

ABHANDLUNGEN  
DER  
ZOOLOGISCH-BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN WIEN  
BAND XIV, HEFT 1  
HERAUSGEGEBEN MIT UNTERSTÜTZUNG DES BUNDESMINISTERIUMS FÜR UNTERRICHT

---

DIE  
GESCHICHTE DER BLÜTE

VERSUCH  
EINER ZUSAMMENFASSENDEN BEANTWORTUNG DER FRAGE  
NACH DER VERGANGENHEIT DER GENERATIVEN REGION  
BEI DEN ANTHOPHYTEN

VON

DR. HANS NEUMAYER

MIT ZWEI TAFELN

WIEN, 1924

VERLAG DER ZOOLOGISCH-BOTANISCHEN GESELLSCHAFT



ABHANDLUNGEN  
DER  
ZOOLOGISCH-BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN WIEN  
BAND XIV, HEFT 1  
HERAUSGEGEBEN MIT UNTERSTÜTZUNG DES BUNDESMINISTERIUMS FÜR UNTERRICHT

---

DIE  
GESCHICHTE DER BLÜTE

VERSUCH  
EINER ZUSAMMENFASSENDEN BEANTWORTUNG DER FRAGE  
NACH DER VERGANGENHEIT DER GENERATIVEN REGION  
BEI DEN ANTHOPHYTEN

VON

DR. HANS NEUMAYER

MIT ZWEI TAFELN

WIEN, 1924

VERLAG DER ZOOLOGISCH-BOTANISCHEN GESELLSCHAFT

—————  
**Alle Rechte vorbehalten**  
—————

## VORWORT.

Einige Beobachtungen, welche ich anlässlich einer nur dem Selbstunterrichte in der Morphologie der Blüte gewidmeten Untersuchungstätigkeit machte, veranlaßten mich zu bezweifeln, daß die Frage nach der Entstehung des Gynöceums schon in einer Weise beantwortet ist, welche mit Tatsachen, welche ich selbst zu sehen Gelegenheit hatte, im Einklang stünde. Da mir aber die richtige Beantwortung dieser Frage, wie überhaupt die Klarstellung des Wesens aller Blütenorgane, als unerläßliche Vorbedingung für die Lösung anderer Probleme erschien, mit welchen ich mich damals beschäftigte, begann ich mit einschlägigen, umfangreicheren Arbeiten.

Vor allem mußte festgestellt werden, inwiefern innerhalb von Formengruppen, welche zweifellos als phyletisch einheitlich aufgefaßt werden müssen, die Beschaffenheit des Gynöceums konstant sei; und so untersuchte ich in dieser Hinsicht *Betulaceen*, *Silenoideen* und *Ranunculaceen*. Zu einer bedeutenden Erweiterung meines Arbeitsgebietes mußte ich mich aber sodann entschließen, wenn ich mein Ziel auch nur annähernd erreichen wollte.

Wiewohl es meine innere Überzeugung ist, daß die Grundlagen meiner nunmehrigen Anschauung richtig sind, einer Ergänzung bedürftig sind selbstverständlich auch meiner Ansicht nach manche meiner Untersuchungsergebnisse. Es ist ja auch keineswegs meine Absicht, mich von nun an nicht mehr mit Fragen der organophyletischen<sup>1)</sup> Entwicklung der Blüte zu beschäftigen. Wenn ich es trotzdem unternehme, schon jetzt die folgenden Zeilen der Öffentlichkeit anzuvertrauen, geschieht dies über vielseitigen Rat.

Von einer historischen Einleitung, einer ausführlichen Kritik bisheriger Erklärungsversuche, sowie einem Literaturverzeichnisse wurde in dieser Abhandlung abgesehen; Spezialarbeiten sollen späterhin das Notwendige nachtragen. Doch sind in allen jenen Fällen, wo es sich um Gattungen handelt, welche nicht von mir untersucht worden sind, im Text aber mit dem Genus-

<sup>1)</sup> Ich unterscheide „organophyletisch“ von „phylogenetisch“ und vermeide oft den Gebrauch des letzteren Wortes; hiedurch will ich andeuten, daß es zwar nicht selten verhältnismäßig leicht möglich ist, die Entwicklungsstufen festzustellen, welche ein Organ im Laufe der Geschichte der betreffenden Phyle durchmachen mußte, daß es hingegen nur selten bereits erlaubt ist, schon jetzt die Namen der Gruppen anzugeben, welche die Träger dieser Entwicklungsstufen eines Organs gewesen sind. Stammtafeln, welche allein auf Grund der Berücksichtigung von rezentem Material entworfen wurden, sind demgemäß meines Erachtens in sehr vielen Fällen nicht möglich. — Hinsichtlich des Gebrauches des Wortes „organophyletisch“ folge ich (allerdings in keiner seiner Arbeiten dargelegten) Grundsätzen R. Schrödingers.

oder Speziesnamen angeführt werden, mindestens bei der ersten Erwähnung des betreffenden Namens Autoren zitiert. Alle anderen Angaben über namentlich erwähnte Gattungen beruhen hingegen auf eigenen Untersuchungen (und zwar bei der überwiegenden Mehrzahl der Objekte unter Anwendung der Mikrotechnik); so unterließ ich es zum Beispiel nicht, trotz anderer<sup>1)</sup> muster-gültiger Arbeiten über *Betula*, den Fruchtknoten dieser Gattung selbst zu untersuchen.

Ich möchte nun an dieser Stelle vor allem unserem Vorbilde in der Beantwortung phyletischer Fragen, meinem hochverehrten Lehrer und Chef, Hofrat Prof. Dr. R. Wettstein, für vielseitiges Entgegenkommen, insbesondere aber für weitestgehende Überlassung von Arbeitsbehelfen des Botanischen Gartens und Institutes der Wiener Universität meinen herzlichsten und innigsten Dank aussprechen.

Stets unvergessen werden mir jene, meine wissenschaftliche Erziehung fördernden Stunden bleiben, welche ich gemeinsam mit dem ehemaligen Assistenten am Wiener Botanischen Institut, dem nunmehrigen Vorstand der Lehrkancel für Botanik an der Wiener Hochschule für Bodenkultur, Professor Dr. O. Porsch, verbrachte.

Wertvolles Untersuchungsmaterial verdanke ich dem Direktor des Botanischen Gartens, Museums und Laboratoriums der Universität Upsala, Prof. Dr. H. O. Juel, dem Direktor des Botanischen Gartens und Museums der Universität Berlin, Prof. Dr. L. Diels, dem früheren Vorstand der Lehrkancel für Botanik an der Wiener Hochschule für Bodenkultur, Hofrat Prof. Dr. K. Wilhelm, dem früheren Direktor der Botanischen Abteilung des Wiener Naturhistorischen Museums, Hofrat Dr. A. Zahlbruckner, dem Bundesgarten-Direktor in Schönbrunn, Regierungsrat F. Rottenberger, sowie der Stadtgarten-Direktion der Gemeinde Wien.

Auch möchte ich noch zweier allzufrüh Verstorbenen gedenken: Josef Brunenthalers und Rudolf Schrödingers. Ersterem verdanke ich in methodischer Beziehung gar manche, meine Arbeiten unterstützende Anregung. An letzterem lernte ich einen Forscher kennen, welcher durch seine, von reiner Liebe zur Sache geleitete Unvoreingenommenheit auf jeden, welchem Gelegenheit zuteil wurde, mit ihm über lösenswerte Fragen zu sprechen, einen klärenden Einfluß hätte ausüben können.

Möge es nicht als Unhöflichkeit empfunden werden, wenn ich es unterlasse, die Namen aller jener zu erwähnen, die mich durch Sammeln von Arbeitsmaterialien unterstützten, und mögen sie alle davon überzeugt sein, daß sie stets meiner Bereitwilligkeit zu Gegenleistungen gewiß sein können.

Wien, im Dezember 1923.

<sup>1)</sup> Zuletzt: M. Streicher, Zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens der Birke (Denkschr. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, Math.-Naturw. Kl., 95. Bd., 1918, S. 335 bis 366, mit 3 T.).

## I. Gymnospermen.

Unter denjenigen Gruppen der Gymnospermen, bei welchen als „Sporophyllsprosse“ bezeichnete Gebilde schon in beiden Geschlechtern begrenztes Wachstum besitzen, sind die **Zamiaceen** in vieler Hinsicht gewiß noch sehr primitiv. Daß die von nahezu allen Autoren „Sporophylle“ genannten Organe beiderlei Geschlechtes bei dieser Familie wirklich mit fertilen Wedeln der *Filicales* homologisiert werden dürfen und demnach in diesem Fall ohne weiteres von Sporophyllen, beziehungsweise Sporophyllsprossen gesprochen werden kann, bedarf aber wohl keiner Erörterung.

Stets finden sich am proximalsten Teile der Mikrosporophyllsprosse von *Ceratozamia* sterile Blattorgane, welche sich, abgesehen von dem Fehlen der Sporangien, nicht im mindesten von fertilen Mikrosporophyllen unterscheiden und daher zweifellos als sterile Sporophylle bezeichnet werden können. Der proximalste Teil der Makrosporophyllsprosse dieser Gattung trägt ebenfalls Blattgebilde, welche als sterile Sporophylle angesehen werden müssen, da sie zwar der Ovula entbehren, sonst aber in jeder Beziehung den fertilen Makrosporophyllen gleichen.

Auch noch bei allen *Zamiaceen* ist die Lamina der Sporophylle beiderlei Geschlechtes stets gut entwickelt. Die Ovula sind bekanntlich nur von einer einzigen Hülle, dem **Integument**, vollständig umhüllt; die (nicht immer sehr deutlichen) Ringwulst-artigen Bildungen an der Basis der Samenanlagen gehören in allen Fällen dem vegetativen Teil des Makrosporophylls an.

Die fertilen unter den — stets mehrjährigen<sup>1)</sup> und demnach einer baldigen Wachstumsbegrenzung entbehrenden — Kurzsprossen von *Ginkgo* unterscheiden sich von den rein vegetativen nur durch die (mehrere Jahre hindurch wiederholte) Produktion von — je nach dem Geschlecht des Baumes männlichen oder weiblichen — „Blüten“ in den Achseln eines Teiles ihrer zahlreichen Blattorgane. Diese „Blüten“-tragenden Kurzsprosse fasse ich als **Urtypus** aller im folgenden **Anthokormus** genannten Sprosse höherer Anthophyten auf.

<sup>1)</sup> Nicht selten ist es möglich, eine mindestens zehnjährige Lebensdauer der Kurztriebe festzustellen.

Die als assimilierende Blätter oder Knospenschuppen ausgebildeten Blattorgane dieser Kurzspresse seien künftighin, sofern sie männliche oder weibliche „Blüten“ in ihren Achseln tragen, als **Gonophylle**, und zwar je nach dem Geschlechte ihrer Achselprodukte als **Androphylle** oder **Gynophylle**, diese ihre Achselprodukte hingegen als **Gonokladien**, und zwar je nach ihrer Sexualität als **Androkladien** oder **Gynokladien**, bezeichnet.

Das Androkladium, d. i. also die männliche „Blüte“ der Autoren, trägt an seinem proximalsten Teil zuweilen einige wenige sterile Blättchen, im übrigen aber stets sehr zahlreiche Mikrosporophylle, an welchen Sporophyllstiele und Reste des vegetativen Teiles der Lamina meist noch deutlich erhalten sind. Nicht selten kann man Übergänge von Mikrosporophyllen zu sterilen Blättchen beobachten; letztere glaube ich daher als sterile Sporophylle ansehen zu dürfen.

Das Gynokladium, d. i. also die weibliche „Blüte“ der Autoren, besteht bei *Ginkgo* auch meiner Auffassung nach nur aus zwei bis drei [seltener mehr<sup>1)</sup>] auf je ein Ovulum reduzierten Makrosporophyllen ohne irgendeinen Rest des vegetativen Teiles des Sporophylls; denn der Ringwulst an der Basis der Samenanlagen ist gewiß nur als eine sekundäre Bildung aufzufassen. Ich konnte nämlich mit Sicherheit feststellen, daß dieser Wulst erst in späteren Stadien der Ontogenese, und zwar erst nach Anlage des Integuments entsteht; er ist daher meines Erachtens eine Neubildung an der Basis des Ovulums, nicht aber der Rest des vegetativen Teiles des Makrosporophylls, da doch nicht das Ovulum, das Sporangium eines Sporophylls, früher als seine Unterlage, der vegetative Teil dieses Sporophylls, entstehen kann. Was aber das **Integument** selbst anbelangt, kann natürlich auch ich nicht daran zweifeln, daß es dem der Zamiaceen homolog ist. Der Zahl der Ovula entspricht nun die Zahl der Leitbündel in dem stets sehr verlängerten, aller Blattorgane entbehrenden, proximalen Teile des Gynokladiums; doch erscheint jedes dieser Leitbündel ebenso wie jedes Leitbündel eines Stieles eines vegetativen Blattes von *Ginkgo* im Querschnitt zweiteilig. Auch<sup>2)</sup> meiner Ansicht nach sind daher im proximalen Teil der weiblichen „Blüte“ von *Ginkgo* die zweiteiligen Spurstränge von ebensovielen Blattorganen (Makrosporophyllen) enthalten, als Ovula vorhanden sind.

Die Annahme eines Zusammenhanges der Zahl der Bündel eines Sprosses mit der Zahl der Bündel, welche die Versorgung der Blätter dieses Sprosses vollziehen, ist aber insbesondere dann ohneweiters möglich, wenn man der

<sup>1)</sup> Unter 212 in dieser Beziehung betrachteten Gynokladien (von Bäumen des Wiener Botanischen Gartens) befanden sich 139 mit zwei, 65 mit drei und nur 8 mit vier Samenanlagen; weibliche „Blüten“ von *Ginkgo* mit mehr als vier Ovulis habe ich weder lebend noch als Präparat je gesehen.

