistens röhrenförmig, 5- bis vielnervig, mit entwickelten oder fehlenden Kommissuralnerven. Die Kronblätter sind frei, in Nagel und Platte unterschieden; am Nagel sind oft ein Paar Flügelleisten und am Übergang des Nagels in die Platte Krönchen ausgebildet. Zwischen Kelch und Krone ist nicht selten ein Anthophor entwickelt. Das Andrözeum ist diplostemon (obdiplostemon?), ausnahmsweise haplostemon (*Drypis*, *Uebelinia* p. p.). Das Gynäzeum ist bei den ursprünglicheren Typen 5zählig, bei den abgeleiteteren infolge der Reduktion bis 2zählig oder im Gegenteil durch Vermehrung bis 7zählig (*Polyschemone*). Die Frucht ist eine Kapsel, entweder unvollkommen gefächert mit teilweise erhaltenen Scheidewänden oder 1fächerig. Grösstenteils öffnet sie sich mit Zähnen, deren Anzahl der Zahl der Fruchtblätter gleicht oder verdoppelt ist; selten öffnet sich die Kapsel mit einem Deckel (*Drypis*, *Acanthophyllum* p. p.) oder bleibt ständig geschlossen (*Schischkiniella*, *Acanthophyllum* p. p.). Ein aussergewöhnlicher Typ ist die austrocknende, anfangs einer Beere ähnliche Frucht der Gattung *Cucubalus*; sie bleibt entweder stets geschlossen oder reißt unregelmässig auf. In den Früchten entwickeln sich zahlreiche Samen, selten nur einige oder ein einziger (*Schischkiniella*, *Uebelinia*, *Acanthophyllum*, *Drypis*). Sie sind fast kugelig, nierenförmig, verkehrt-eiförmig, walzig oder schildförmig, mit einer Samenschale von markanter Skulptur, seltener glatt (*Petrocoptis*, *Drypis*, *Acanthophyllum*), ausnahmsweise mit einem Haarbüschel am Nabel (*Petrocoptis*). Der Keimling ist ringförmig oder bogen- bis hakenförmig, selten am Kotyledonarende spiralig eingerollt (*Drypis*), bei den Sippen mit schildförmigen Samen gerade (*Dianthus*, *Petrorragia*, *Velezia*). Die wichtigsten Chromosomengrundzahlen sind 12 und 15, von denen dann evident weitere — 10, 14, 17, 18 — entstanden sind. Polyploidie ist bekannt, aber es scheint, dass ihre Frequenz innerhalb verschiedener Gattungen (Tribus?) nicht gleich ist.

Das Areal der Unterfamilie ist ausgeprägt holarktisch, nur einzelne Arten sind in die Gebirge Mittel- und Südafrikas, eventuell in die südamerikanischen Anden eingedrungen. Endemische Gattungen sind im Mittelmeergebiet (*Petrocoptis*, *Phryna*, *Velezia*, *Drypis*) und in den Bergen Südost- und Mittelfrikas (*Uebelinia*) bekannt. Für das Mediterrangebiet (besonders für seinen Ostteil) ist auch der Artenreichtum der meisten Gattungen mit einem geräumigeren Areal charakteristisch. In diesem Gebiet sind überdies auch die meisten ihrer infragenerischen Taxa vertreten, was auch die grosse morphologische Mannigfaltigkeit hier wachsender Formen widerspiegelt. Das Mediterran, resp. Paläomediterran wird deshalb für das primäre Entwicklungs-

zentrum der Unterfamilie gehalten, wogegen die binnenländischen Gebirge, eventuell irgendwelche subarktischen Gebiete, soweit sie eine grössere Anzahl endemischer Formen besitzen, für sekundäre Entwicklungszentren gehalten werden.

Vom ökologischen Standpunkt aus sind die Arten der Unterfamilie der *Dianthoideae* uneinheitlich. Einen grossen Anteil unter ihnen bilden Xerothermophyten, während mesophile Arten seltener sind; ausgesprochene Sumpf- oder sogar Wassertypen fehlen ganz. Eine grössere Anzahl von Vertretern ist ausgeprägt oreophytischer Natur, wobei dieselben Taxa oder ihnen nahe verwandte auch unter den Bedingungen der subarktischen Zone verbreitet sind. Erwähnenswert ist auch die Existenz einiger Feldunkräuter archäophytischen Charakters. Die absolute Mehrheit der Arten der *Dianthoideae* sind heliophile Pflanzen — schattenliebende Arten kommen nur als Ausnahmen vor.

Die Zahl der anerkannten Gattungen innerhalb dieser Unterfamilie ist von Autor zu Autor verschieden. Die wichtigsten Gattungen sind: *Acanthophyllum* C. A. MEYER, *Agrostemma* L., *Cucubalus* L., *Dianthus* L., *Drypis* L., *Gypsophila* L., *Lychnis* L., *Melandrium* RÖHLING, *Petrocoptis* A. BRAUN, *Petrorhagia* (SER. ex DC.) LINK, *Phryna* PAX et K. HOFFMANN, *Saponaria* L., *Schischkiniella* STEEN., *Silene* L., *Steris* ADANSON (= *Viscaria* BERNH.), *Ubelinia* HOCHST., *Vaccaria* MEDICUS, *Velezia* L. Manche Autoren erkennen natürlich noch zahlreiche andere an. Aus dem Verwandtschaftskreis der Gattung *Lychnis* s. l. und *Silene* s. l. ist das z. B. *Behen* MOENCH, *Charesia* BUSCH, *Coronaria* ADANSON, *Elisanthe* (FENZL) REICHENB., *Eudianthe* REICHENB., *Ixoca* RAFIN. (= *Heliosperma* REICHENB.), *Orites* ADANSON, *Petrocoma* RUPR., *Pleconax* RAFIN., *Polyschemone* SCHOTT, NYMAN et KOTSCHY, aus dem Umkreis anderer Gattungen dann z. B. *Ankyropetalum* FENZL, *Allochrusa* BUNGE, *Bolanthus* (SER.) REICHENB., *Kohlrauschia* KUNTH, *Ochotonophila* GILLI, *Pleioneura* RECH. fil. Oft aber ist die Korrektheit der Benennung solcher Gattungen — und manchmal auch selbst ihre Existenz — strittig.

Die Existenz ausgeprägter morphologischer Unterschiede zwischen einzelnen Gattungen innerhalb der Unterfamilie der *Dianthoideae* hat schon längst das Bestreben angeregt, geeignete niedere Einheiten — Tribus und Subtribus — zu bilden.

Der erste, der überhaupt in irgendeiner Weise versucht hat, die Gattungen innerhalb der Familie der *Caryophyllaceae* und demnach auch in ihrer heutigen Unterfamilie der *Dianthoideae* zu ordnen, war wahrscheinlich REICHENBACH (1837 : 297—298). Er beschreibt eine Reihe von Einheiten, die aber ohne konkrete Eingliederung in einzelne taxonomische Rangstufen angeführt sind. Überdies spiegeln sie wirkliche Verwandtschaftsverhältnisse zwischen einzelnen Gattungen nur zum kleinen Teil wider. Diese sind auf der verschiedenen Zahl von Frucht- und Staubblättern auf der Öffnungsweise der Früchte und auf der Form des Keimlings gegründet.

Die 3 ersten wirklichen Tribus wurden im Jahre 1840 von FENZL (in ENDLICHER 1836—40 : 970—974) beschrieben. (Anmerkung: Es ist möglich, dass es schon ein Jahr früher war, weil FENZL bei der Tribus *Drypideae* seine ältere Arbeit zitiert — in Annal. Wiener Mus. Nat. 2 : 309, 1838 — die ich aber nicht gesehen habe; nach der Weise, wie er die Namen anderer Taxa zitiert, ist jedoch ersichtlich, dass aus diesem Hinweis nicht sicher hervorgeht, dass es sich um eine Tribus gehandelt hat.) Hauptunterscheidungsmerkmale, die Fenzl benützt hat, sind Öffnungsweise der Frucht, Form der Samen und des Keimlings. Die Tribus der *Diantheae*, wohin der Autor die Gattungen *Dianthus* s. l. und *Velezia* einreicht, ist durch eine mit Zähnen sich öffnende Kapsel, schildförmige Samen und einen geraden, exzentrisc liegenden Embryo charakterisiert. Die Tribus der *Lychnideae*, welche in FENZLS Auffassung die überwiegende Mehrheit von Gattungen der Unterfamilie umfasst, zeichnet sich durch vielsamige Kapseln, welche sich mit Zähnen,

eventuell mit Klappen öffnen, aus, oder die Frucht ist beerenartig und bleibt (nach FENZL) geschlossen; die Samen sind kugelig, nieren- oder linsenförmig, der Embryo (am Rande des Samens) ist ringförmig bis halbkreisförmig. Die letzte Tribus — *Drypideae* — mit den Gattungen *Drypis* und *Acanthophyllum* besitzt eine quer aufreissende Kapsel; es gibt nur einige Samen (nach FENZL!) oder nur einen einzigen und sie sind ein wenig zusammengedrückt, mit einem apikalen Nabel und mit einem peripheren, ringförmig gebogenen, eventuell am Kotyledonarende spiralförmig eingerollten Keimling. Die von FENZL gezogenen Grenzen der ersten zwei Tribus scheinen im Lichte der heutigen Kenntnisse nicht natürlich zu sein, im Gegenteil wird aber eine wechselseitige, von den meisten späteren Autoren nicht anerkannte Entwicklungsnähe der Gattungen *Drypis* und *Acanthophyllum* bestätigt. Die Gliederung FENZLS gebraucht später vielleicht nur BOISSIER (1867), seinen Namen führt er aber bei diesen Einheiten nicht an und erkennt eine andere Gattungskombination an. Gewissermassen knüpft NEUMAYER (1921) später an FENZL an.

Einige Jahre später nach FENZL beschäftigte sich mit dieser Problematik systematischer auch A. BRAUN (1843a, b). Das Ergebnis seines Studiums ist die Gliederung der Unterfamilie der *Dianthoideae* („*Silenoideae*“) in 2 Tribus — *Lychnideae* und *Diantheae*. Er unterschied sie voneinander durch verschiedene Kelchnervatur, Ästivation der Kronblätter, Anzahl von Fruchtblättern und als Ergänzungsmerkmale führt er auch Unterschiede in der Form des Keimlings, in den Flügelleisten am Nagel und im Krönchen (in ihrer Anwesenheit oder Absenz) an. Die Tribus der *Lychnideae* in BRAUNS Auffassung ist durch wechselwendige Drehung der Kronblätter, einen Kelch mit Kommissuralnerven und eine 3- oder 5-zählige Frucht charakterisiert; grösstenteils ist das Krönchen entwickelt, während die Flügelleisten am Nagel der Kronblätter mit Ausnahme eines einzigen Falles fehlen; der Embryo ist fast kreisförmig, in einem Fall (*Drypis*) spiralig. Hieher gehören die Gattungen *Drypis*, *Uebelinia*, *Agrostemma*, *Lychnis* s. l., *Silene* s. l. und *Cucubalus*. Die Tribus der *Diantheae* zeichnet sich dagegen durch konstante (rechtsdrehende) Ästivation, einen Kelch ohne Kommissuralnerven und eine 2-zählige Frucht aus; an den Kronblättern sind gewöhnlich Leisten entwickelt, seltener auch Krönchen; der Embryo ist ringförmig oder gerade. In diese Tribus gehören die Gattungen *Acanthophyllum*, *Saponaria*, *Vaccaria*, *Gypsophila* s. l., *Dianthus* s. l. und *Velexia*. Diese Einteilung scheint auch vom Standpunkt der heutigen Kenntnisse aus mehr oder weniger natürlich zu sein. Problematisch ist nur die Eingliederung der Gattungen *Drypis* und *Acanthophyllum* in verschiedene Tribus. Dies ist aber begreiflich, weil Braun die Fruchtblätterzahl und die Anwesenheit oder Absenz der Kommissuralnerven auf dem Kelch betonte, während er den Fruchttyp nicht für wichtig hielt. BRAUNS Gliederung und Begrenzung der beiden Tribus wurde viel mehr bekannt als die von FENZL. Im wesentlichen werden sie bis heute unverändert gebraucht, soweit ein so erschöpfendes System überhaupt angeführt wird.

Eine gewisse Ergänzung zu Brauns Tribus war dann die spätere Beschreibung weiterer niederer Einheiten — Subtribus. PAX und HOFFMANN (1934 : 338, 350) teilen die Tribus der *Lychnideae* nach dem Charakter der Frucht und nach der Weise ihres Öffnens in die Subtribus der *Sileninae* (die Frucht ist eine mit Zähnen sich öffnende Kapsel), der *Cucubalinae* (die Frucht ist eine „Beere“) und der *Drypidinae* (die Frucht ist eine Kapsel, die sich mit einem Deckel öffnet). Die Tribus der *Diantheae* aber lassen diese Autoren ohne weitere Gliederung, obwohl auch hier ein ähnlicher Unterschied zwischen den meisten Arten der Gattung *Acanthophyllum* (Öffnen mit einem Deckel) und den übrigen Gattungen existiert. Dem so abgeänderten ursprünglichen System BRAUNS begegnen wir in der Literatur selbst in letzter Zeit. Es wird z. B. von JANCHEN (1955) anerkannt, welcher sich mit mitteleuropäischen Gattungen der Unterfamilie beschäftigte²⁾, oder von ECKARDT (in MELCHIOR 1964 : 95 — 96). Nicht einmal der letztgenannte Autor hat jedoch diese Problematik bei allen Gattungen der Unterfamilie der *Dianthoideae* berücksichtigt. Die Gattung *Acanthophyllum*, trotzdem sie einige Zehner von Arten umfasst, lässt er völlig ausser Acht, ebenso wie er nicht einmal die Existenz der Arten mit 4 oder mehr als 5 Fruchtblättern in Betracht zieht.

Die dritte noch existierende Systemvariante der Unterfamilie der *Dianthoideae* ist Neumayers Gliederung (NEUMAYER 1921). Im Einvernehmen mit FENZL engt dieser Autor die Tribus *Diantheae* (*Dianthus* s. l., *Velexia*) ein und die übrigen Gattungen verteilt er in 2 Tribus — *Sileneae* (diese umfassen alle *Lychnideae* Brauns bis auf *Drypis*) und *Saponariaceae* (mit den übrigbleibenden Gattungen der *Diantheae* Brauns und der Gattung *Drypis*). Der Hauptunterschied zwischen den Tribus der *Sileneae* und *Saponariaceae* bildet die Fruchtblätterzahl — entweder 3 und mehr oder 2 Fruchtblätter (mit der einzigen Ausnahme *Saponaria pumila*). Absenz oder Anwesenheit von Kommissuralnerven auf dem Kelch hält Neumayer für nicht allzu wichtig. Der Grund zur Umordnung der Gattung *Drypis* ist dann nicht einmal so der gleiche Fruchtcharakter mit der Gattung *Acanthophyllum*, wie das angeblich nur durch 2 Fruchtblätter gebildete Gynäum.