<sup>2)</sup> J. P. Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, II. Bd. (Jena 1907), S. 782.

(bekanntes) Auffassung, daß die Stammgebilde der ältesten Pteridophyten nur die Basalteile von hintereinander<sup>1)</sup> entstandenen Blättern darstellen, zustimmt; in den weiblichen Sporophyll-Sprossen, den Gynokladien, würde dann eben dieses primitive Merkmal noch erhalten geblieben sein, während die ausschließlich mit vegetativen Blättern besetzten Stammorgane eine histologische Abhängigkeit von Basalteilen dieser Blätter in dieser<sup>2)</sup> Beziehung nicht mehr erkennen lassen.

<sup>1)</sup> Man könnte diesbezüglich etwa folgende Hypothese aufstellen: Die primitivsten Farne entwickelten bloß ein einziges den Blättern rezenter Typen homologes Organ, und nur nach zufälligem Absterben des distalen (Haupt-)Teiles dieses ersten Blattes — etwa infolge ungünstiger Außenbedingungen — ereignete sich ausnahmsweise die Ausbildung eines weiteren Blattes neben dem erhalten gebliebenen Teil des ersten (als eine Art von Regenerationserscheinung). Eine Vererbung dieser durch äußere Umstände erworbenen Fähigkeit, ein zweites Blatt ausbilden zu können, hätte im Falle als das erste Blatt zufällig einmal — infolge relativ besserer Außenbedingungen — nicht zum Absterben gezwungen wird, bereits zur Folge, daß gleichzeitig zwei Blattorgane funktionieren würden. Eine Weiterentwicklung nach dieser Richtung hin, und mithin also Mehrblättrigkeit, wäre aber auch schon die wesentlichste Vorbedingung für die Zusammensetzung eines Stammes aus den Basalteilen dieser Blattorgane. — Doch fasse auch ich die sogenannten Blätter der *Lycopodiinae* nur als trichomartige Bildungen des einem Polypodiaceen-Wedel gleichwertigen „Stammes“ auf und möchte auch die „Blatt“-ähnlichen Gebilde der *Psilotinae* und *Equisetinae* — trotz des kräftigen Leitbündels des „Blattes“ von *Tmesipteris* — nur in dieser Weise beurteilen. Die horizontal wachsenden Teile der „Stamm“-artigen Wedel der *Lycopodiinae* sind meist sehr lang und sehen daher Stolonen oder Grundachsen täuschend ähnlich; auch sind sie mehrjährig, vielmals (dichotom) verzweigt und meiner Deutung nach in der Einzahl vorhanden. Die „Stamm“-artigen Wedel der *Lycopodiinae* stehen eben dem Urtypus des Blattes vermutlich noch recht nahe; es weisen aber bekanntlich auch Wedel mancher *Filicinae*, wie z. B. von Schizaceen und Gleicheniaceen, derartige primitive Merkmale auf. Es ist diesbezüglich nicht unwichtig, daß an den Wedeln der Schizaceen auch ein anderes verhältnismäßig ursprüngliches Merkmal zu finden ist; „sehr allgemein“ — L. Diels, *Schizaceae* in Engler, Die Natürl. Pflanzenfam., I, 4, S. 357 — können nämlich bei dieser Familie „auch in der Epidermis“ grüne Chromatophoren festgestellt werden; es ist also die Differenzierung von Epidermis und Pallasadengewebe noch nicht vollständig durchgeführt, während dies bei Polypodiaceen schon oft der Fall ist. (Der Epidermis der Wedel von *Angiopteris*, bei welcher stammesgeschichtlich abgeleiteten Gattung eigentümlicherweise auch bereits eine Anthokyan-ähnliche Verbindung [in den Fiederblättchen] auftritt, fehlen Chloroplasten stets, wie dies bekanntlich bei Anthophyten der Normalfall ist.) Alle Pteridophyten mögen demgemäß meines Erachtens von gemeinsamen Ahnen mit nur einem einzigen perennierenden Blatt abgeleitet werden.

<sup>2)</sup> Doch kann die bei allen Gymnospermen und bei den meisten dikotylen Angiospermen nur halbkreis- oder bogen- oder gar bloß strichförmige Anordnung der Leitbündel im Querschnitt des Blattstieles und der Blattspreite, welche im Gegensatz zu dem im Querschnitt kreisförmig erscheinenden Leitbündelsystem in den Stammgebilden dieser beiden Gruppen steht, insofern ganz ungezwungen bei Erörterung dieser Frage Verwendung finden, als eben das kreisförmige Bündelsystem durch Vereinigung der Ränder der Leitbündelbogen mehrerer seitlich einander berührender Basalteile von Blattorganen entstanden sein könnte; auch die in der Regel nur außenseitige Ausbildung von Leptomen in den Bündeln der Stammgebilde der Gymnospermen und Dikotylen könnte wohl wirklich von nichts anderem als von der in der Regel nur unterseitigen Ausbildung von Leptomen in den Blattorganen dieser beiden Gruppen herrühren; es ist ja hierzu keine andere Annahme notwendig als die, daß bei einem derartigen seitlichen Verschmelzen der Ränder von nahe beieinander inserierten Blattbasen die bisherige Verteilung von Leptom und Hadrom erhalten bleibt.

Meinen obigen Ausführungen entsprechend kann ich also die weibliche Blüte von *Ginkgo* nur als einen Makrosporophylle-tragenden Sproß, nicht aber als einzelnes Makrosporophyll bezeichnen.

Demgemäß wären die von mir Gonokladien genannten Organe beiderlei Geschlechts (d. i. also die „Blüten“ beiderlei Geschlechts der Autoren) als Sporophyllsprosse, die von mir Anthokormen genannten Kurzsprosse beiderlei Geschlechts aber als zweiachsige Sprosse aufzufassen.

Auch bei Cycadeen und insbesondere aber auch bei allen höheren Anthophyten will ich Gebilde, welche ich für Sporophyllsprosse, beziehungsweise für deren Derivate halte, fernerhin **Gonokladien**, und zwar je nach ihrer Sexualität **Androkladien** oder **Gynokladien**, Tragblätter von Gonokladien aber **Gonophylle**, und zwar je nach dem Geschlecht ihrer Achselprodukte **Androphylle** und **Gynophylle**, nennen.

Es ist hiebei zu bemerken, daß bei *Ginkgo* die als Mikro- und Makrosporophylle zu bezeichnenden Organe bekanntlich erst an Zweigen weit höherer Ordnung entwickelt werden können als bei allen *Cycadales*. Während nämlich bei *Cycadales* vielleicht schon an primären oder doch an sekundären Seitenästen des primären Hauptstammes, also gewissermaßen bereits im Jugendstadium, die Ausbildung generativer Organe erfolgen kann, ist dies bei abgeleiteteren Gymnospermen erst nach Entwicklung einer reichen Verzweigung, demnach also sozusagen erst in einem ontogenetisch späteren Stadium möglich.

Was aber die bekannte Tatsache anlangt, daß diese Gonokladien, ebenso wie überhaupt Seitensprosse, auch schon bei *Ginkgo* in Achseln von Blattorganen entspringen, so möchte ich dies keinesfalls auf den durch diese Blattorgane den sich entwickelnden Sprossen gewährten Schutz zurückführen (wenn auch diese Schutzwirkung keinesfalls geleugnet werden darf). Vielleicht bewirkte der Überschuß an Assimilaten, welcher bei der Einmündungsstelle des Basalteiles des Blattes in den Stammteil — infolge Stauung der in die Bündel des Stammes aus den Blattbündeln abströmenden Assimilate — vermutlich in der Regel notwendigerweise eintreten dürfte, daß sowohl generative als auch vegetative Sprosse bei den meisten Anthophyten gerade den Blattachsen ihre Entstehung verdanken; auch Brutknospen finden wir ja oft in Blattachsen. Nachdem nun das Merkmal der „Blattbürtigkeit“ der Seitensprosse von den ältesten Anthophyten, auf eben erwähnte Weise verursacht, erworben worden war, blieb es hierauf trotz Änderung der Vorbedingungen erblich festgehalten.

An weiblichen Exemplaren von *Taxus* findet man in der Achsel von nadelförmigen Blättern (knospenförmige) Sprosse von ungefähr einjähriger Lebensdauer und demnach verhältnismäßig rasch begrenztem Wachstum, von welchen ein (oder zwei) mit einem Ovulum abschließende Seitensproßchen abzweigen. Diese Achselprodukte von nadelförmigen Blättern sind gewiß zweiachsige Sprosse; ich halte sie für homolog den weiblichen Anthokormen von *Ginkgo* und bezeichne sie daher auch als **weibliche Anthokormen**. Die Vegetationsspitze der Hauptachse des weiblichen Antho-

kormus von *Taxus* ist auch in etwas späteren Stadien der Entwicklung stets noch deutlich zu konstatieren. Von den meist mehr als zehn (schuppenförmigen) Blättern an dieser Hauptachse mögen mindestens jene, welche ein Sprößchen mit terminal erscheinendem Ovulum in ihren Achseln tragen, **Gynophylle**, jene Sprößchen aber **Gynokladien** genannt werden, weil sie meines Erachtens homolog mit den ebenso bezeichneten Organen von *Ginkgo* sind.

In der Regel entwickelt nur eines der Blätter des Anthokormus von *Taxus* ein Gynokladium als Achselprodukt; doch gehören Anthokormen mit zwei Samenanlagen nicht zu den allergrößten Seltenheiten; ganz ausnahmsweise sollen auch schon Anthokormen mit drei Ovulis beobachtet worden sein. Diese Ausnahmefälle sprechen für die Möglichkeit, daß vielleicht mehrere der Blätter der Anthokormus-Hauptachse, welche unterhalb derjenigen Blätter inseriert sind, welche Gynokladien als Achselprodukte besitzen, auch als Gynophylle, welche durch Verlust ihres Gynokladiums steril geworden sind, zu betrachten sein könnten. Die Zahl der Gynokladien eines weiblichen Anthokormus von *Taxus* beträgt aber jedenfalls nur mehr eins bis drei; vielleicht handelt es sich bei dieser Reduktion der Zahl der Ovula-tragenden Sprößchen um eine Folge relativ ungünstiger Außenbedingungen.

Als **männliche Anthokormen** sind bei *Taxus*, ebenso wie bei allen anderen Koniferen, diejenige Sprosse aufzufassen, welche als Seitensprosse die (bei der überwiegenden Mehrzahl der Koniferen männliche „Blüte“ genannten) Mikrosporophyllsprosse entwickeln. Die männlichen Anthokormen vieler Taxaceen, und so auch jene von *Taxus*, wachsen unbegrenzt weiter, verzweigen sich und sind von rein vegetativen Sprossen nur eben dadurch verschieden, daß ein Teil ihrer Seitensprosse Mikrosporophyllsprosse, d. i. also Androkladien, sind. Niemals entbehren die Androkladien der Koniferen steriler, schuppenartiger Blattgebilde unterhalb der Mikrosporophylle. Die Androkladien aller Koniferen stehen stets in der Achsel von Blättern, d. i. also von Androphyllen. Doch ist bei *Taxus* und ebenso auch bei *Torreya* — im Gegensatz zu den meisten übrigen Koniferen — der vegetative Teil der Lamina der Mikrosporophylle bereits auf ein Minimum reduziert.

Die Gesamtheit aller sterilen, proximaler als die Sporophylle inserierten Blättchen eines Gynokladiums sei fernerhin als **Ampligon** bezeichnet. Diese Bezeichnung möge nicht nur für die Gesamtheit der sterilen Blattorgane im proximalen Teil der Androkladien der Koniferen, sondern auch schon für die der Sporophyllsprosse beiderlei Geschlechts von *Ceratozamia*, sowie des Androkladiums von *Ginkgo* verwendet werden.

Die Gynokladien von *Taxus* besitzen am distalen Ende nur mehr ein einziges Ovulum. Dieses Ovulum bezeichne auch ich als ein Makrosporophyll, welches — meiner Auffassung nach ebenso wie bei allen übrigen Koniferen — jeglichen Restes des vegetativen Teiles entbehrt; es ist, wenn auch nicht seiner Lage nach, so doch seiner Vorgeschichte wegen eigentlich nur als pseudoterminal

anzusehen. Am proximalen Teil des Gynokladiums von *Taxus* finden sich — meist sechs — sterile Blättchen; die Gesamtheit dieser Blättchen ist, eben vorgeschlagener Terminologie entsprechend, gleichfalls Amphigon zu nennen.

Zwischen dem Amphigon und der in der Literatur „inneres“ Integument genannten Hülle des Ovulums schaltet sich lange nach der Ausbildung dieser beiden Ovularhüllen ein oft als „Arillus“ oder als „äußeres Integument“, von Pilger<sup>1)</sup> aber als „Cupula“ bezeichneter Ringwulst ein. Dieses sogenannte „äußere Integument“ — welches im Endstadium seiner Entwicklung die Länge des „inneren“ Integumentes erreicht — will ich in Hinkunft **Epimatium**<sup>2)</sup> nennen; denn es ist meines Erachtens homolog mit der von Pilger<sup>1)</sup> Epimatium genannten, äußeren Samenhülle von *Podocarpus*<sup>1)</sup>. Das Epimatium halte ich — ebenso wie den Ringwulst an der Basis des Ovulums von *Ginkgo* — für ein aus der Achse des Gynokladiums heraus neu entstandenes Organ<sup>3)</sup>, nicht aber für ein Homologon des Amphigons oder etwa gar für den Rest des vegetativen Teiles des Makrosporophylls. Gegen die letzterwähnte Auffassung spricht vor allem die Entstehung des Epimatiums nach dem Ovulum; kommt es doch nirgends vor, daß ein nicht-generativer Teil eines Sporophylls, auf welchem sich ja erst der generative entwickeln würde, später entsteht als der generative.