²⁾ Janchen teilt auch die *Diantheae* in niedere Taxa (*Saponariinae* und *Dianthinae*), die aber vom nomenklatorischen Standpunkt aus ungültig sind.

Wenn laut NEUMAYER nur 3 (eventuell 4!) Griffel bei *Drypis* vorkommen sollen, handelt es sich um eine sekundäre Erscheinung — der eine oder beide Griffel des zweifruchtblättrigen Gynäzeums sind der Länge nach gespalten. Dieses System ist gewissermassen ein Kompromiss zwischen den beiden vorhergehenden, dessen von FENZL und BRAUN; es ist aber auf eine gewisse Weise unausgeglichener — einerseits wird die Gattung *Dianthus* (incl. *Petrorragia*) und *Velezia* von den übrigen ganz deutlich verwandten Gattungen abgesondert, mit denen andererseits so isolierte Gattungen wie *Drypis* und *Acanthophyllum* in eine Tribus verbunden werden. Vielleicht ebendaher hat dieses System keinen weiteren Anklang gefunden.

Das grösste Problem, wie aus der obenangeführten kurzen Übersicht der bestehenden Unterfamiliensysteme ersichtlich ist, besteht also in der Eingliederung der Gattungen *Drypis* und *Acanthophyllum* beziehungsweise in der Stellung der Gattungen *Dianthus*, *Petrorragia* und *Velezia*.

Es scheint, dass für die Lösung der Problematik der Tribusgrenzen eventuell der weiteren Einheiten schon heute die Karyologie wertvolle Data bieten kann. Die Chromosomenzahlen bei einer grösseren Anzahl der meisten Dianthoideen-Gattungen sind heute bereits bekannt. Nach den Angaben, die FEDOROV (1969 : 201—217) anführt, zeigt sich der folgende Stand:

| | 2 n | x |
|--|---|--------|
| <i>Lychnideae</i> FENZL em. A. BRAUN | | |
| <i>Agrostemma</i> | 24, 48 | 12 |
| <i>Cucubalus</i> | 24 | 12 |
| ! <i>Drypis</i> | 60 | 15 |
| <i>Lychnis</i> | 24, 48 | 12 |
| <i>Pleconax</i> (= <i>Silene</i> sect. <i>Conoimorpha</i>) | 20 | 10 |
| <i>Petrocoptis</i> | 24 | 12 |
| <i>Silene</i> s.l. (excl. sect. <i>Conoimorpha</i> , incl. gen. <i>Melandrium</i> , <i>Heliosperma</i> etc.) | 24, 48, (ca 50), 60, 72, 96, 120, 192 | 12 |
| <i>Silene fortunei</i> VIS. | 30 | ? |
| <i>Steris</i> (= <i>Viscaria</i>) | 24 | 12 |
| <i>Uebelinia</i> | c. 48 | 12 |
| <i>Diantheae</i> (s. A. BRAUN) | | |
| <i>Acanthophyllum</i> s.l. | 30, 60 | 15 |
| <i>Dianthus</i> | 30, 60, (88), 90 | 15 |
| <i>Gypsophila</i> s.l. | 34, 36, ca 48, ca 51, 68 | 17, 18 |
| <i>Petrorragia</i> | 30, 60 | 15 |
| <i>Saponaria</i> | 28 | 14 |
| <i>Vaccaria</i> | 30, 60 | 15 |
| <i>Velezia</i> | 28 | 14 |

(Anmerkung: Die von FEDOROV angewandte Nomenklatur wurde vereinigt und die Rangordnung der Gattungen geregelt.)

Aus der angeführten Übersicht ist ersichtlich, dass die von Braun in die Tribus der *Lychnideae* eingereihten Gattungen überraschend einheitlich sind. Ihre Chromosomenrundzahl ist bis auf einige Ausnahmen 12 (eine enge Korrelation mit dem Vorkommen der Kommissuralnerven auf dem Kelch!). Nach den bisherigen Kenntnissen scheint es, dass diploide Sippen völlig überwiegen. Die Polyploiden sind häufiger nur in einigen Gruppen — z. B. *Physolychnis* aus dem Umkreis von *Silene* s. l., eventuell *Melandrium* s. l. Die bedeutendste Ausnahme unter den bekannten Chromosomenrundzahlen ist die Gattung *Drypis*. Ihre Chromosomenverhältnisse entziehen sich völlig dem Rahmen der Tribus der *Lychnideae* und stimmen im Gegenteil mit den Angaben über die Tribus der *Diantheae*, resp. mit der Gattung *Acantho-*

phyllum gut überein. Die karyologische Übereinstimmung unterstützt in diesem Fall die Vermutung ihrer gegenseitigen Verwandtschaft, die schon früher ausgesprochen wurde und für welche dieselbe Weise der Öffnung der Früchte bei der Gattung *Drypis* und den meisten Arten der Gattung *Acanthophyllum* und überwiegend Isamige Kapseln bei beiden Gattungen der Anhaltspunkt war. Die zweite Abweichung in der Tribus der *Lychnideae*, soweit es sich um die Chromosomenverhältnisse handelt, sind die Arten aus dem Umkreis von *Silene conica*. Ihre Chromosomengrundzahl 10 ($2n = 20$) lässt sich jedoch von der gebräuchlichen Zahl 12 leicht ableiten. Mit Rücksicht darauf, dass es sich in diesem Fall um eine sehr einheitliche, morphologisch noch dazu scharf abgegrenzte Gruppe handelt, finde ich es für angemessen, sie in eine besondere Gattung abzusondern (*Pleconax* RAFIN. — vgl. ŠOURKOVÁ 1971). Die letzte bisher bekannte Ausnahme ist die Art *Silene fortunei* Vis., bei der $2n = 30$ angeführt wird. Es wird notwendig sein, diese Zahl von neuem zu überprüfen (auch bei der Meiosis), und im Falle einer Bestätigung auch die morphologischen Merkmale dieser Gattung gründlicher zu untersuchen.

Die Arten der von BRAUN in die Tribus der *Diantheae* eingereihten Gattungen sind, was die karyologische Seite betrifft, im Vergleich mit der Tribus der *Lychnideae* mehr variabel. Bisher wurden einige Chromosomengrundzahlen festgestellt und es scheint, dass auch die Polyploidie innerhalb dieser Gruppe eine viel häufigere Erscheinung ist. Als die übliche Chromosomengrundzahl kommt 15 vor, wobei die schon früher erwähnte Übereinstimmung zwischen den Gattungen *Drypis* und *Acanthophyllum* besonders auffallend ist.

Vom allgemeinen phylogenetischen Standpunkt aus stimmen die gesamten Chromosomenverhältnisse mit der heute überwiegenden Ansicht über die grössere Primitivität der Tribus der *Lychnideae* und im Gegenteil über das grössere Abgeleitetsein der Gattungen der Tribus der *Diantheae* gut überein, die schon auf Grund ihrer morphologischen Merkmale (vgl. GVI-NIANIDZE 1967) ausgesprochen wurde. Es erübrigt sich vielleicht noch zu betonen, dass Gehölze, soweit sie innerhalb der Tribus der *Diantheae* vorkommen, keine ursprünglichen sondern hoch abgeleitete Formen sind (höchstwahrscheinlich sekundäre Entstehung von Gehölztypen — z. B. einige Arten von *Gypsophila* s. l.). Auch die Gattung *Drypis* ist eine sehr abgeleitete Sippe (haplostemones Andrözeum, reduzierte Fruchtblätter- und Samenanlagenzahl, hohe, der tetraploiden Stufe bei anderen Gattungen mit gleicher Chromosomengrundzahl entsprechende Chromosomenzahl).