Die meist als „inneres“ Integument bezeichnete Ovularhülle von *Taxus* und allen übrigen Taxaceen ist auch meiner Ansicht nach dem Integument von *Ceratozamia* und *Ginkgo* homolog und heiße fürderhin allein **Integument**.

An verhältnismäßig kurzen, von einem rein vegetativen Blattschopfe gekrönten Zweigen entstehen bei *Torreya grandis* jene Sprosse, welche Pilger<sup>1)</sup> wegen der Häufigkeit der Entwicklung von nur zwei „Blüten“ „Blütenpärchen“ nannte; diese Sprosse fasse ich als weibliche Anthokormen auf; sie sind ebenso wie die weiblichen Anthokormen von *Taxus* bereits stets von begrenztem Wachstum; doch ist eine Vegetationsspitze auch an den weiblichen Anthokormen von *Torreya grandis* in frühen Stadien der Ontogenese meist noch deutlich erhalten. Nur zwei, seltener drei in gleicher Höhe stehende schuppenförmige Blätter und ebensoviele, ein Ovulum an ihrem distalen Ende tragende (wie erwähnt, als „Blüten“ bezeichnete) Sprößchen, welche als Achselprodukte dieser schuppenförmigen Blätter ihnen superponiert sind, werden an der Hauptachse dieser Anthokormen entwickelt; diese schuppenförmigen

<sup>1)</sup> R. Pilger, *Taxaceae* in Engler, Das Pflanzenreich, IV, 5 (1903).

<sup>2)</sup> Für diese Bezeichnungsweise des „Arillus“ von *Taxus* entschied sich auch F. Vierhapper (Entwurf eines neuen Systems der Koniferen, Abhandlungen d. Zool.-Bot. Ges. in Wien, Band V, Heft 4, S. 2 [1910]).

<sup>3)</sup> Bezüglich der von mir Epimatium genannten Gebilde ist meine Auffassung im wesentlichen identisch mit jener von St. Herzfeld („Die weibliche Koniferenblüte“ in Öst. Bot. Zeitschr., 64. Jahrg. [1914], S. 321ff.).

Blätter sind Gynophylle<sup>1)</sup>, deren Achselsprößchen aber Gynokladien; denn ich halte auch diese Sprößchen für Derivate von Makrosporophyllsprossen. — Nicht zu verwechseln mit den Gynophyllen sind aber jene sehr kleinen Schüppchen, welche sich an der Gynokladium-Achse selbst unmittelbar unterhalb des Ovulums befinden; diese Blattgebilde sind ebenso wie bei *Taxus* als Amphigonblättchen zu bezeichnen. Es beträgt aber die Zahl der Glieder des Amphigons von *Torreya* nur vier oder sogar oft bloß zwei. — Auch bei dieser Gattung wird ein Epimatium ausgebildet; dieses fehlt unter den Taxaceen überhaupt nur bei *Pherosphaera*<sup>2)</sup> und *Acmopyle*<sup>3)</sup>, sowie bei der noch ausführlicher zu besprechenden Gattung *Cephalotaxus* [und vielleicht auch bei *Amentotaxus*<sup>3)</sup>]. Ebenso wie bei *Taxus* konnte ich auch bei *Torreya* und *Phyllocladus* die Tatsache feststellen, daß das Epimatium erst nach Auftreten des „inneren“ Integuments angelegt wird, weshalb eben keinesfalls an die Homologisierung des Epimatiums mit dem vegetativen Teil des Makrosporophylls der Zykadeen gedacht werden kann.

Während nun unmittelbar unterhalb des Ovulums von *Taxus* oder von *Torreya* (die von mir Amphigonblättchen genannten) Blattorgane zu finden sind, welche zweifellos Blattgebilde desselben Sprosses sind wie das Ovulum selbst, gehören meines Erachtens die Blattorgane unmittelbar unterhalb der Ovula aller anderen Taxaceen, wie z. B. von *Dacrydium*, von *Podocarpus*<sup>2)</sup> oder von *Phyllocladus*, dem Sprosse nächsthöherer Ordnung als wie diese Ovula an. Ich fasse nun die Samenanlagen der zuletzt genannten Taxaceen als Gynokladien, deren Amphigonblättchen verloren gegangen sind, auf; diese Gynokladien sind somit auf die Ovula selbst reduziert; das unmittelbar unterhalb eines dieser Ovula befindliche, in der Literatur „Fruchtblatt“ genannte Blattorgan, als dessen Achselprodukt meines Erachtens das Gynokladium anzusehen ist, sei demgemäß als Gynophyll bezeichnet; jene Sprosse von begrenztem Wachstum aber, welche diese Gynokladien und Gynophylle tragen, sind als weibliche Anthokormen aufzufassen. Die Gynokladien aller Taxaceen mit Ausnahme von *Taxus* und *Torreya* entbehren somit durch Verlust des Amphigons des letzten deutlicheren Hinweises auf ihre einstige Herkunft von Makrosporophyllsprossen und haben ihren ehemals sproßartigen Charakter bereits verloren, zumal da ein hinsichtlich seiner Länge bedeutender Rest der Gynokladium-Achse außer bei *Cephalotaxus* (soviel mir bekannt) nirgends mehr zu beobachten ist. Das Epimatium aber ist stets als Neubildung der wiewohl sehr reduzierten Achse des Gynokladiums aufzufassen, nicht aber als Rest des nicht-generativen Teiles des Sporophylls.

<sup>1)</sup> In der Literatur finden sich bezüglich Arten dieser Gattung Angaben, welche auf vereinzelte Vorkommnisse von Anthokormen mit mehr als drei Gynophyllen hindeuten scheinen; so (bzgl. *Torreya taxifolia*) bei J. M. Coulter und W. J. G. Land in Bot. Gaz., 1905, 1, S. 166.

<sup>2)</sup> R. Pilger, l. c.

<sup>3)</sup> R. Pilger in Engler, Botan. Jahrb., 54. Bd. (1917), S. 21 f. (*Acmopyle*) und S. 41 f. (*Amentotaxus*; die weiblichen Organe dieser Gattung sind bisher nur unvollständig bekannt.)

Ebenso wie bei *Taxus* ist auch an den weiblichen Anthokormen mancher Podocarpoideen, wie z. B. *Podocarpus dacrydioides*<sup>1)</sup> oder *Dacrydium cupressinum*, die Zahl der Blattorgane, welche Gynokladien als Achselprodukte entwickeln, und somit auch die Zahl der Gynokladien selbst, auf eins reduziert.

Bei *Microcachrys*<sup>1)</sup>, *Saxegothaea*<sup>1)</sup>, sowie bei vielen *Podocarpus*-Arten<sup>1)</sup> sind die Gynokladien (Ovula) auf die Oberseite ihrer Gynophylle („Fruchtblätter“) — durch gemeinsames Emporwachsen von Tragblatt und Achsel sproß — mehr oder weniger weit hinaufgerückt. Die Samenanlagen aller Arten dieser drei Gattungen sind mit der Mikropyle in der Richtung gegen den proximalen Teil des Gynophylls umgewendet; bei *Dacrydium* ist die Umdrehung des Ovulums nur halb durchgeführt. Bei letztgenannter Gattung, sowie bei *Microcachrys*<sup>1)</sup> und *Saxegothaea*<sup>1)</sup> wurde die Entwicklung des Epimatiums an der vom Gynophyll abgewendeten Seite des Gynokladiums durch Raumangel unmöglich gemacht. Hierbei werden bei *Saxegothaea* die Ovula von den Gynophyllen im Fruchtstadium überdeckt; diese Anthokormen sind also dann eigentlich bereits „bedecktsamig“ geworden.

Die distalen Enden der männlichen Anthokormen entwickeln sich bei einer größeren Anzahl von Podocarpoideen, wie z. B. *Podocarpus Drouyniana*, *P. spicata*, *P. vitiensis* oder *P. Wallichiana*, nach der Anthese nicht mehr weiter und haben somit bereits begrenztes Wachstum. Bei diesen Podocarpoideen sind also die männlichen Anthokormen diesbezüglich ebenso abgeleitet wie die weiblichen. *P. vitiensis* hat hierbei die Zahl der Androkladien (Mikrosporophyllsprosse) eines männlichen Anthokormus [meist<sup>1)</sup>] bis auf eins reduziert; dieses einzige Androkladium ist sogar (pseud-)terminal inseriert.

Bei *Cephalotaxus* kam es im Gegensatz zu allen anderen Taxaceen zu einer sekundären Vermehrung der Gynokladien, d. i. der Ovula, in der Achsel jedes der meist „Fruchtblätter“ genannten Gynophylle, wie es ja auch sonst<sup>2)</sup> vorkommt, daß mehrere Achsel sprosse in der Achsel eines und desselben Tragblattes entspringen können; bei dieser Gattung werden nämlich zwei (seltener drei) kurzgestielte Ovula oberhalb der Basis jedes Gynophylls entwickelt.

Entsprechend meinen bisherigen Ausführungen sehe ich den die Gynophylle tragenden Sproß als weiblichen Anthokormus an. Die Hauptachse des Anthokormus ist nun mit dem proximalen Teil des Gynophylls durch ein wulstiges Gebilde<sup>3)</sup> verbunden, welches sich zwischen den Gynokladien hindurchzieht und hierbei ungefähr senkrecht auf das Gynophyll orientiert ist;

<sup>1)</sup> R. Pilger, *Taxaceae*, I. c.

<sup>2)</sup> Sogar bei einer Konifere — *Juniperus communis* nämlich — konnte ich in den Achseln einer größeren Anzahl von Blättern das Auftreten von je zwei Gebilden, deren Sproßnatur wohl von niemandem bezweifelt werden kann, beobachten. Es handelte sich hierbei um nichts anderes als um eine Ausbildung von je zwei der (bekanntlich triovulaten) weiblichen Sexualsprosse in der Achsel von gewöhnlichen nadelförmigen Blättern — ohne daß an eine pathologische Erscheinung zu denken war; vgl. diesbezüglich auch S. 20.

<sup>3)</sup> R. Pilger (*Taxaceae*, I. c., S. 20!) erwähnt dieses Gebilde als „fleischiger Wulst“.

dieses Gebilde, welches fast ein ganzes Jahr vor der Bestäubung angelegt wird, fasse ich als eine Neubildung der Anthokormus-Hauptachse, nicht aber als ein aus der Achse des Gynokladiums neu entstandenes Gebilde auf; demgemäß betrachte ich es auch nicht als Homologon des Epimatiums. Meist nur vier der (dekussiert stehenden) Blattorgane des (insbesondere auch von Pilger<sup>1)</sup> weibliche Blüte genannten) weiblichen Anthokormus tragen Gynokladien in ihren Achseln; doch ist gewiß auch noch ein oder das andere der proximaleren Blattpaare als Paar steriler Gynophylle aufzufassen.

Die Gynokladien von *Cephalotaxus* sind sogar im Stadium der Samenreife weder von Epimatien umhüllt, noch auch von eigenen oder von benachbarten Gynophyllen verdeckt; *Cephalotaxus*<sup>2)</sup> verhält sich also in dieser Beziehung ursprünglicher als die anderen Taxaceen mit Ausnahme von *Pherosphaera*<sup>1)</sup> und *Acmopyle*<sup>3)</sup>, welche ebenso wie *Cephalotaxus* auch nach der Empfängnis völlig unbedeckt bleibende Gynokladien besitzen. Aus meiner Darstellung der Verhältnisse bei den Pinaceen wird das Gemeinsame dieser Familie mit *Cephalotaxus* ersichtlich werden; es unterscheiden sich aber die weiblichen Anthokormen von *Cephalotaxus* insbesondere eben dadurch, daß deren Ovula nach der Anthese nicht einmal zeitweilig von der Außenwelt abgeschlossen werden, von jenen aller Pinaceen — wenigstens, was normal<sup>4)</sup> entwickelte Pinaceen-Früchte anbelangt.

Bei *Cephalotaxus* sind die in der Literatur als „Blütenköpfchen“ erwähnten Androkladien, welche sich ganz ebenso wie bei *Taxus* an Sprossen entwickeln, an welchen im übrigen keine Unterschiede gegenüber den rein vegetativen Sprossen nachgewiesen werden können, verzweigt. Dies kommt dadurch zustande, daß in der Achsel von Amphigonblättchen sekundäre Mikrosporophyllsprosse, die jedoch eines eigenen Amphigons entbehren, entwickelt werden. Doch produziert auch die (an ihrem proximalen Teil diese Amphigonblättchen mit den sekundären Mikrosporophyllsprossen tragende) Hauptachse des „Blütenköpfchens“ an ihrem distalen Teil selbst Mikrosporophylle. Diese Verzweigung der Androkladien halte ich also für sekundär; die männlichen „Blütenköpfchen“ von *Cephalotaxus* sind demgemäß, wenigstens meiner Ansicht nach, nicht homolog mit den männlichen Anthokormen von *Ginkgo*, *Taxus* oder *Podocarpus Drouyniana* und sind also gewiß nicht etwa Anthokormen, welche wie bei letztgenannter Art hinsichtlich ihrer Wachstumsfähigkeit bereits begrenzt worden sind; es handelt sich vielmehr bei den „Blütenköpfchen“ von *Cephalotaxus* um echte, aber sekundär verzweigte Androkladien (welche selbstverständlich wie bei allen Koniferen nur mehr von begrenztem Wachstum sind). Jene Sprosse hingegen, welche als Seitensprosse diese „Blütenköpfchen“ entwickeln, sind als männliche Anthokormen zu bezeichnen. —

<sup>1)</sup> R. Pilger, *Taraceae*, I. c.

<sup>2)</sup> Dies gilt vielleicht auch von *Amentotaxus*.

<sup>3)</sup> R. Pilger in Engler, *Botan. Jahrb.*, I. c.

<sup>4)</sup> Vgl. diesbezüglich auch S. 17, Fußnote<sup>1)</sup>.

Im wesentlichen ähnlich gebaut wie bei *Cephalotaxus* dürften die ebenfalls verzweigten Androkladien von *Amentotaxus* sein.

Zuweilen findet man auch bei *Taxus baccata* sekundär verzweigte Androkladien. Doch haben an verzweigten Mikrosporophyllsprossen von *T. baccata* auch die sekundären Mikrosporophyllsprosse Amphigonblättchen und nicht nur die (ebenfalls Mikrosporophyllsprosse tragende) Hauptachse. Diese verzweigten Androkladien machen daher einen weniger einheitlichen Eindruck als die von *Cephalotaxus*. Es handelt sich übrigens bei jenen von *T. baccata* gewiß nur um gelegentlich auftretende Vorkommnisse, welche nicht einmal während des Lebens eines und desselben<sup>1)</sup> Baumes konstant bleiben; doch halte ich sie nicht für Gebilde pathologischer Herkunft.

Sowohl die Verzweigung der Androkladien von *Cephalotaxus* und *Amentotaxus*, als auch das gelegentliche Auftreten von verzweigten Androkladien bei *Taxus baccata* sind aber meiner Ansicht nach Erscheinungen, welche keinesfalls als primitiv (oder etwa als atavistisch), sondern vielmehr nur als sekundär zu bezeichnen sind.

Bezüglich der **Pinaceen** geht meine Auffassung dahin, daß die Deckschuppe als Gynophyll, der weibliche Zapfen aber als weiblicher Anthokormus anzusprechen sei; dieser besitzt, von abnormen Ausnahmefällen abgesehen, stets nur begrenztes Wachstum.

Bei den Pinaceen ist — ganz wie bei *Cephalotaxus* — eine sekundäre Vermehrung der Zahl der Gynokladien, welche ebenso wie bei den meisten Taxaceen auf die Samenanlage selbst reduziert sind, in der Achsel eines jeden Gynophylls eingetreten; allerdings wurde diese Zahl bei einigen der abgeleiteten Typen wieder bis auf eins vermindert.

Bei sehr vergrößerter Zahl der Achselprodukte, der Gynokladien, eines Gynophylls sind zuweilen einzelne derselben so inseriert, daß es nicht leicht zu entscheiden ist, welchem Gynophyll diese Gynokladien als Achselprodukt angehören; dies ist bei *Cupressus* der Fall.

Das Integument der Pinaceen ist dem von *Ceratozamia*, *Ginkgo* und *Taxus* homolog. Ein Amphigon fehlt hingegen den Gynokladien aller Pinaceen.

Bei allen Pinaceen wird ein der Gestalt und Größe nach bei den einzelnen Gattungen recht verschiedenes Gebilde zwischen Deckschuppe, Anthokormus-Hauptachse und dem oder den Ovulis eingeschaltet, welches bei seiner Entwicklung das, beziehungsweise die Ovula mehr oder weniger weit emporhebt. Dieses Organ führt bei fast allen (deutschen) Autoren den Namen **Fruchtschuppe**.

Das Primordium der Fruchtschuppe ist mindestens in manchen Fällen bereits einige Monate vor der Anthese feststellbar, so insbesondere auch bei

<sup>1)</sup> An einem *Taxus-baccata*-Exemplar des Wiener Botanischen Gartens, an welchem ich im Herbst 1915 unter unverzweigten auch zahlreiche verzweigte Androkladien konstatieren konnte, fand ich im Herbst 1919 kein einziges verzweigtes.

*Cryptomeria japonica*<sup>1)</sup>); doch geht das Auftreten der Gynokladien dem der Fruchtschuppe, soviel mir bekannt, stets voraus; es kann daher schon deshalb nicht an eine Homologie der Fruchtschuppe mit dem vegetativen Teil des Makrosporophylls gedacht werden, weil man doch nicht annehmen kann, daß Ovula von Makrosporophyllen ontogenetisch früher als diese Makrosporophylle selbst auftreten können.

Meines Erachtens kann die Fruchtschuppe nicht<sup>2)</sup> mit dem Epimatium homologisiert werden; ich halte sie nämlich für eine Neubildung der Anthokormus-Hauptachse, während das Epimatium als sekundär entstandenes Gebilde der (allerdings oft sehr verkürzten) Achse des Gynokladiums aufgefaßt werden muß. — Wie schon oben erwähnt, findet sich aber auch bei *Cephalotaxus* eine von der Anthokormus-Hauptachse ausgehende Neubildung, welche man daher wohl auch als Fruchtschuppe<sup>3)</sup> bezeichnen kann. Die Fruchtschuppen von *Chamaecyparis* und *Cupressus* ähneln übrigens hinsichtlich ihrer Plastik ganz außerordentlich dieser Neubildung bei *Cephalotaxus*; nur ist bei diesen beiden Cupressoiden der distale Teil der Fruchtschuppe nicht mehr so deutlich vom distalen Teil der Deckschuppe (des Gynophylls) getrennt, wie dies bei *Cephalotaxus* noch der Fall ist. — Ein Homologon des Epimatiums fehlt hingegen meiner Auffassung nach bei *Cephalotaxus* und bei allen Pinaceen.

Nicht nur die Ausbildung der Fruchtschuppe, sondern auch die des Epimatiums ist mindestens in manchen Fällen für die Versorgung der betreffenden Gynokladien mit Nahrungsstoffen gewiß von großer Bedeutung. Auch zweifle ich nicht, daß die Tatsache, daß sich die Leptome der Leitbündel der Fruchtschuppe, sowie in einigen Fällen auch des Epimatiums, auf der den Ovulis zugewendeten Seite dieser Organe befinden, den Ovulis zum Vorteil<sup>4)</sup> gereicht. Doch kann ich diesen Vorteil nicht als Ursache des Auftretens dieser histologischen Eigentümlichkeit ansehen; ich glaube vielmehr vermuten zu dürfen,

<sup>1)</sup> Bei dem von St. Herzfeld (Die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte von *Cryptomeria japonica* Don, in Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wiss. in Wien, Math.-Naturw. Kl., Bd. CXIX, Abt. 1, 1910) gesehenen, als „primäre Wülste“ bezeichneten Gebilden, dürfte es sich meinem Dafürhalten nach wohl niemals um Reste des vegetativen Teiles des Makrosporophylls gehandelt haben. Ich wenigstens konnte in den frühesten Stadien der Ontogenese des weiblichen Anthokormus von *Cryptomeria japonica* nur Deckschuppen und in deren Achseln Ovula, von welchen jedes in einem etwas späteren Stadium ein Integument ausbildet, konstatieren; schon sehr kurze Zeit nach Beginn der Entwicklung des Integuments, und zwar mindestens vier Monate vor der Bestäubung, wird hierauf die (nur in ihrem proximalen Teil einheitliche) Fruchtschuppe angelegt.

<sup>2)</sup> Demgemäß wird der Ausdruck „Fruchtschuppe“ hier stets nur im ursprünglichen, engeren Sinne, d. i. ausschließlich des „äußeren Integuments“ (Epimatiums) der Taxaceen, gebraucht. — Meiner Ansicht nach darf man auch die als „untere Fruchtschuppe“, bzw. als „äußeren Fruchtschuppenwulst“ von St. Herzfeld („Die weibliche Koniferenblüte“ in Öst. Bot. Zeitschr., LXIV. Jahrg. [1914], S. 328 u. 333f.) bezeichneten Neubildungen an der morphologischen Unterseite der Deckschuppen (Gynophylle) von *Agathis australis* und *Arthrotaxis cupressoides* nicht „Fruchtschuppen“ nennen.

<sup>3)</sup> Auch St. Herzfeld („Die weibl. Koniferenbl.“, l. c., S. 347 f.) nannte dieses Gebilde Fruchtschuppe.

<sup>4)</sup> St. Herzfeld, „Die weibl. Koniferenbl.“, l. c., S. 324.

daß dies etwa in folgender Weise zustande gekommen sein könnte: Diese beiden Organe sind weder Seitenachsen der Anthokormus-Hauptachse, noch Blattgebilde, sondern Neubildungen; sie entwickelten daher auch nicht Leitbündel, welche in der Weise von den Leitungsbahnen der Hauptachse abzweigen, wie dies Leitbündel von Seitenachsen oder von Blättern tun; und so ist es denn auch verständlich, wenn Leitbündel dieser Neubildungen nicht wie Leitbündel von Seitenachsen oder Blättern gebaut sind. Die Verteilung von Leptom und Hadrom in den Leitbündeln dieser Neubildungen richtete sich vielmehr zumeist nach der Verteilung von Leptom und Hadrom in den Leitbündeln derjenigen Organe, welche den proximalen Teilen von Fruchtschuppe oder Epimatium zunächst gelegen und zur Zeit der Anlage dieser beiden Organe bereits vorhanden gewesen sind; daher entwickelten sich Leptomteile in der Regel nur zunächst den bisher vorhandenen Leptomteilen der Gynokladium-, bzw. Anthokormus-Achse, Hadromteile aber dann eben einfach auf der entgegengesetzten (bei Fruchtschuppen übrigens sogar auch den Hadromteilen der Gynophyllbündel zunächst gelegenen) Seite der neuentstandenen Bündel. In den distalen Teilen von Fruchtschuppe und Epimatium ist die Anordnung von Leptom und Hadrom selbstverständlich nicht anders wie in den proximalen, da die Leitbündel der distalen Teile nur Fortsetzungen der Leitbündel der proximalen Teile sind. Diese „inverse“ Anordnung von Hadrom und Leptom wurde hierauf erblich festgehalten trotz mannigfacher Veränderungen am weiblichen Anthokormus der Koniferen.

Im Endstadium der Ontogenese stellt die Fruchtschuppe ein mit der Deckschuppe mehr oder weniger deutlich paralleles Gebilde dar. Bei zahlreichen Arten wächst die Fruchtschuppe bis knapp unterhalb des (ontogenetisch zuerst entstehenden) distalen Endes des Gynophylls mit diesem gemeinsam empor; bei einigen wenigen Arten, insbesondere aber auch bei der in anderer Beziehung gewiß relativ primitiven Gattung *Agathis*, tritt hierbei eine sekundäre vollständige Verschmelzung von Fruchtschuppe und Deckschuppe zu einem einheitlichen Gebilde ein. In anderen Fällen übertreffen hingegen die Dimensionen der (von der Deckschuppe selbständig gebliebenen) Fruchtschuppe die der Deckschuppe — wenn auch erst im Reifestadium der Samen — um ein Vielfaches, wie zum Beispiel bei den Arten der Gattung *Pinus*.

Die Gynokladien sehr vieler Pinaceen sind wenigstens in späteren Stadien der Ontogenese auf die Oberseite ihrer Gynophylle hinaufgerückt. Wenn nun die Ovula verhältnismäßig weit von der Basis ihrer Gynophylle entfernt sind, dann sind sie stets mit ihren Mikropylen in der Richtung gegen die Gynophyll-Basis umgedreht; bei hoher Insertion der Samenanlagen dürfte eben ein Wachstum derselben in der Richtung gegen die Spitze des (eigenen) Gynophylls unmöglich geworden sein, indem dann stets irgendein darüber befindliches (anderes) Gynophyll ein Wachstumshindernis bildete. Die distalen Teile der Fruchtschuppe sind jedoch auch nach Umdrehung der Ovula nicht in der Richtung gegen die Gynophyll-Basis umgewendet — während

die distalen Teile von Epimatien umgewandter Taxaceen-Gynokladien meist ebenso wie diese Gynokladien in der Richtung gegen die Gynophyll-Basis gedreht sind. Abgesehen von dem Unterschied bezüglich des Zeitpunktes der Anlage besteht also auch in dieser Hinsicht eine augenfällige Verschiedenheit zwischen Epimatium und Fruchtschuppe, so daß mir auch aus diesem Grunde die Annahme einer verschiedenen Herkunft dieser beiden Organe berechtigt erscheint; beim Epimatium, welches ja eine Neubildung des Gynokladiums ist, kann natürlich die Umdrehung gleichzeitig mit der des Gynokladiums erfolgen, wogegen die Fruchtschuppe, welche eben eine Bildung der Anthokormus-Hauptachse ist, die Umdrehung der Gynokladien nicht mitmacht.

Normalerweise<sup>1)</sup> ist (wie schon oben angedeutet) jedes Pinaceen-Gynokladium von seinem Gynophyll oder doch von der Fruchtschuppe bedeckt — ausgenommen in der Zeit der Empfängnis, sowie in manchen Fällen auch im allerletzten Stadium der Fruchtreife; ich glaube diese „Bedecktsamigkeit“, ebenso wie die oben erwähnte von *Saxegothaea*, als ein verhältnismäßig abgeleitetes Merkmal bezeichnen zu müssen.

Bei den Araucarioideen fand eine sekundäre Verminderung der Zahl der Gynokladien (Ovula) bis auf ein einziges in der Achsel eines jeden Gynophylls statt. Diese meine Auffassung, daß es sich hierbei nicht um eine primäre, sondern aber um eine sekundäre Einsamigkeit der Gynophyll-Achseln handelt, wurde durch die häufig nur einseitige Entwicklung von Samenflügeln bei *Agathis Dammara* veranlaßt. Diese Asymmetrie kam nämlich wohl nur durch Verhinderung der Ausbildung eines Flügels an der einen der beiden Seiten der heute stets einzigen Samenanlage durch ein weiteres, ehemals an dieser Stelle vorhanden gewesenes Ovulum zustande; dieses Merkmal wurde aber dann erblich festgehalten, wenn es auch nicht gerade konstant wurde. Daß jetzt, wo kein weiteres Ovulum ein Hindernis bieten kann, gelegentlich doch noch Zweiflügeligkeit vorkommt, ist selbstverständlich nicht zu verwundern.