Wenn wir die Problematik der wechselseitigen Beziehung zwischen den Gattungen *Drypis* und *Acanthophyllum* gründlicher studieren, stellen wir fest, dass die Angaben und Ansichten einzelner Autoren manchmal bedeutend differieren. Vor allem ist oft die ungenügende direkte Kenntnis des Materials wahrscheinlich wegen seiner Unzugänglichkeit daran schuld.

LINNAEUS (1753 : 413) kannte nur die schon früher bekannte *Drypis*. Er stellte sie aber unrichtig zu den *Decandria trigynia*, d. h. unter die Pflanzen mit 10 Staubblättern und 3 Griffeln, erst später (LINNAEUS 1762 : 390) reihte er sie mit Rücksicht auf die wirkliche Staubblätternzahl zu den *Pentandria trigynia* um. Zehn Staubblätter bei der Gattung *Drypis* führt aber noch im Jahre 1763 ADANSON an (ADANSON 1763 : 255). Die Gattung *Acanthophyllum* wurde erst im zweiten Viertel des 19. Jahrhunderts von MEYER

beschrieben (MEYER 1831 : 210), den meisten europäischen Autoren war sie lange nicht gut bekannt. Trotzdem aber kann man schon bei BRAUN (1843a, b) eine Reihe von Erwähnungen finden, die auf mit den beiden Gattungen verbundene Probleme hinweisen.

Über die Kelchnervatur bei der Gattung *Drypis* schreibt BRAUN (1843b : 366): „Kelch mit starken Median- und Commissuralrippen: von letzteren sind immer einige doppelt (so dass im Ganzen mehr als 10 Rippen vorhanden sind), bewahren jedoch den Charakter von Commissuralrippen darin, dass sie nicht getrennt in die Kelchspitzen eintreten, sondern sich vor dem Eintritt verbinden und somit die Rippenvereinigung aller Kelchblätter herstellen.“ Mit Rücksicht darauf, dass Braun die Anwesenheit von Kommissuralnerven überhaupt für eines der wichtigsten Kriterien zur Unterscheidung seiner beiden Tribus hielt, ist seine Einreihung von *Drypis* in die Tribus der *Lychnideae* begreiflich. Die Variabilität der Kelchnervatur ist aber bei der Gattung *Drypis* meinen Beobachtungen nach ziemlich gross (etwa 30 Blüten wurden orientierungsweise untersucht). Auch auf ein- und demselben Kelch können einesteils ganz „normale“ Kommissuralnerven sein, anderenteils kann der Kommissuralnerv im Unterteil verdoppelt und nur im Oberteil einfach sein, eventuell kommt es nicht zur Verbindung der beiden Zweige, wobei der Kommissuralnerv eigentlich fehlt. Ausserdem sind die zwei in einen Kommissuralnerv verbundenen Nerven in diesem Fall kein Atavismus, für den sie BRAUN hielt, sondern es handelt sich meiner Meinung nach um eine hoch abgeleitete Erscheinung. Nach den Ergebnissen, die GVINIANIDZE (1967) über die Tribus der *Lychnideae* und *Diantheae* veröffentlicht hat, kann man die Kommissuralnerven des Kelches innerhalb der Unterfamilie der *Dianthoideae* für einen ursprünglicheren Stand als ihre Absenz resp. ihr Ersetzen durch zwei an den Rändern benachbarter Kelchabschnitte liegender Nerven halten. Zwischen dem Kommissuralnerv und den zwei benachbarten Marginalnerven ist aber kein zu tiefer Unterschied — beide sind die Fortsetzung eines einzigen im Blütenstiel verlaufenden Gefässbündels. (Im Blütenstiel befinden sich unterhalb der Blüte insgesamt 10 Leitbündel; von den 5 kleineren geht immer der unterste Zweig in den Kelchzipfel als Mediannerv über, von den 5 grösseren, die mit ihnen abwechseln, schwenkt sein unterster Zweig ebenso in den Kelch ab und bleibt entweder ungeteilt und bildet einen Kommissuralnerv oder verzweigt sich weiter, wodurch eine nervenlose Kommissur entsteht. Eine wiederholte Verbindung der beiden Zweige wird bis heute in der Literatur nirgends anderswo als hier bei *Drypis* beschrieben.) Von diesem Standpunkt aus könnte man den Kelch und seine Nervatur bei der Gattung *Drypis* als einen Übergangstyp zwischen einem Kelch ohne Kommissuralnerven (was für die Tribus der *Diantheae* charakteristisch ist) und einem solchen mit sekundär entstehenden Kommissuralnerven auffassen (vom Entwicklungsstandpunkt aus vom Kelchtyp in der Tribus der *Lychnideae* also abweichend). Bei der Gattung *Acanthophyllum* wird es nötig sein, die Kelchnervatur noch gründlicher zu untersuchen. Gewöhnlich wird der Kelch von *Acanthophyllum* in der Literatur als 5nervig angeführt mit blossen Mittelnerven in den Kelchabschnitten. BOISSIER (1867 : 560), der schon eine relativ grosse Zahl der Arten (insgesamt 17) zur Verfügung hatte, führt jedoch einen 5–15nervigen Kelch an; dieselbe Angabe findet sich auch bei einigen späteren Autoren (z. B. HUBER-MORATH in DAVIS 1967). Keiner dieser Autoren beschreibt aber genauer

den Verlauf der einzelnen Nerven im Kelch, soweit ihre Anzahl mehr als 5 beträgt.

Die Kronblätter der beiden Gattungen sind nicht von einheitlichem Typ, es kommen aber zwischen ihnen keine konstanten Unterscheide vor. Bei *Drypis* und bei einigen Arten von *Acanthophyllum* s. l. ist das Krönchen entwickelt und die Leisten am Nagel fehlen. Bei den meisten *Acanthophyllum*-Arten sind dann die Verhältnisse gerade umgekehrt — das Krönchen fehlt und die Leisten am Nagel der Kronblätter sind entwickelt.

Über die Ästivation der Kronblätter in den Knospen ist bisher nicht besonders viel bekannt. Es erwähnt sie nur BRAUN (1843b), der die Möglichkeit hatte, dieses Merkmal jedoch nur an 3 Knospen einer einzigen Art von *Acanthophyllum* (*A. mucronatum*) zu studieren. Es ist interessant, dass er im Vergleich mit den übrigen Diantheen-Gattungen, die sich durch eine konstante rechts gedrehte Ästivation auszeichnen, Abweichungen in diesem Merkmal fand. In einer der untersuchten Knospen stellte er deutlich links gedrehte Ästivation fest, in den zwei übrigbleibenden schien ihm die Ästivation imbrikat zu sein. Bei *Drypis* wurde dieses Merkmal jedoch noch nicht studiert, so dass die Möglichkeit fehlt, sowohl die beiden Gattungen miteinander als auch mit den übrigen Dianthoideen-Gattungen zu vergleichen.

Das Andrözeum der beiden Gattungen ist verschiedenartig ausgebildet. Bei *Drypis* ist es haplostemon, die Staubblätter sind interpetal (der innere Staubblattkreis ist also offensichtlich verschwunden). Bei der Gattung *Acanthophyllum* wird das Andrözeum gewöhnlich als diplostemon 5zählig ($A\ 5 + 5$) angeführt. SCHISCHKIN (1936 : 783), der als erster (und letzter) nach BOISSIER ausführlichere Beschreibungen einer grösseren Anzahl der Gattungen und infragenerischen Taxa nebeneinander anführt, erwähnt bei der Untergattung *Acanthophyllum* 4—10 Staubblätter. Falls es sich nicht um einen Irrtum handelt (Verwechslung der Staubblatt- mit der Samenanlagezahl), würde dies bedeuten, dass ich auch im Falle der Gattung *Acanthophyllum*, wenigstens in einzelnen Fällen, im Andrözeum eine Tendenz zur Reduktion äussern kann. Obwohl der Unterschied in diesem Merkmal auf den ersten Blick bedeutend erscheint, ist er vom phylogenetischen Standpunkt aus erklärlich — der abgeleitete, in der Entwicklung fortgeschrittenere Stand bei der Gattung *Drypis* im Vergleich mit dem erhaltenen ursprünglicheren bei der Gattung *Acanthophyllum*.

Das Gynäzeum der beiden Gattungen und die aus ihm entstehenden Früchte zeigen eine Reihe übereinstimmender Merkmale, es existieren aber auch Unterschiede. Bei der Gattung *Drypis* (nach überwiegenden Literaturangaben sowie nach einer orientierenden Durchsicht von Herbarmaterial) besteht das Gynäzeum aus 3 Fruchtblättern, denen auch 3 Griffel an der Spitze des Fruchtknotens entsprechen. Die Angabe Neumayers (NEUMAYER 1921 : 54) über ein Gynäzeum aus 2 Fruchtblättern wurde bisher nicht bestätigt. Es entstehen 3 Samenzellen (maximal?), von denen sich aber gewöhnlich nur eine, sehr selten bis alle zu Samen entwickeln. Die Frucht ist eine Kapsel, deren Öffnung mit einem sich unregelmässig abteilenden Deckel erfolgt. Die Gattung *Acanthophyllum* hat ein aus 2 Fruchtblättern gebildetes Gynäzeum, im Fruchtknoten entwickelt sich aber eine grössere Anzahl Samenzellen (4—10). Die Kapsel ist ebenso wie bei *Drypis* nur 1(—2)samig. Sie öffnet sich entweder auf dieselbe Weise — mit einem sich unregelmässig abteilenden Deckel oder sie kann ganz geschlossen bleiben, eventuell öffnet

sie sich an der Spitze mit 4 Zänchen (gründlicher behandelt dieses Merkmal GILLI 1964 : 288—9). Vergleichen wir diese beiden Gattungen mit den übrigen in der Unterfamilie der *Dianthoideae*, zeigen sie sich auch in den Merkmalen der Fruchtknoten und Früchte als hoch abgeleitet. Bei *Drypis* ist zwar eine höhere Fruchtblattzahl als bei der Gattung *Acanthophyllum* erhalten, die Samenanlagenzahl ist aber mehr reduziert. In beiden Fällen ist die Frucht überwiegend eine 1(—2)samige Kapsel, denn die übrigen Samenanlagen verkümmern. Die überwiegende Öffnungsweise — mit einem Deckel — eventuell eine dauernd geschlossene Kapsel ist in Entwicklungshinsicht gleichfalls ein fortgeschrittenes Merkmal.

Die Samen sind sowohl bei der Gattung *Drypis* als auch bei der Gattung *Acanthophyllum* mehr oder weniger glatt, ohne deutlichere makroskopische Skulptur. *Drypis* besitzt eng nierenförmige (bis walzige) Samen mit etwas asymmetrisch befindlichem Nabel. Der Embryo hat einen spiralg eingerollten Kotyledonenteil (der 2—2^{1/2} Windungen bildet). *Acanthophyllum* hat im Vergleich mit *Drypis* eng walzige oder häufiger eng walzig-eiförmige, etwas zusammengedrückte Samen mit einem ganz symmetrisch liegenden Nabel. Der Embryo besitzt eine hakig gebogene kleine Radicula und der übrigbleibende Teil ist mehr oder weniger gerade oder bogenförmig; in breiteren Samen ist der Keimling bogenförmig gekrümmt. Ein gemeinsames Merkmal der Samen der Arten beider Gattungen ist eine auffallende Verlängerung in einer Richtung. Bei den übrigen Arten der Dianthoideen sind gewöhnlich wenigstens 2, oft aber auch alle 3 Dimensionen der Samen mehr oder weniger gleich (die Samen sind kugelig, kugelig-nierenförmig bis nierenförmig von beiden Seiten zusammengedrückt oder sie sind schildförmig, vom Rücken her eingedrückt). Die spiralg gerollten Kotyledonen beim Keimling von *Drypis* haben keine Analogie bei den übrigen Gattungen der *Dianthoideae*.

Die Chromosomenzahl, soweit sie bisher bekannt ist (FEDOROV 1969 : 201, 207), zeigt, dass die beiden Gattungen dieselbe Chromosomengrundzahl (15) besitzen, die bei einigen (nicht allen) Gattungen innerhalb der Tribus der *Dianthoideae* bekannt ist und im Gegenteil bei keiner (!) Gattung der Tribus *Lychnideae* vorkommt. Bei der Gattung *Acanthophyllum* sind (mit Rücksicht auf die Chromosomengrundzahl) sowohl diploide als tetraploide Arten bekannt ($2n = 30, 60$), während bei der Gattung *Drypis* die diploide Form bis jetzt nicht festgestellt wurde.

Die rezente Verbreitung der beiden Gattungen ist ganz verschieden. Die Gattung *Drypis* (nach der überwiegenden Mehrzeit der Autoren durch eine einzige mit 2 Unterarten repräsentierte Art) ist von Italien durch Jugoslawien und Albanien bis Griechenland verbreitet; ihr Areal ist disjunkt und relikten Charakters. *Acanthophyllum* (einige Zehner von Arten) kommt von der Türkei und dem Kaukasus bis nach Zentral-Asien vor. Dabei wächst nur ein kleiner Teil der Arten auf einem grösseren Gebiet; meistens handelt es sich um Stenoendemiten.

Die ökologischen Bedingungen, unter denen die Vertreter beider Gattungen gewöhnlich vorkommen, sind gewissermassen von ähnlichem Charakter. *Drypis* wächst an sonnigen, trockenen Felsstandorten in niederen sowie höheren Lagen (Unterschiede korreliert mit den Unterarten). Die *Acanthophyllum*-Arten wachsen an ähnlichen Standorten, oft sind sie aber auch in Gebieten der steinigen Halbwüsten verbreitet, selten findet man sie auch auf trockenen Sanden.

Mit Rücksicht auf die gleichen morphologischen Merkmale, die karyologische Übereinstimmung und mit Rücksicht darauf, dass die zwischen den beiden Gattungen existierenden Unterschiede vom phylogenetischen Standpunkt aus erklärlich sind, halte ich die beiden Gattungen einerseits für enger verwandt und andererseits für von den übrigen Gattungen der Unterfamilie der *Dianthoideae* entfernt stehend. Gleichfalls vermute ich demnach, dass ihre Abtrennung in die selbständige Tribus *Drypideae* FENZL berechtigt ist. Es lässt sich voraussetzen, dass die beiden obengenannten Gattungen aus einer gemeinsamen Grundlage durch divergente Entwicklung unter mehr oder weniger lange andauernder geographischer Isolation entstanden sind. Die divergente Entwicklung hat sich vor allem durch verschiedene Bildung der Kelchnervatur bei ihnen erwiesen. Trotz der erhaltenen höheren Fruchtblattzahl zeigt sich die Gattung *Drypis* der Gattung *Acanthophyllum* gegenüber als mehr abgeleitet. Die ökologische Übereinstimmung und ziemlich grosse habituelle Ähnlichkeit (ähnlich geformte vegetative Organe, deren Merkmale hier nicht analysiert wurden) sind also wahrscheinlich nicht durch konvergente Entwicklung zweier unverwandter Sippen entstanden, sondern es handelt sich im Gegenteil um parallele Entwicklung zweier verwandter Sippen. Mit Rücksicht auf die heutige Verbreitung der beiden Gattungen ist es möglich, ein wahrscheinlich breiteres Entwicklungszentrum, in diesem Fall das Gebiet des Ostpaläomediterrans, anzunehmen. Die Geohistorie dieses Gebietes würde dieser Vermutung nicht widersprechen.