Die Zahl der Gynophylle ist fast bei allen Abietoideen<sup>2)</sup> verhältnismäßig groß, relativ klein hingegen bei allen Cupressoideen<sup>2)</sup>. Am kleinsten ist sie bei *Juniperus*-Arten, und zwar muß die geringe Zahl der Gynophylle des zum „Beerenzapfen“ sich entwickelnden Anthokormus dieser Gattung zweifellos als Rückbildungserscheinung aufgefaßt werden.

Die weiblichen Anthokormen von *Juniperus Sabina* tragen oft nur ein einziges Ovulum, so daß also dann nur mehr ein Gynophyll fertil ist,

<sup>1)</sup> Vielleicht handelt es sich bei einigen der in G. Beck, Wachholderbeeren mit entblühten Samen (Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl., Abt. I, Bd. CXXXVI., S. 403–419) beschriebenen Fälle um Ovula, deren Mikropylen während der ganzen Ontogenese unbedeckt bleiben; doch sind wenigstens meines Erachtens alle l. c. abgebildeten Früchte nur Monstrositäten, deren Entstehung auf abnormale Entwicklungsstörungen zurückzuführen sein dürfte.

<sup>2)</sup> Bezeichnung und Begrenzung wie bei Ascherson und Gräbner, Synopsis der mitteleuropäischen Flora, I. Bd. (1. Aufl.), S. 185.

dessen Fertilität auf die Ausbildung eines einzigen Gynokladiums beschränkt wurde. Welchem jener vier distalsten Blattorgane, welche schon wegen ihrer Ähnlichkeit<sup>1)</sup> mit zweifellos als Gynophylle zu bezeichnenden Gebilden anderer *Juniperus*-Arten ganz gewiß ausnahmslos Gynophylle genannt werden können, das Gynokladium eines uniovulaten Anthokormus von *Juniperus Sabina* als Achselprodukt angehört, welches Gynophyll also in diesem Fall das einzige fertil gebliebene ist, diese Frage ist aus der Beschaffenheit der Gynophylle selbst nicht zu entscheiden; denn die drei steril gewordenen der vier obersten Blattorgane unterscheiden sich zwar von den Gliedern der proximaler befindlichen Blattpaare durch ihre für Gynophylle von *Juniperus*-Arten charakteristische Gestalt, aber eben nicht von dem vierten der vier obersten Blattorgane, dem einzigen fertilen Gynophyll. Doch findet sich das Ovulum eines uniovulaten Anthokormus von *Juniperus Sabina* niemals zwischen den (gegenüberliegenden) Mittellinien der morphologischen Oberseiten der Glieder des obersten Blattpaars und mithin also nicht in der (geometrischen) Zentralachse des Sprosses, sondern stets zwischen einer der (etwa im Querschnitt-Radius befindlichen) Flanken eines Gliedes des obersten Blattpaars und einem Medianus eines Gliedes des zweitobersten Blattpaars oder überhaupt zwischen einem Medianus eines Gliedes des zweitobersten Paars und der (geometrischen) Zentralachse des Sprosses; es befindet sich das Ovulum demnach oberhalb der Mittellinie der morphologischen Oberseite eines der Glieder des zweitobersten Blattpaars, weshalb es wohl als Achselprodukt dieses Gliedes des proximaleren Paars aufgefaßt werden muß; dieses Glied des proximalen Paars ist also das einzige fertile Gynophyll. In biovulaten<sup>2)</sup> Anthokormen von *J. Sabina* ist die Stellung der beiden Gynokladien nicht konstant, indem sie bald mit den Gliedern des obersten Gynophyllpaars alternieren und voneinander durch diese Blattorgane getrennt erscheinen, bald aber nebeneinander oberhalb eines Gliedes des zweitobersten Gynophyllpaars entwickelt werden; in letzterem Fall sind diese beiden Gynokladien ihrer Insertion wegen zweifellos als Achselprodukte eines und desselben Gynophylls zu erkennen. Zwei Ovula gehören übrigens auch dem einen der fertilen Gynophylle von triovulaten Anthokormen zu. Wie aber die Untersuchung früherer Stadien der Ontogenese zeigte, werden die Ovula von *Juniperus Sabina* überhaupt immer unterhalb von Gliedern des obersten Blattpaars angelegt; auch sind sie stets deutlich Gliedern des zweitobersten Paars opponiert. Die Stellung der Gynokladien von *J. Sabina* ist demgemäß immer eine derartige, daß sie als Achselprodukte von Gliedern des zweitobersten, nicht aber des obersten Gynophyllpaars aufgefaßt werden müssen; das distalste Gynophyllpaar ist also immer steril.

<sup>1)</sup> Selbstverständlich entbehren diese vier distalsten Blattorgane auch nicht der Fruchtschuppen, welche bekanntlich bei *Juniperus* ziemlich weit hinauf mit ihren Deckschuppen (Gynophyllen) verschmolzen sind.

<sup>2)</sup> Unter dem mir zur Verfügung stehenden Material von *Juniperus Sabina* waren biovulate Anthokormen am häufigsten, etwas seltener uniovulate, am seltensten aber Anthokormen mit mehr als zwei Samenanlagen.

An den fast immer triovulaten weiblichen Anthokormen von *Juniperus communis* alternieren bekanntlich die Ovula mit den drei Gliedern des obersten Blattwirtels, und dies ist auch in den frühesten Stadien der Ontogenese nicht anders. Nur diese drei distalsten Blattorgane besitzen typisch ausgebildete Fruchtschuppen. Die Tatsache, daß die Ovula durch die Seitenteile der Glieder des distalsten von den Gliedern des zweitobersten Wirtels getrennt werden und gemeinsam mit den Gliedern des distalsten Wirtels zur Entwicklung gelangen, spricht dafür, daß die Gynokladien von *J. communis* trotz ihrer Insertion doch als Achselprodukte der Glieder des distalsten<sup>1)</sup> Wirtels aufzufassen sind. Die Insertionsstellen der Ovula sind eben sekundär aus der Oppositions- in die Alternanzstellung in Bezug auf die Gynophylle dieser Ovula verschoben. Für die Beurteilung der Frage nach der Ursache dieser Verschiebung scheint mir folgender Gedankengang möglich zu sein: Als Voraussetzung wäre zufällig großer Mangel an Baustoffen im weiblichen Anthokormus anzunehmen, welcher ja bei ungünstigen Lebensbedingungen gewiß leicht eingetreten sein konnte; unmittelbar oberhalb der Mittellinien der Gynophylle standen hiedurch umso geringere Mengen an Baustoffen zur Verfügung, als infolge des Vorhandenseins des relativ dicken mittleren Teiles eben dieser Gynophylle die durch die ungünstigen Lebensbedingungen ohnedies verringerten (durch die Anthokormus-Achse heraufströmenden) Baustoffe an dieser Stelle ganz verbraucht wurden; daher entwickelten sich die Gynokladien nicht oberhalb der Mittellinien dieser ihrer eigenen Gynophylle, sondern oberhalb deren Seitenrändern, wo eben die Baustoffe noch nicht vollständig aufgebraucht waren. Daß aber die Ausbildung nicht ganz unterblieben ist und nur deren Insertionsstelle ein wenig verschoben wurde (und die Art infolgedessen nicht ausstarb), kann wohl nur einem nicht allzusehr verminderten Vorhandenbleiben der diesbezüglichen organbildenden Stoffe selbst (also in diesem Fall der Ovula-bildenden Stoffe) zuzuschreiben sein. Natürlich war eben ein außergewöhnlicher, den ganzen Anthokormus betreffender Baustoffmangel die Voraussetzung für den Baustoffmangel unmittelbar oberhalb der Mittellinien der Gynophylle — ein Baustoffmangel, welcher bei *J. Sabina* entweder nie so groß war, daß er eine Verschiebung der Stellung der Ovula hätte verursachen können, oder aber er konnte durch besondere Umstände in dieser Beziehung nicht wirksam werden. Diese, meiner Auffassung nach in der ange-deuteten Weise zustande gekommene Verschiebung der Insertion der Gynokladien von *J. communis* ist aber eben dann erblich konstant geblieben — trotz späterer Änderung der Lebensbedingungen. Welches der beiden seitlich von einem Ovulum von *J. communis* befindlichen Blattorgane als das Tragblatt dieses

<sup>1)</sup> In ganz vereinzelt Ausnahmefällen finden sich bei *Juniperus communis* auch noch drei weitere, oberhalb der Gynokladien inserierte, sterile, in späteren Stadien der Ontogenese aber wohl stets verkümmerte Blattorgane (B. Kubart, Die weibliche Blüte von *Juniperus communis* L., in Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-Nat. Kl., CXIV. Bd., Abt. 1, Taf. II, Fig. 10 u. 11). — In diesen Fällen werden also bei *J. communis* sterile Blattorgane oberhalb der fertilen entwickelt, wie dies ja eben auch bei *J. Sabina* der Fall ist.

Gynokladiums anzusehen ist, das ist allerdings heute nicht mehr zu erkennen.

Trotz aller dieser weitgehenden, vielleicht durch ungünstige Vegetationsbedingungen veranlaßten Umbildungserscheinungen bei Arten der Gattung *Juniperus* ist jedoch sowohl an den weiblichen Anthokormen von *J. Sabina*, als auch an jenen von *J. communis*<sup>1)</sup> in frühen Stadien der Ontogenese zuweilen noch eine Vegetationsspitze zu beobachten.

Bei *Juniperus communis* konnte ich aber auch die bemerkenswerte Tatsache feststellen, daß es vorkommt, daß in der Achsel eines Blattes nicht bloß ein, sondern zwei (ungefähr in der Mediane stehende) weibliche Anthokormen auftreten; es war diese Beisproßbildung an mehreren, von einem natürlichen Standort<sup>2)</sup> stammenden Zweigen in einer verhältnismäßig großen Zahl von Fällen zu sehen, und zwar, ohne daß ich den Eindruck hatte, daß es sich hierbei um Folgen von Verletzungen oder anderen Entwicklungsstörungen handeln könnte. An diesen Zweigen waren nämlich diejenigen Anthokormen, welche ungefähr ein Jahr später empfängnisfähig werden sollten, in ganz außerordentlich großer Menge entwickelt und unter den Anthokormen dieses Altersstadiums befanden sich auch die serialen Beisprosse. Es darf daher wohl vermutet werden, daß dieselben günstigen Vorbedingungen, welche die Anlage einer so großen Anzahl von Anthokormen dieses Altersstadiums überhaupt hervorriefen, auch die Anthokormen-Vermehrung durch Beisproßbildung verursachten. Es paßt aber dieses Vorkommen nicht nur zu anderen meines Erachtens ebenfalls abgeleiteten (wenn auch auf andere Weise entstandenen) Merkmalen von *Juniperus*, sondern ermöglicht auch die Auffassung, daß es sich in jenen Fällen, wo mehrere Gynokladien in der Achsel eines und desselben Gynophylls auftreten, um ähnlich entstandene und hierauf erblich konstant gewordene Merkmale handeln könnte.

Die Erkennbarkeit der weiblichen Anthokormen von *Juniperus Sabina* nimmt etwa 9 Monate vor der Sekretion des Empfängnistropfens ihren Anfang; die weiblichen Anthokormen von *Juniperus communis* sind aber sogar bereits  $1\frac{3}{4}$  Jahre vor der Empfängnisfähigkeit der Mikropylen deutlich zu erkennen; die Ovula dieser *J.*-Art beginnen etwa 14 Monate vor dem Stäuben der Mikrosporophylle ihre Entwicklung. — Diese lange Dauer der Ontogenese von Anthokormen bei *Juniperus* ist eines der neben den abgeleiteten Merkmalen vorhandenen, verhältnismäßig ursprünglichen Merkmale dieser Gattung. Doch gibt es natürlich auch Anthokormen, deren langsame Entwicklung jedenfalls nur als sekundär erworben aufgefaßt werden muß. (Es trifft dies zu bei den [wie aus dem folgenden hervorgehen soll] ebenfalls als weibliche Anthokormen

<sup>1)</sup> Vgl. diesbezüglich auch B. Kubart, l. c., Taf. II, Fig. 8 u. 9.

<sup>2)</sup> Bei Neubau-Kreuzstetten (südlich von Mistelbach), wo *Juniperus communis* häufig und gewiß spontan ist; das Material war im Frühjahr 1920 gesammelt worden.

zu bezeichnenden Blüten mancher [sehr abgeleiteter] Angiospermen, wie beispielsweise bei *Paulownia* oder bei einigen Palmen.)

Für meine Auffassung, daß das Epimatium eine Neubildung des Gynokladiums, die Fruchtschuppe aber eine der Anthokormus-Hauptachse ist, spricht aber auch der Umstand, daß bei sekundärem Sterilwerden von Gynophyll-Achseln Epimatien gemeinsam mit den Ovulis verschwinden, während Fruchtschuppen auch nach Verlust der Samenanlagen noch ausgebildet werden können; so sind an den (proximaler als die fertilen befindlichen) sekundärsterilen Gynophyllen von *Dacrydium* und *Phyllocladus* niemals Epimatien zu beobachten; wohl aber kann man an den ehemals gewiß fertil gewesenen, unmittelbar unterhalb der derzeit noch fertilen Gynophylle befindlichen Blattorganen des weiblichen Anthokormus von *Cephalotaxus* und an den ebenfalls sekundärsterilen<sup>1)</sup> distalsten Blattorganen des weiblichen Anthokormus von *Juniperus Sabina* stets mehr oder weniger deutliche Fruchtschuppenbildungen vorfinden.

Daß aber sowohl bei dem gelegentlichen Auftreten von drei Gynokladien in der Achsel eines Gynophylls von *Cephalotaxus*, als auch bei der (im Vergleich zu *Thuja* und *Chamaecyparis*) bedeutend vermehrten Zahl der Ovula in den Achseln der Gynophylle von *Cupressus* eine Vergrößerung oder Vermehrung der von mir als Neubildungen der Anthokormus-Achse angesehenen Gebilde niemals eintritt, bestätigt ebenfalls meine Auffassung, daß es sich bei der Fruchtschuppe, beziehungsweise bei dem mit ihr homologen Gebilde von *Cephalotaxus*, gewiß nicht um Dinge handelt, deren Vorhandensein von der Entstehung von Gynokladien abhängig ist — da sie eben mit den Gynokladien ihrer Entstehung nach gar nichts zu tun haben.

Die männlichen Anthokormen fast aller Pinaceen sind — außer durch die Produktion von Androkladien als Seitensprosse — nicht wesentlich von rein vegetativen Sprossen verschieden; sie sind daher auch nicht von begrenztem Wachstum. Doch kommt es bei manchen Arten, wie z. B. bei *Cryptomeria japonica*, zuweilen vor, daß die Weiterentwicklung derjenigen Sprosse, welche Androkladien als Seitensprosse tragen, nach Abschluß der Ontogenese dieser generativen Sprosse unterbleibt. Bei einigen wenigen Arten dieser Familie wachsen aber die männlichen Anthokormen — vielleicht von abnormen Ausnahmefällen abgesehen — niemals mehr weiter,

---

<sup>1)</sup> Dies könnte man natürlich auch von den sterilen, mit deutlichen Fruchtschuppen versehenen, distalsten Blattorganen (Deckschuppen) großer (nicht rückgebildeter!) Pinaceen-Zapfen, wie z. B. von *Pinus* oder *Agathis*, annehmen; doch könnten diese Blattorgane wohl auch niemals fertil gewesen sein und wären somit primärsteril; dann aber wäre es um so merkwürdiger, wenn die Fruchtschuppen dieser nie fertil gewesenen Blattorgane dennoch Homologa der Epimatien von *Torreya* und somit also Bildungen der Gynokladien selbst wären, obwohl an diesen sterilen Deckschuppen von Pinaceen-Zapfen niemals Gynokladien vorhanden gewesen wären.

und zwar bei den Arten von *Taxodium* [und wohl auch bei *Glyptostrobus*<sup>1)</sup>], sowie bei *Arthrotaxis*<sup>2)</sup>; das einzige Androkladium am männlichen Anthokormus letztgenannter Gattung ist sogar schon (pseudo-)terminal inseriert.

In den meisten Fällen halte ich es für wahrscheinlich, daß ein nach Beendigung der Entwicklung der Gonokladien erfolgendes Aufhören des Wachstums von Anthokormen eigentlich nur auf einen durch Entwicklung von generativen Organen erfolgenden Verbrauch der für ein Weiterwachsen der Hauptachsen dieser Anthokormen unumgänglich notwendigen physiologischen Vorbedingungen zurückzuführen ist; ungünstige Vegetationsverhältnisse dürften vielleicht den für das Weiterwachsen erforderlichen Ersatz dieser Vorbedingungen verhindert haben, was schließlich erblich festgehalten werden konnte.

Bei *Ephedra* sind die zweiachsigen, „Infloreszenzen“ genannten Sprosse meiner Auffassung nach **Anthokormen** zu nennen.

Der weibliche Anthokormus, an welchem in frühen Stadien der Entwicklung noch der Rest der Vegetationsspitze zu finden ist, trägt nun bei *E. campylopora* fast stets nicht mehr als zwei „Blüten“ genannte Gebilde, welche meines Erachtens den **Gynokladien** der anderen Gymnospermen homolog sind, weshalb ich sie ebenso bezeichne. Deren (meist „Hochblätter“ genannte) Tragblätter sind mit ihren Rändern sehr weit hinauf gemeinsam emporgewachsen; diese Tragblätter sind aber als **Gynophylle** anzusprechen, da die Gynokladien ihnen wirklich deutlich superponiert sind und mithin wohl zweifellos als Achsel sprosse dieser Blattorgane und als Seitenachsen der Anthokormus-Hauptachse angesehen werden müssen.

Doch unterscheidet sich der weibliche Anthokormus von *Ephedra trifurca*<sup>3)</sup> recht wesentlich von jenem der eben erwähnten *E. campylopora*; denn es finden sich an demselben zwar zahlreiche, in dicht aneinandergedrängten, dreigliedrigen Wirteln stehende Blattorgane, von denen aber nur einem einzigen des distalsten Wirtels eine weibliche „Blüte“ als Achselprodukt superponiert ist. Auch diese weibliche „Blüte“ möchte ich als Gynokladium deuten, das unmittelbar darunter befindliche Blattorgan aber demgemäß als Gynophyll bezeichnen.

Es sind möglicherweise auch noch ein oder zwei von dem unterhalb der Tragblätter der weiblichen „Blüten“ befindlichen Blattpaare von *E. campylopora* und mindestens die beiden sterilen Blattgebilde des in der Achsel eines der drei Blätter fertilen Wirtels des weiblichen Anthokormus von *E. trifurca* Gynophylle zu nennen, weil sie meines Erachtens dereinst<sup>4)</sup> Gynokladien in ihren Achseln

<sup>1)</sup> Vgl. diesbezüglich: Curtis's Botanical Magazine, Tab. 5603.

<sup>2)</sup> Auf Grund von mündlichen Mitteilungen von O. Sorger.

<sup>3)</sup> *Ephedra trifurca* ist von mir bisher ausschließlich an Herbar-Material untersucht worden. — Vgl. diesbezüglich auch: O. Stapf, Die Arten der Gattung *Ephedra*, in Denkschr. d. Math.-Naturw. Kl. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, LVI. Bd. (1889), und W. J. G. Land. Fertilization and embryogeny in *Ephedra trifurca*, in Botan. Gaz., Vol. XLIV (1907), S. 273 ff.

<sup>4)</sup> Es ist aber eine derartige Deutung von Blattorganen in der Umgebung von Gynophyllen durchaus nicht immer berechtigt; es könnte dies beispielsweise von jenen, keine

getragen haben dürften. Die Zahl der Gynokladien ist aber bei *E. campylopoda* fast stets bis auf zwei, bei *E. trifurca* vielleicht immer bis auf eins vermindert.

Auch die männlichen, bzw. zwittrigen „Infloreszenzen“, d. i. also die männlichen und zwittrigen Anthokormen, sind bei *Ephedra* mehr oder weniger einheitlich erscheinende Gebilde und, wie erwähnt, schon stets von begrenztem Wachstum. Doch konnte ich auch an den zwittrigen Anthokormen von *E. campylopoda* in frühen Stadien der Entwicklung Vegetationsspitzen konstatieren; ja, an einem männlichen Anthokormus von *E. trifurca* gelang es mir sogar, zwei sterile Blattwirtel am distalen Ende mit Sicherheit festzustellen.

Die männlichen „Blüten“ der Autoren sind als Mikrosporophyllsprosse aufzufassen und können demgemäß Androkladien genannt werden. Androphylle, d. i. also Tragblätter dieser Androkladien, sind stets vorhanden.

Das Gynokladium, dessen Achse auch bei *Ephedra* nicht mehr deutlich zu konstatieren ist, besteht aus einem (in der Literatur „Perianth“, „äußeres Integument“ oder „Fruchtblatt“ genannten) proximaleren Gebilde, welches ich für eine Neubildung des Gynokladiums und demgemäß für homolog dem Epimatium<sup>1)</sup> von *Taxus* halte und daher ebenso bezeichne, und dem vom „inneren“ Integument umhüllten Ovulum; dieses Ovulum stellt ein — ebenso wie bei allen Koniferen — auf die Samenanlage selbst reduziertes Makrosporophyll dar und kann seiner Vorgeschichte wegen gewiß nur pseudoterminal genannt werden.

Nur das während der Anthese schnabelförmig verlängerte „innere“ Integument möge bei *Ephedra* die Bezeichnung **Integument** beibehalten.

Das Epimatium wird bei *E. campylopoda* nicht lange vor dem Integument als Ringwulst angelegt, wobei die gegen die Vegetationsspitze des Anthokormus gerichtete Seite des Epimatiums etwas rascher heranwächst als die dem Gynophyll zugekehrte. Doch ist das Ovulum<sup>2)</sup> zur Zeit des Beginnes der Entwicklung des „äußeren Integuments“ schon angelegt, weshalb es eben auch bei *Ephedra* unberechtigt ist, das „äußere Integument“ als Rest des vegetativen Teiles des Makrosporophylls aufzufassen. Die Tatsache, daß sekundär der Gynokladien entbehrende Gynophylle von *E. trifurca* niemals ein „äußeres Integument“ in ihren Achseln tragen, zeigt aber, daß die „äußeren Integumente“ Gebilde

---

Gynokladien als Achselprodukte entwickelnden Blattorganen, welche sich an den (mehrjährigen) Kurzsprossen von *Ginkgo biloba* in großer Zahl neben den Gynophyllen befinden, nicht behauptet werden.

<sup>1)</sup> Zur gleichen Auffassung gelangte (schon vor mir) St. Herzfeld (vgl. auch Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. in Wien, Sitzung der Math.-Nat. Kl. v. 8. Juli 1920, und Denkschrift d. Akad. d. Wissensch. in Wien, Math.-Nat. Kl., 98, 1922); doch homologisiert St. Herzfeld Epimatium und Fruchtschuppe im Gegensatz zu mir.

<sup>2)</sup> Dies geht hervor aus A. Sigrianski, Quelques observations sur l'*Ephedra helvetica* Mey. (Univ. de Genève, Sième Série, Xme Fasc., Thèse No. 513, 1913), S. 23; wenngleich es sich hierbei um eine andere Art handelt, darf man in dieser Beziehung doch wohl verallgemeinern.

der abortierten Gynokladien sind und demgemäß zusammen mit den Gynokladien verschwinden — wogegen Fruchtschuppen nach dem Sterilwerden von Gynophyll-Achseln stets noch erhalten bleiben, indem sie ja als Neubildungen der Anthokormus-Hauptachse nicht den Gynokladien zugehören. Andererseits ist ein Vergleich des „äußeren Integuments“ von *Ephedra* mit dem Amphigon des Gynophylls von *Taxus* oder *Torreya* wohl schon aus dem Grunde unmöglich, da doch die Amphigonblättchen von *Taxus* und *Torreya* proximalere Blattorgane als das auf das Ovulum reduzierte Makrosporophyll sind und demnach auch ein aus Amphigonblättchen entstandenes Gebilde des Gynokladiums von *Ephedra* früher als das Ovulum auftreten müßte, was jedoch bei keiner einzigen *Ephedra*-Art bezüglich des „äußeren Integuments“ angegeben wird.

Allerdings könnte man gegen die Homologisierung des „äußeren Integuments“ von *Ephedra* mit dem Epimatium von *Taxus* und *Torreya* einwenden, daß bei *Ephedra* das „äußere Integument“ vor dem „inneren“ angelegt werde. Doch glaube ich annehmen zu dürfen, daß ein organophyletisch-älter gewordenenes Organ bereits die Eigenschaft erworben haben kann, in einem früheren Zeitpunkt der Ontogenese aufzutreten als ein mit ihm homologes eines relativ primitiveren Typus. Während also das Epimatium bei den verhältnismäßig ursprünglicheren Taxaceen, entsprechend seinem Charakter als stammesgeschichtlich kurze Zeit vorher entstandene Neubildung, erst in einem späten Stadium der Ontogenese angelegt wird, wäre das mit dem Epimatium von *Taxus* und *Torreya* homologe Organ der entwicklungs geschichtlich hochstehenden Gymnosperme *Ephedra* bereits so organophyletisch-alt geworden, daß seine Anlage bereits in einem sehr frühen ontogenetischen Entwicklungsstadium möglich ist; dies stünde ja auch in bestem Einklang mit dem Biogenetischen Grundgesetze Haeckels.

Die Zwitterigkeit der männliche Organe tragenden Anthokormen einiger *Ephedra*-Arten, wie z. B. *E. campylopoda*, kommt nun dadurch zustande, daß in den Achseln der Blattorgane des distalsten Wirtels statt je eines Androkladiums ein Gynokladium (Ovulum) mit seinem Epimatium ausgebildet wird; Amphigone fehlen den Gynokladien der zwitterigen Infloreszenzen ebenso wie jenen der weiblichen. Es entbehren<sup>1)</sup> aber die Gynokladien von zwitterigen Infloreszenzen wenigstens, was *Ephedra campylopoda* anbelangt, stets der Fähigkeit Embryonen auszubilden.

Die Unvollkommenheit des weiblichen Teiles der zwitterigen Anthokormen drückt sich aber auch in einer histologischen Eigentümlichkeit aus: es fehlt nämlich im Epimatium nicht nur stets das unpaare, an der Außenseite der Gynokladien (Ovula) befindliche Leitbündel (welches auch an den Epimatien der rein weiblichen Anthokormen oft nicht ausgebildet wird), sondern zuweilen auch das eine der beiden paarigen „inneren“ (das ist also zwischen den Nucellis

<sup>1)</sup> Vgl. R. Wettstein, Über das Vorkommen zweigeschlechtiger Infloreszenzen bei *Ephedra*, in Festschrift des Naturwissenschaftlichen Vereines an der Universität Wien (1907), S. 24.

befindlichen) Bündel; der Querschnitt des Epimatiums des sterilen Gynokladiums des zwittrigen Anthokormus erscheint also in letzterem Falle histologisch-  
asymmetrisch gebaut.

Auch am Androkladium von *Ephedra* findet sich stets ein Amphigon. Dieses wird bei *E. campylopoda* und bei *E. trifurca* aus zwei in ihrem proximalen Teile gemeinsam emporgewachsenen, in ihrem distalen Teile aber deutlich voneinander getrennten Blättchen gebildet.