Die Entwicklungsbeziehungen zwischen den einzelnen Gruppen von Gattungen innerhalb der Dianthoideen drückt dann meiner Ansicht nach das folgende System am besten aus:

Fam. *Caryophyllaceae* JUSS. subfam. *Dianthoideae*

Tribus *Lychnideae* FENZL in ENDLICHER, Gen. pl. 971, 1840 emend. A. BRAUN, Flora (Regensburg) 26 : 365, 1843 (excl. gen. *Drypis* L.)

Syn.: tribus *Lychnideae* BOISS., Fl. orient. 1 : 477, 1867, p. p.; tribus *Sileneae* H. NEUMAYER, Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 72 : 55, 1921; tribus *Lychnideae* A. BRAUN subtr. *Sileninae* et *Cucubalinae* PAX et K. HOFFMANN in ENGLER et PRANTL, Nat. Pflanzenfam. ed. 2., 16 c : 338 et 350, 1934.

Typus tribus: *Lychnis* L.

Calyx nervis commissuralibus instructus, (8-) 10- vel plurinervis, ad basin sine bracteolis („squamis subcalycinis“). Gynaeceum plerumque 5- vel 3-merum, rarissime 4-merum vel plus quam 5-merum. Fructus capsula dentibus dehiscens, rarissime indehiscens vel fructus primo baccæ similis, posterius exsiccans et irregulariter (tantum secundarie?) dehiscens. Semina subglobosa vel reniformia. Chromosomatum numerus basicus $x = 12$, rarissime $x = 10$.

Diese Tribus umfasst im Vergleich mit den übrigen die relativ ursprünglichsten Sippen im Rahmen der *Dianthoideae*.

Gattungen: *Agrostemma* L., *Behenantha* SCHUR, *Cucubalus* L., *Lychnis* L., *Petrocoma* RUPRECHT, *Petrocoptis* A. BRAUN, *Pleconax* RAFINESQUE, *Polyschemone* SCHOTT, NYMAN et KOTSCHY, *Schischkiniella* STEEN. (= *Gastrocalyx* SCHISCHKIN), *Steris* ADANSON (= *Viscaria* BERNH.), *Silene* L., *Uebelina* HOCHSTETTER.

Tribus *Diantheae*

Syn.: tribus *Diantheae* FENZL et tribus *Lychnideae* FENZL p. p. in ENDLICHER, Gen. pl. 970 et 971, 1840; tribus *Diantheae* A. BRAUN, Flora (Regensburg) 26 : 377, 1843 (excl. gen. *Acanthophyllum* C. A. MEYER); tribus *Diantheae* BOISS. et tribus *Lychnideae* BOISS. p. p., Fl. orient. 1 : 477, 1867.

Typus tribus: *Dianthus* L.

Calyx sine nervis commissuralibus, 5- usque multinervis, ad basin saepe cum bracteolis („squamis subcalycinis“). Gynaeceum 2- rarissime 3-merum. Fructus capsula polysperma, 4 (6) dentibus dehiscens.

Subtribus *Gypsophilinae* ŠOURKOVÁ, subtr. nova hoc loco

Syn.: tribus *Lychnideae* FENZL in ENDLICHER, Gen. pl. 971, 1840, p. p.; tribus *Lychnideae* BOISS., Fl. orient. 1 : 477, 1867, p. p.; tribus *Saponariae* H. NEUMAYER, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 72 : 53, 1921 (excl. gen. *Drypis* L. et *Acanthophyllum* C. A. MEYER).

Typus subtribus: *Gypsophila* L.

Semina subglobosa vel reniformia, embryo annularis vel saltem arcuate curvatus. Chromosomatum numerus basicus $x = 14, 15, 17, 18$.

Gattungen: *Gypsophila* L. s.l., *Phryna* PAX et K. HOFFMANN, *Saponaria* L. s.l., *Vaccaria* MEDICUS. (Breite, variable Gattungen auch oft in eine Reihe von kleineren Gattungen gegliedert werden.)

Subtribus *Dianthinae*

Syn.: tribus *Diantheae* FENZL in ENDLICHER, Gen. pl. 970, 1840; tribus *Diantheae* BOISS., Fl. orient. 1 : 477, 1867; tribus *Diantheae* H. NEUMAYER, Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 72 : 56, 1921.

Typus subtribus: *Dianthus* L.

Semina peltate compressa, embryo rectus vel solum inconspicue curvatus. Chromosomatum numerus basicus $x = 15$, rarissime $x = 14$.

Gattungen: *Dianthus* L., *Petrorhagia* (SER. ex DC.) LINK s.l., *Velezia* L. Auch in dieser Gruppe werden von manchen Autoren engere Gattungen anerkannt.

Tribus *Drypideae* FENZL, Annal. Wiener Mus. Nat. 2 : 309, 1839³; FENZL in ENDLICHER, Gen. pl. 974, 1840

Syn.: tribus *Lychnideae* A. BRAUN et tribus *Diantheae* A. BRAUN, Flora (Regensburg) 26 : 365 et 377, p. min. p.; tribus *Lychnideae* BOISS., Fl. orient. 1 : 477, 1867, p. min. p.

Typus tribus: *Drypis* L.

Calyx 5—15-nervis sine nervis commissuralibus vel saltem pro majoris parte nervis commissuralibus (secundariis) instructus. Gynaeceum 3- vel 2-merum. Fructus capsula 1 (—3)-sperma aut operculo (irregulariter circumscisso) vel 4 dentibus brevissimis dehiscens, aut constanter clausa. Semina plerumque \pm cylindrica. Numerus chromosomatum basicus $x = 15$.

Gattungen: *Drypis* L., *Acanthophyllum* C. A. MEYER s.l.

Vom Entwicklungsstandpunkt aus stellen die beiden Gattungen die abgeleiteten, ganz isolierten Sippen innerhalb der Dianthoideen dar. Die bedeutenden Unterschiede im Gynäzeum und Andrözeum (ebenso in der Kelchnervatur) zwischen *Drypis* und *Acanthophyllum* zeigen auf ihre relativ lange divergente Entwicklung hin; mit Rücksicht darauf ist die Einreihung dieser Gattungen in zwei verschiedene Subtribus berechtigt.

³) Sec. FENZL in ENDLICHER, Gen. pl. 974, 1840.

Subtribus *Drypidinae*

Syn.: tribus *Lychnideae* A. BRAUN subtr. *Drypidineae* PAX et K. HOFMANN in ENGLER et PRANTL, Nat. Pflanzenfam. ed. 2., 16 c : 350, 1934.

Typus subtribus: *Drypis* L.

Calyx 10- vel plurinervis, saltem pro majoris parte nervis commissuralibus (secundariis) instructus. Stamina 5, interpetalia. Gynaeceum 3-merum. Embryo in extremitate cotyledona spiraler circinatus.

Gattung: *Drypis* L. (1 Art mit 2 Unterarten!).

Subtribus *Acanthophyllinae* ŠOURKOVÁ, subtr. nova hoc loco

Typus subtribus: *Acanthophyllum* C. A. MEYER.

Calyx 5–15-nervis sine nervis commissuralibus. Stamina 5 + 5 (semper?) Gynaeceum 2-merum. Embryo hamate vel arcuate curvatus.

Gattung: *Acanthophyllum* C. A. MEYER s.l. (Diese Gattung teilen manche Autoren in einige kleinere Gattungen ein.)

ZUSAMMENFASSUNG

Die *Caryophyllaceae* JUSS. subfam. *Dianthoideae* (= subfam. *Silenoideae*) werden nach morphologischen Merkmalen (Kelchnervatur, Fruchtblattzahl, Öffnungsweise der Früchte, Form der Samen und Keimlinge) und ihrer Korrelation mit der Chromosomengrundzahl in die folgenden *Taxa* geteilt:

1. Tribus *Lychnideae* FENZL em. A. BRAUN (excl. gen. *Drypis*). — Kelch mit Kommissuralnerven, (8-) 10- oder mehrnervig, ohne „Kelchschuppen“. Gynäzeum aus 5 oder 3, ausnahmsweise aus 4 (*Uebelinia*) oder mehr als 5 (*Polyschemone*) Fruchtblättern gebildet. Frucht eine sich mit Zähnen öffnende, selten nicht aufreissende Kapsel (*Schischkiniella*) oder anfangs Frucht einer Beere ähnlich, später austrocknend und unregelmässig aufreissend (*Cucubalus*). Samen ± kugelig oder nierenförmig. Chromosomengrundzahl $x = 12$, ausnahmsweise $x = 10$ (*Pleconax*). — Gattungen: *Agrostemma* L., *Behenantha* SCHUR, *Cucubalus* L., *Lychnis* L., *Petrocoma* RUPRECHT, *Petrocoptis* A. BRAUN, *Pleconax* RAFINESQUE, *Polyschemone* SCHOTT, NYMAN et KOTSCHY, *Schischkiniella* STEEN. (*Silene ampullata* BOISS.), *Silene* L., *Steris* ADANSON (= *Viscaria* BERNH.), *Uebelinia* HOCHSTETTER.

2. Tribus *Dianthaeae* (sensu A. BRAUN excl. gen. *Acanthophyllum*). — Kelch ohne Kommissuralnerven, 5- bis vielnervig, oft mit „Kelschuppen“. Gynäzeum aus 2, ausnahmsweise aus 3 Fruchtblättern (*Saponaria pumila*) gebildet. Frucht eine vielsamige, mit 4 (6) Zähnen sich öffnende Kapsel. Nach der Form der Samen und Keimlinge und nach den Chromosomengrundzahlen ist es möglich, 2 Subtribus zu unterscheiden: subtr. *Gypsophilinae* ŠOURKOVÁ (die Gattungen dieser in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Subtribus — *Gypsophila* L., *Phryna* PAX et K. HOFFMANN, *Saponaria* L., *Vaccaria* MEDICUS — zeichnen sich durch einen mehr oder weniger kugelig oder nierenförmigen Samen mit ring- oder wenigstens bogenförmigem Keimling und durch Chromosomengrundzahlen $x = 14, 15, 17, 18$ aus) und subtr. *Dianthinae* (die hierher gehörigen Gattungen *Dianthus* L., *Petrorragia* (SER. ex DC.) LINK und *Velezia* L. zeichnen sich durch schildförmig zusammengedrückte Samen mit geradem oder nur undeutlich gekrümmtem Keimling und durch die Chromosomengrundzahl $x = 15$, nur ausnahmsweise $x = 14$ — *Velezia* — aus).

3. Tribus *Drypideae* FENZL. — Für die beiden hier eingereihten Gattungen (*Drypis* L., *Acanthophyllum* C. A. MEYER s.l.), welche von der Mehrzahl früherer Autoren für nicht näher verwandt gehalten wurden, ist eine Reihe morphologischer Merkmale von abgeleitetem Charakter charakteristisch: Kelch 5- bis 15-nervig ohne Kommissuralnerven (*Acanthophyllum*) oder Kelch 10- oder mehrnervig, wenigstens teilweise mit sekundären (!) Kommissuralnerven (*Drypis*). Androeum diplostemon (*Acanthophyllum*) oder haplostemon (*Drypis*). Gynäzeum aus 3 (*Drypis*) oder 2 Fruchtblättern (*Acanthophyllum*) gebildet. Frucht eine 1(–3)-samige entweder mit einem sich unregelmässig abteilenden Deckel (*Drypis*, *Acanthophyllum* p. p.) oder mit 4 sehr kurzen Zähnen sich öffnende oder dauernd geschlossen bleibende Kapsel, Keimling hakig oder seltener bogenförmig gekrümmt (*Acanthophyllum*), eventuell am Kotyledonarende spiralig eingerollt (*Drypis*). Chromosomengrundzahl $x = 15$. Mit Rücksicht auf die zwischen beiden Gattungen existierenden Unterschiede ist ihre Einreihung in zwei verschiedene Subtribus — *Acanthophyllinae* ŠOURKOVÁ und *Drypidinae* — berechtigt.

Die Wiedereinführung der Tribus *Drypideae* und die Gliederung der Tribus *Diantheae* und *Drypideae* in die Subtribus sind die wichtigsten Unterschiede gegenüber, der bisher gebräuchlichen Gattungsanordnung innerhalb der *Dianthoideae*.

SOUHRN

Z analýzy dnes známých fakt o rodech podčeledi *Dianthoideae* (= *Silenoideae*) čeledi *Caryophyllaceae* JUSS. vyplynulo, že dosud běžně užívané Braunovo členění této podčeledi (BRAUN 1843a, b) na tribus *Lychnideae* a *Diantheae* nevystihuje uspokojivě pravděpodobné příbuzenské vztahy v této skupině. Braunovo dělení se opíralo více méně o jediný znak — přítomnost nebo chybění komisurálních žilek na kalichu (*Lychnideae* s komisurálními žilkami, *Diantheae* bez). PAX et HOFFMANN (1934) oddělili pak v rámci tribus *Lychnideae* do zvláštních subtribus *Cucubalinae* rod *Cucubalus* a *Drypidinae* rod *Drypis* na základě odchylného charakteru plodu. Rod *Uebelinia* a *Schischkiniella* (= *Silene ampullata* BOISS.; tobolka trvale uzavřená) ponechávají přitom bez povšimnutí stejně jako rod *Acanthophyllum* (u části druhů rovněž víčekatá tobolka) v tribus *Diantheae*. Ve všech uvedených případech se v tobolkách vyvíjí 1 nebo jen několik málo semen. I s touto variantou původního Braunova systému se doposud setkáváme.

Na základě rozboru většího počtu morfologických znaků (zejména žilnatiny kalicha, počtu plodolistů, způsobu otvírání plodů, tvaru semen a embrya) a jejich korelace se základním chromozómovým číslem je navrhováno následující nově modifikované členění podčeledi:

1. Tribus *Lychnideae* FENZL em. A. BRAUN (excl. gen. *Drypis*). — Kalich s komisurálními žilkami. (8-) 10- nebo vícežilný, bez podkalíšních listenů („kalíšních šupin“). Gyneceum z 5 nebo 3, výjimečně 4 (*Uebelinia*) nebo více než 5 (*Polyschemone*) plodolistů. Plod tobolka otvírající se zuby nebo nepukavá, trvale uzavřená (*Schischkiniella*) případně plod zprvu podobný bobuli, později vysychá a nepravidelně puká (*Cucubalus*). Semena ± kulovitá nebo ledvinitá. Základní chromozómové číslo $x = 12$, výjimečně $x = 10$ (*Pleconax*). — Rody: *Agrostemma* L., *Behenantha* SCHUR, *Cucubalus* L., *Lychnis* L., *Petrocoma* RUFRECHT, *Petrocoptis* A. BRAUN, *Pleconax* RAFINESQUE, *Polyschemone* SCHOTT, NYMAN et KOTSCHY, *Schischkiniella* STEEN., *Silene* L., *Steris* ADANSON (= *Viscaria* BERNH.), *Uebelinia* HOCHSTETTER. — Tribus ponechávána bez dalšího členění. Zahnuje nejpůvodnější rody podčeledi.