Bei allen *Ephedra*-Arten verlängert sich der proximale Teil des Androkladiums kurz vor der Anthese interkalar — ähnlich wie das Filament vieler Angiospermen. Am Androkladium von *E. campylopoda* finden sich, abgesehen von den eben erwähnten beiden Amphigonblättchen, sechs bis sieben ungestielte Mikrosporophylle (zu je zwei Mikrosporangien); bei *E. trifurca* ist jedoch auch jedes einzelne Mikrosporophyll deutlich „Filament“-artig gestielt. Die Filament-ähnlichen Bildungen des ganzen Androkladiums sind zwar aus einem Stück der reduzierten Achse des Androkladiums entstanden; doch muß der erst in späteren Stadien der Ontogenese entstehende Längenzuwachs gewiß als sekundäre Veränderung aufgefaßt werden. Auch sind die speziellen „Filament“-ähnlichen Gebilde der einzelnen Mikrosporophylle von *E. trifurca* keineswegs als noch erhalten gebliebene Blattstiele der Mikrosporophylle zu deuten, wie ja überhaupt die Mikrosporophylle aller *Ephedra*-Arten schon jeglichen Restes eines vegetativen Teiles entbehren. Doch wurde die Entstehung dieser sekundären „Filament“-artigen Bildungen der einzelnen Mikrosporophylle wohl nur dadurch ermöglicht, daß die Zuleitungsbahnen der einzelnen Mikrosporophylle bei dieser *Ephedra*-Art (ebenso wie übrigens auch bei *E. campylopoda*) im distalen Teile des Androkladiums noch getrennt verlaufen, weshalb es zu einer selbständigen Entwicklung der Basalteile der einzelnen Mikrosporophylle kommen konnte; die Versorgung jedes einzelnen Mikrosporophylls durch ein eigenes Leitbündel ist natürlich zweifellos ein primitives Merkmal.

Bei *Gnetum*<sup>1)</sup> sind als männliche **Anthokormen** diejenigen Sprosse, welche als Seitensprosse die in der Literatur „Blüten“ genannten Gebilde entwickeln, als weibliche Anthokormen aber die von den Autoren stets als weibliche Blüten bezeichneten Organe zu betrachten. Die Anthokormen beiderlei Geschlechtes von *Gnetum* sind stets von begrenztem Wachstum.

Am weiblichen Anthokormus von *Gnetum* fasse ich die Elemente desjenigen Blattwirtels, welcher bei dieser Gattung meist „Perianth“ (oder auch „Fruchtblatt“) genannt wird, als **Gynophylle** auf; diese Gynophylle sind zu einer so einheitlichen Röhre vereinigt, daß ihre Zahl mindestens im Endstadium der Ontogenese nicht mehr feststellbar ist. Das einzige Ovulum jedes weiblichen Anthokormus ist als **Gynokladium** zu bezeichnen; die Zu-

<sup>1)</sup> Ich hatte bisher keine Gelegenheit, von *Gnetum* anderes als Herbar-Material zu benutzen.

gehörigkeit dieses zwar scheinbar terminal am Anthokormus entspringenden, seiner Vorgeschichte nach aber gewiß nur pseudoterminalen Gynokladiums läßt sich hinsichtlich seines Tragblattes, seines Gynophylls, nicht mehr leicht bestimmen, da eben die Grenzen der Blattorgane, aus welchen das „Perianth“ genannte Gebilde besteht, bereits verwischt sind. Somit ist es auch nicht mehr möglich, die Frage zu entscheiden, welches der Gynophylle das einzige fertel gebliebene ist. Da sich aber an den als weibliche Anthokormen aufgefaßten Sprossen keine proximaler inserierten Blattgebilde als die eben als Gynophylle bezeichneten, das sogenannte „Perianth“ darstellenden Gebilde befinden, entfällt natürlich jede Veranlassung, weitere Blattorgane als sekundär steril gewordene Gynophylle anzusehen; die Zahl der also nur einen einzigen Wirtel bildenden Gynophylle des weiblichen Anthokormus von *Gnetum* ist daher gewiß nicht mehr sehr groß.

Zwischen dem **Integument**, dem „inneren“ Integument der Autoren, und der aus den Gynophyllen bestehenden Röhre befindet sich die gewöhnlich als „äußeres Integument“ bezeichnete Hülle des Ovulums, welche ich für homolog mit den Epimastien von *Taxus* und *Ephedra* halte und daher ebenfalls **Epimatium** nennen will; auch bei *Gnetum* entsteht das Epimatium ontogenetisch früher<sup>1)</sup> als das Integument, was in gleicher Weise wie bei *Ephedra* zu beurteilen ist.

Die männlichen „Blüten“ der Autoren deute ich als sehr weitgehend reduzierte Androkladien, deren „Perianthien“ aber als Amphigone. Die Zahl der Blättchen, aus welchen das Amphigon eines Androkladiums von *Gnetum* entstanden ist, ist im Gegensatz zum Amphigon des Androkladiums von *Ephedra* vielleicht nicht mehr immer mit Sicherheit festzustellen; doch scheint das Amphigon mindestens bei einem Teil der Arten der Gattung *Gnetum* ebenfalls als zweiblättriger<sup>2)</sup> Wirtel aufzufassen zu sein. Tragblätter der Androkladien, also Androphylle, werden sich aber bei *Gnetum* höchstwahrscheinlich nicht mehr finden lassen.

Durch Ersatz des distalen Teiles eines männlichen Anthokormus durch einen weiblichen kann bei manchen<sup>3)</sup> *Gnetum*-Arten ein zwittriger entstehen — also ähnlich wie bei *Ephedra*-Arten.

Bei *Welwitschia*<sup>4)</sup> ist in der weiblichen Blüte die äußere Hülle des Nucellus in Gestalt einer in späteren Stadien der Entwicklung zweiflügeligen, zumeist „Blütenhülle“ oder auch „Fruchtblatt“ genannten Röhre ausgebildet;

<sup>1)</sup> Vgl. diesbezüglich A. W. Eichler in Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, II., 1., S. 121, sowie die dort und in den „Nachträgen“ zitierte Literatur.

<sup>2)</sup> Vgl. z. B. C. L. Blume, Rumphia, Taf. 176, Fig. 11 (*Gnetum* „*Gnemon* var. *laurini*“).

<sup>3)</sup> Vgl. z. B. O. Porsch in Ber. D. B. G., Bd. XXXIV (1916), S. 202ff., und die dort zitierte Literatur.

<sup>4)</sup> O. Lignier et A. Tison, Les Gnétales, in Ann. d. sc. nat. Bot., IX. sér., S. 55ff. — Ich hatte bisher keine Gelegenheit, von *Welwitschia* anderes als Herbar-Material benützen zu können; Material von weiblichen Blüten dieser Gattung zu untersuchen, blieb mir überhaupt versagt.

es handelt sich hierbei wohl um nichts anderes als um den zweiblättrigen **Gynophyll-Wirtel**. Im übrigen wird das einzige, wohl nur pseudoternale Ovulum, welches ich als **Gynokladium** auffasse, nur noch von einer einzigen, schnabelartig verlängerten Hülle umgeben, welche ich mit den von mir **Integument** genannten Ovularhüllen der übrigen Gymnospermen homologisiere und somit auch ebenso bezeichne. Dieses Integument überragt die Mündung der aus den Gynophyllen gebildeten Röhre; auch bei *Ephedra* überragt ja die Länge des Integuments die der Gynophylle. Nach dieser meiner Auffassung entbehrt also das Gynokladium von *Welwitschia* sowohl eines Homologons des Amphigons wie auch eines Epimatiums; auch findet sich kein mit der Fruchtschuppe gleichwertiges Gebilde. Welchem Gynophyll dieses Gynokladium als Achselprodukt zugehört, läßt sich bei *Welwitschia* ebenso wie bei *Ephedra trifurca* und *Gnetum* nicht mehr entscheiden.

Der ebenfalls eine einheitliche Röhre darstellende, in der Literatur „Fruchtblatt“, manchmal aber auch „Integument“ genannte Gynophyll-Wirtel um das verkümmerte Gynokladium der Zwitterblüte von *Welwitschia* ist an seinem distalen Ende Mundstück-artig verbreitert — ähnlich wie die Spitze des Empfängnisorgans mancher Angiospermen-Gynöceen; einer weiteren Hülle, und demnach also auch einer mit dem Integument der fertilen weiblichen Blüte homologen, entbehrt jedoch das sterile<sup>1)</sup> Ovulum dieser Zwitterblüte; sterilen Samenanlagen fehlt ja zuweilen auch sonst das Integument. Unterhalb des Gynophyll-Wirtels befinden sich zwei Bündel von je drei als „Staubgefäße“ bezeichneten männlichen Organen; jedes dieser beiden Bündel entspricht wohl einem aus drei Mikrosporophyllen bestehenden Androkladium; jedes dieser „Staubgefäße“ genannten Mikrosporophylle besitzt drei Mikrosporangien (Pollensäcke) und ist, ähnlich wie die Mikrosporophylle von *Ephedra trifurca*, (sekundär) gestielt; ein Amphigon fehlt aber den Androkladien von *Welwitschia*. Als Androphylle dieser Androkladien sind die beiden, unmittelbar unterhalb dieser Androkladien befindlichen Blattorgane, welche als oberes Paar der „Perianthblätter“ in der Literatur erwähnt werden, zu betrachten, wiewohl sie mit den Androkladien alternieren<sup>2)</sup>; auch das „untere Paar der Perianthblätter“ ist wohl ein (sekundär steril gewordenes) Androphyll-Paar.

Jedenfalls glaube ich die Blüten beiderlei Geschlechts von *Welwitschia* — welche bekanntlich von begrenztem Wachstum sind — **Anthokormen** nennen zu dürfen.

Bei allen drei Gattungen der *Gnetales* kommt skulpturierter Pollen vor, was mit dem Worte „Entomophilie“ erklärt wird. Abgesehen davon, daß

<sup>1)</sup> Am distalen Teile des Nucellus der Zwitterblüte konnte ich ein plasmareiches Gewebe feststellen; es ist dies vermutlich jenes, welches die Ausscheidung des (bekanntlich von Insekten aufgesuchten) Honig-Tropfens besorgt.

<sup>2)</sup> Ich möchte diese Alternanz ähnlich wie die der Androkladien von *Juniperus communis* mit ihren Gynophyllen beurteilen.

sich sowohl die entomophile *Ephedra campylopoda*, wie auch die aller Wahrscheinlichkeit nach anemophile *E. trifurca* in dieser Beziehung gleich verhalten, ist auch die Tatsache, daß viele Pteridophyten [Schizacaceen<sup>1</sup>], *Selaginella*<sup>1</sup>] und einige, gewiß anemophile Koniferen [*Sciadopitys*<sup>1</sup>], *Torreya californica*<sup>1</sup>] skulpturierte Sporen, beziehungsweise Mikrosporen besitzen, berücksichtigenswert. Die Skulptur des Pollens bei Arten der *Gnetales* ist vielleicht schon lange vor Beginn der Entomophilie erworben worden.

---

<sup>4</sup>) Vgl. z. B. J. P. Lotsy, Vorträge ü. botan. Stammesgeschichte.

## II. Angiospermen.

Die allgemein als männliche, weibliche und zwittrige Blüten bezeichneten, generativen Kurzsprosse aller Angiospermen sind — wenn man von den ebenso wie überhaupt das Andröceum erst später zu besprechenden, in der Literatur ebenfalls als „Blüten“ beschriebenen Androkladien von *Casuarina* absieht — ausnahmslos als männliche, weibliche oder zwittrige **Anthokormen** aufzufassen; der Darlegung dieser meiner Auffassung soll im folgenden noch so manche Zeile gewidmet sein. Stets sind die Anthokormen der Angiospermen von begrenztem Wachstum.

### 1. Das Gynöceum.

Was die weibliche Blüte, das ist also den weiblichen Anthokormus, jener Angiospermen betrifft, die meinem Dafürhalten nach als primitiv bezeichnet werden müssen, deute ich dieselbe beispielsweise bei *Myrica* folgendermaßen:

Die Wand des Gynöceums ist aus den mit ihren Rändern sehr weit gemeinsam emporgewachsenen Gliedern eines nur in der Einzahl vorhandenen **Gynophyll-Wirtels** entstanden; denn proximaler als das Gynöceum inserierte Blattorgane für sekundär steril gewordene Gynophylle zu halten, wäre wenigstens meines Erachtens unbegründet; es sind ja alle proximaleren Blattgebilde in jeder Beziehung wesentlich verschieden<sup>1)</sup> von denjenigen, welche die Fruchtknotenwand zusammensetzen. Der Gynophyll-Wirtel von *Myrica* befindet sich demnach auf einer Entwicklungsstufe, welche bei *Ephedra campylopoda*, wenn auch nicht vollständig, so doch annähernd erreicht ist. Ja, bei *Gnetum* ist die Entwicklungsstufe, welcher das Gynöceum von *Myrica* angehört, in einer Beziehung sogar schon überschritten; denn bei *Myrica* ist die Zahl der Gynophylle eines weiblichen Anthokormus meiner Meinung nach mit der Zahl

---

<sup>1)</sup> Die Homologisierung der Fruchtknotenwand (primitiver Angiospermen wie *Myrica*) mit dem hier als Gynophyll-Wirtel bezeichneten Blattwirtel der weiblichen Anthokormen von *Ephedra* ist wohl deshalb vor mir (wenigstens meines Wissens) von niemandem versucht worden, weil bei *Ephedra* die gleich unterhalb der Gynophylle befindlichen Blattorgane den Gynophyllen recht ähnlich sind und man daher die Gynophylle in organophyletischer Hinsicht für ebenso belanglos hielt, wie es die proximaler inserierten Blattwirtel wirklich sind, indem ja aus letzteren keine wesentlichen Organe der Angiospermen-Blüte geworden sein dürften.

jener distalen Fortsätze des Gynöceums, welche Styli (Griffel) genannt werden, gewiß identisch und also auf diese Weise noch leicht festzustellen, was bei *Gnetum* nicht mehr ebenso leicht möglich ist. Entsprechend der Zahl der Styli beträgt demnach die Zahl der Gynophylle des weiblichen Anthokormus von *Myrica* zwei.