2. Tribus *Diantheae* (sensu A. BRAUN, excl. gen. *Acanthophyllum*). — Kalich bez komisurálních žilek, 5- až mnohožilný, často s podkalíšními listeny. Gyneceum ze 2, výjimečně ze 3 plodolistů (*Saponaria pumila*). Plod mnohosemenná, 4- (6-)zubá tobolka. — Podle tvaru semen a embrya a podle základního chromozómového čísla je možno rozlišit 2 subtribus: subtr. *Gypsophilinae* ŠOURKOVÁ a subtr. *Dianthinae*. Rody subtr. *Gypsophilinae* — *Gypsophila* L., *Phryna* PAX et HOFFMANN, *Saponaria* L., *Vaccaria* MEDICUS — se vyznačují ± kulovitými nebo ledvinitými semeny s prstencovitým nebo alespoň obloukovitým embryem a základním chromozómovým číslem $x = 14, 15, 17, 18$. Pro rody subtr. *Dianthinae* — *Dianthus* L., *Petrorhagia* (SER. ex DC.) LINK, *Velesia* L. — jsou charakteristická semena štitkovitá s primým nebo nezřetelně zakřiveným zárodkem a základní chromozómové číslo $x = 15$, výjimečně $x = 14$ (*Velesia*). Subtr. *Dianthinae* se ve srovnání s předchozí jeví jako celkově odvozenější.

3. Tribus *Drypideae* FENZL. — Pro oba sem řazené rody (*Drypis* L., *Acanthophyllum* C. A. MEYER s.l.), které předechozí autoři nepovažovali za blíže příbuzné, je charakteristická řada znaků odvozeného charakteru: kalich 5–15žilný bez komisurálních žilek (*Acanthophyllum*) nebo kalich 10- či vícežilný, alespoň částečně s komisurálními žilkami (*Drypis*). Adreceum diplostemonické (*Acanthophyllum*) nebo haplostemonické (*Drypis*). Gyneceum ze 3 (*Drypidis*) nebo 2 plodolistů (*Acanthophyllum*). Plod 1(–3)semenná tobolka otvírající se buď nepravidelně se oddělujícím víčkem (*Drypis*, *Acanthophyllum* p. p.) nebo 4 kratičkými zoubky, popřípadě trvale uzavřená. Semena válcovitě ledvinitá či válcovitě vejčitá, zárodek hákovitě či řidčeji obloukovitě zakřivený (*Acanthophyllum*) nebo na děložním konci spirálně stočený (*Drypis*). Základní chromozómové číslo $x = 15$. — Vzhledem k rozdílům mezi oběma rody (zejména v žilnatině kalicha, gyneceu a adreceu), které svědčí pro jejich relativně již dlouhodobý samostatný vývoj, řadím každý z nich do zvláštní subtribus — *Acanthophyllinae* ŠOURKOVÁ a *Drypidinae*. Oba dva rody svým celým souborem znaků představují nejodvozenější typy v rámci podčeledi. Komisurální žilky v případě rodu *Drypis* považují za druhotně vzniklé, pro což svědčí i jejich občasné částečné nebo úplné zdvojení a tedy bezžilná komisura (BRAUN naopak tentojev považoval za atavismus, dokládající vznik srostloupenného kalicha z původně volných kalíšních listků).

Opétné zavedení tribus *Drypideae* spolu s dělením tribus *Diantheae* a *Drypideae* na nižší jednotky — subtribus — jsou nejdůležitějším rozdílem proti běžně používaným starším členěním podčeledi *Dianthoideae*.

- ADANSON M. (1763): Familles des plantes. Tom. 2. — A Paris.
- BOISSIER E. (1867): Flora orientalis. Tom. 1. — Basileae et Genevae.
- BRAUN A. (1843a): Beitrag zur Feststellung natürlicher Gattungen unter den Sileneen. — Flora, Regensburg, 26 : 314—320.
- (1843b): Beitrag zur Feststellung natürlicher Gattungen unter den Sileneen. — Flora, Regensburg, 26 : 365—388.
- DAVIS P. H. [ed.] (1967): Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Tom. 2. — Edinburgh.
- ENDLICHER St. (1836—40): Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. — Vindobonae.
- FEDOROV A. A. [ed.] (1969): Chromosome numbers of flowering plants. — Leningrad.
- GILLI A. (1964): Die Gattungsumgrenzung von Gypsophila und Acanthophyllum. — Österr. Bot. Zeitschr., Wien, 111 : 285—290.
- GUINOCHE M. et R. de VILMORIN (1973): Flore de France. Tom. 1. — Paris.
- GVINIANIDZE Z. (1967): O položenii trib Lychnideae Fenzl em. A. Br. i Diantheae Pax v semejstve gvozdičnych. — Trudy, ser. Flora i Sist., Tbilisi [Akad. nauk Gruz. SSR, Inst. bot.], 25/1 : 110—113.
- HESS H. L., E. LANDOLT et R. HIRZEL (1967): Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Tom. 1. — Basel et Stuttgart.
- JANCHEN E. (1955): Naturgemässe Anordnung der mitteleuropäischen Gattungen der Silenoideae. — Österr. Bot. Zeitschr., Wien, 102 : 381—386.
- JORDANOV D. [ed.] (1966): Flora na Narodna republika B'lgaria. Tom. 3. — Sofia.
- KLOKOV M. V. (1952): Caryophyllaceae Juss. — In: Flora URSS 4 : 421—646. — Kyjiv.
- LAŠČENKOVA A. N. (1976): Caryophyllaceae Juss. — In: Flora severo-vostoka jevropejskoj časti SSSR 2 : 196—242. — Leningrad.
- LINNAEUS C. (1753): Species plantarum. — Holmiae.
- (1762): Species plantarum. Ed. 2. — Holmiae.
- MELCHIOR H. (1964): A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Ed. 12. Tom. 2. — Berlin.
- NEUMAYER H. (1921): Die Frage der Gattungsabgrenzung innerhalb der Solenoideen. — Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 72 : 53—59.
- PAX F. et K. HOFFMANN (1934): Caryophyllaceae. — In: ENGLER A. et K. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Ed. 2. Tom. 16c : 275—364. — Leipzig.
- PRODAN I. (1953): Caryophyllaceae Juss. — In: Flora Republicii populare Române, 2 : 23—295. — București.
- REICHENBACH H. G. L. (1837): Handbuch des natürlichen Pflanzensystems nach allen seinen Classen, Ordnungen und Familien nebst naturgemässer Gruppierung der Gattungen. — Dresden et Leipzig.
- SCHISCHKIN B. K. [ed.] (1936): Flora SSSR. Tom. 6. — Moskva et Leningrad.
- Soó R. (1970): A magyar flóra és vegetációrendszertani-növényföldrajzi kézikönyve. Tom. 4. — Budapest.
- ŠOURKOVÁ M. (1971): Pleconax Rafin. — eine bis beute unbeachtete Silenoideen-Gattung (Caryophyllaceae). — Österr. Bot. Zeitschr., Wien, 119 : 577—581.
- (1974): Příspěvek k řešení otázky rodů v tribus Lychnideae Fenzl em. A. Braun se zvláštním zřetelem na rod Silene L. — Ms. [Rigor. Pr., depon. Knih. Kat. Bot. Přírod. Fak. UK Praha].
- TURIN T. G. et al. [ed.] (1964): Flora Europaea. Tom. 1. — Cambridge.

Eingegangen am 16. Juni 1977