Die Einheitlichkeit des Stylus selbst mußte durch Untersuchung allerjüngster Entwicklungsstadien von Gynöceen primitiver Angiospermen-Typen festgestellt werden. So fand ich, daß das zweigriffelige Gynöceum von *Betula*<sup>1)</sup> wirklich aus zwei Primordien (Taf. I, Fig. 1 und 2) entsteht. Die Mittellinien der Styli sind also meines Erachtens bei allen Angiospermen auch die Mittellinien der Gynophylle; die Verlängerungslinien der Ränder der Styli in proximaler Richtung entsprechen aber — allerdings nur bei den relativ ursprünglicheren Reihen — genau den Rändern der gemeinsam emporgewachsenen Gynophylle.

Ein Teil der Oberfläche der Styli bietet bekanntlich das Substrat für die Keimung der Mikrosporen; dieser Teil der Oberfläche ist bei abgeleiteteren Angiospermen mehr oder weniger deutlich als „Narbe“ differenziert; er funktioniert als das eigentliche Empfängnisgewebe des Empfängnisorgans, des Stylus.

Nur Angiospermen-Anthokormen mit zwei oder drei Gynophyllen können, was die Zahl der Gynophylle anbelangt, als primitiv aufgefaßt werden; doch dürfte es wohl auch sekundär dimer gewordene Gynöceen geben.

Das bei *Myrica* und vielen anderen primitiven Angiospermen — ebenso wie in der Regel schon bei *Taxus*, bei der Mehrzahl der Arten der Podocarpoideen, bei *Ephedra*-Arten, wie z. B. *E. trifurca*, bei *Gnetum* und *Welwitschia* — in der Einzahl an jedem weiblichen Anthokormus entwickelte Ovulum ist als Gynokladium aufzufassen. Überhaupt kann meiner Auffassung nach jede Samenanlage jeder Angiosperme **Gynokladium** genannt werden. Die Berechtigung dieser meiner Homologisierung möge aus all den nun folgenden Ausführungen beurteilt werden.

Dieses einzige Gynokladium des weiblichen Anthokormus von *Myrica* ist — im Gegensatz zu den Gynokladien aller Gymnospermen zur Zeit der Bestäubung — auch, was seine Mikropyle betrifft, im Gynophyll-Wirtel vollständig verborgen; die Innenflächen der mit ihren Rändern bezüglich eines großen Stückes ihrer Länge gemeinsam emporgewachsenen Gynophylle berühren sich ja am proximalen Ende der freien, distalen Teile der Gynophylle, d. i. also an der Basis der Styli; zufällige Verringerung des zur Verfügung stehenden Raumes mag vielleicht die Ursache für diese Näherung der Gynophylle zueinander gewesen sein. Dies hat zur Folge, daß die Mikrospore selbst unmöglich mehr durch die Mikropyle empfangen werden kann; nur der Keimling

<sup>1)</sup> Ich untersuchte Fruchtknoten eines Baumes, welcher ein *Betula pendula* morphologisch ähnlicher Bastard dieser Art mit *B. pubescens* war.

der Mikrospore, der Pollenschlauch, kann das Ovulum erreichen. Dieser besorgte zwar schon bei höheren Nacktsamigen die Weiterleitung des männlichen Kernes von der Mikropyle ab bis zum Eikern, hat aber nun eine viel größere Arbeitsleistung zu verrichten, da er durch die aus den Gynophyllen gebildete, das Gynokladium verbergende Hülle von demselben getrennt ist. Das ist ja das wesentlichste Kennzeichen der Bedecktsamigen.

Die wichtigste Voraussetzung für die Möglichkeit der nunmehr unumgänglich notwendig gewordenen Aufnahme der Keimlinge der Mikrosporen durch Teile der Gynophylle selbst war die Sekretion von Substanzen, die Keimung von Pollenkörnern und Wachstum von Pollenschläuchen hervorriefen, an den Gynophyllen<sup>1)</sup>; natürlich könnte es sich hierbei ebenso wie heute auch damals schon um irgendwelche zuckerhaltige Flüssigkeiten gehandelt haben. Es darf aber nicht unberücksichtigt bleiben, daß als Substrat für die Keimung der durch den Wind<sup>2)</sup> verbreiteten Mikrosporen in der Regel nur die distalsten Teile der Gynophylle in Betracht kommen, da meist nur diese, weil von benachbarten Organen unbedeckt, den Luftströmungen direkt zugänglich waren. Ein Auftreten von irgendeiner Zucker-Art in Geweben der Blütenregion widerspricht nun allerdings gewiß nicht den für die Umgebung generativer Organe charakteristischen chemischen Verhältnissen; die osmotische<sup>3)</sup> Wirkung zufällig gerade in den distalsten Teilen der Gynophylle in entsprechender Quantität vorhandenen Zuckers mag nun eine Flüssigkeits-Verminderung in den benachbarten proximaleren Geweben, dann Vermehrung der Flüssigkeitsmenge in den distalsten Teilen der Gynophylle und hierauf ebendasselbst Ausscheidung eines zuckerhaltigen Sekrets zur Folge gehabt haben — doch nur, wenn die Gewebe

<sup>1)</sup> Das Versiegen des bei den Gymnospermen als Empfängnistropfen fungierenden Sekrets an der Mikropyle muß nicht gerade schon gleich nach Eintreten der Angiospermie erfolgt sein; eine Ernährung des Pollenschlauches kurz vor der Kernverschmelzung wäre ja auch nach einer längeren Wachstumsdauer gewiß nicht von Nachteil für die Erhaltung der Art. Siehe auch H. Baillon, Recherches sur les ovaires acropylées, St. Pétersbourg 1885 (nicht selbst gesehen, sondern zitiert aus J. Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen, IV. Teil, p. 175f.), wo man ein (abnormerweise?) aus dem Fruchtknoten herausragendes, an der Mikropyle sezernierendes Ovulum einer *Rheum*-Art abgebildet findet (welche Abbildung bei Velenovský, l. c., kopiert ist). Allerdings ist eine reichliche Flüssigkeitsausscheidung an zwei nahe beieinander befindlichen Stellen physikalisch unwahrscheinlich.

<sup>2)</sup> Ich halte mich nicht für berechtigt, an eine Insektenblütigkeit der ersten Bedecktsamigen und mithin an eine Möglichkeit der Übertragung des Pollens an verborgene, proximalere Teile der Gynophylle zu denken, da ja auch die meiner Auffassung nach primitivsten unter den jetzt lebenden Angiospermen ausnahmslos windblütig sind. Allerdings sind bekanntlich unter den Gnetinen entomophile Typen nachgewiesen worden (vgl. diesbezüglich O. Porsch in Ber. D. B. G., Bd. XXVIII, p. 404ff. und Bd. XXXIV, p. 202ff.); doch sind direkte genetische Beziehungen der Bedecktsamigen mit Gnetinen nicht sehr wahrscheinlich, sondern es kommt wohl nur eine Ableitung der Angiospermen von den Vorfahren dieser Gymnospermen-Gruppe in Betracht.

<sup>3)</sup> Bei einer Erklärung der Entstehung des (bekanntlich bei einigen Gnetinen auch als Nektartropfen wirkenden) Bestäubungstropfens der Gymnospermen könnte ebenfalls eine osmotische Wirkung zuckerhaltiger Substanzen in Betracht gezogen werden.

der relativ proximaleren Teile der Gynophylle an osmotisch wirksamen Substanzen verhältnismäßig ärmer gewesen sind als die der distalsten Teile. Letzteres könnte freilich schon dadurch leicht zustande gekommen sein, daß die exponiertere Lage der distalsten Teile der Gynophylle deren Transpiration besonders begünstigte, wodurch der Konzentrationsgrad der Zuckerlösung in diesen Teilen der Gynophylle (wenigstens zeitweilig) höher wurde als in benachbarten, proximaleren Teilen derselben.

Es war aber vielleicht auch die Klebrigkeit der Oberfläche der die Empfängnis vermittelnden Teile der Gynophylle eine notwendige Vorbedingung für das Haftenbleiben des Pollens, da papillöse (oder etwa mamillöse) Vorwölbungen der distalen Teile der Außenfläche der Gynophylle bei den ersten Bedecktsamigen noch gar nicht entwickelt gewesen sein müssen; ist doch auch jetzt noch die Epidermis der Empfängnisorgane, der Styli, mancher relativ ursprünglicher Angiospermen vollständig glatt, wie z. B. von *Casuarina* (Taf. I, Fig. 3). Nun, zur Erhöhung der Klebrigkeit der Epidermis des distalen Teiles eines Gynophylls genügte gewiß ein entsprechend großer Zuckergehalt des Sekrets, so daß also auch in dieser Beziehung das Vorhandensein von Zucker wichtig war.

Selbstverständlich darf auch nicht übersehen werden, daß die Pollenschläuche bedecktsamiger Anthophyten einen längeren Weg zu wachsen hatten, eine Schwierigkeit, welche gegebenenfalls nur durch weithin chemotaktisch wirksame Eikerne und zufällig sehr wachstumsfähige Mikrosporenkeimlinge überwunden werden konnte.

Bei abgeleiteteren Angiospermen können allerdings in vielen Fällen längs des ganzen Weges, welchen der Pollenschlauch zu durchwachsen hat, Zellen konstatiert werden, welche zweifellos mit der Ernährung des Pollenschlauches im Zusammenhang stehende Substanzen enthalten und dementsprechend differenziert sind, ja, zuweilen (wie bei Silenoideen) sogar den „Narbenpapillen“ desselben Gynöceums ähnlich sehen. Bei primitiveren Typen scheint jedoch eine morphologisch erkennbare, funktionsgemäße Differenzierung derartiger, das Weiterwachsen des Pollenschlauches fördernder Zellen keineswegs schon die Regel zu sein (ebenso wie ja auch die Epidermis der Empfängnisorgane mancher relativ ursprünglicher Angiospermen noch keine „Narbenpapillen“ aufweist). Dessenungeachtet halte ich es für unwahrscheinlich, daß die Pollenschläuche dieser (diesbezüglich) primitiveren unter den jetzt lebenden Typen alle für ihre Verlängerung bis zum Eikern notwendigen Substanzen noch ausschließlich dem Keimungssubstrat entnehmen, in proximaleren Teilen des Gynöceums aber keine Nahrungsstoffe mehr erhalten. Doch war die Arterhaltung der ersten Bedecktsamigen vielleicht wirklich nur dadurch ermöglicht worden, daß die Pollenschläuche, welche auf der Strecke zwischen Keimungssubstrat und Eikern wohl nur sehr geringe Mengen von Baustoffen aufnehmen konnten, schon von der Mikrospore aus an und für sich sehr wachstumsfähig gewesen sind.

Die Fortpflanzung der ersten Bedecktsamigen war demnach von einer Reihe von Vorbedingungen abhängig; das Fehlen einer einzigen derselben hätte unvermeidlich das Aussterben dieser Typen mit verborgener Mikropyle verursacht. Die Unwahrscheinlichkeit, daß es mehrmals geschehen sei, daß alle diese für die Erhaltung der ersten Bedecktsamigen notwendigen Bedingungen zusammentreffen hätten können, spricht für die Annahme einer monophyletischen Entstehung der Gesamtheit der Angiospermen.

Es ist ja auch nur unter dieser Annahme der im wesentlichen einheitliche und schon seiner Absonderlichkeit wegen kaum öfter als einmal<sup>1)</sup> entstandene Bau des Embryosackes der Angiospermen zu verstehen; die in Wirklichkeit gewiß nur vereinzelt Ausnahmen von dieser Einheitlichkeit erscheinen wohl nur deshalb gar so zahlreich, weil gerade die Arten von diesbezüglich interessanten Gruppen viel häufiger Gegenstand ausführlicher Untersuchungen sind; derartige Fehlschlüsse sind ja auch die Ursache der Überschätzung vieler anderer biologischer Tatsachen und der unrichtigen Beantwortung vieler anderer Fragen auf diesen und anderen Wissensgebieten.

Aber auch dann, wenn sich einige der vom Normaltypus abweichenden Fälle des Angiospermen-Embryosackes als häufiger erweisen sollten, ist doch deren phyletische Bedeutung nicht gerade immer sehr hoch zu bewerten. So ist der Umstand, daß innerhalb der Angiospermen insofern Verschiedenheiten zu konstatieren sind, als die für die Reduktionsteilung charakteristischen Vorgänge nicht immer durch dieselbe Zahl von Teilungsschritten von der zur Eikernbildung führenden Kernteilung getrennt sind, ja sogar auf die beiden der Eikernbildung unmittelbar vorangehenden Teilungsschritte verschoben<sup>2)</sup> (*Plumbagella*) werden können, vielleicht doch nicht viel höher zu bewerten wie die Unterschiede hinsichtlich des Lebensalters, in welchem eine und dieselbe Art generative Organe ausbildet. Kommt es doch vor, daß das eben erwähnte, die Reduktionsteilung betreffende Merkmal innerhalb einer und derselben Art inkonstant ist, wie zum Beispiel bei *Convallaria majalis*<sup>3)</sup>.

Meines Erachtens muß bei einer organophyletischen Deutung des Embryosackes der Bedecktsamigen vor allem darauf Bedacht genommen werden, daß bei vielen Gymnospermen-Archegonien nur der Eikern ein bedeutenderes Volumen, der Bauchkanalkern aber in der Regel doch wenigstens die Tendenz zur Rückbildung besitzt. Wären nun Bauchkanalkerne im Angiospermen-Embryosack erhalten geblieben, dann würden im Angiospermen-Embryosack wahrscheinlich ein oder mehrere etwas kleinere Kerne — Bauchkanalkerne — neben ein oder mehreren etwas größeren — den Eikernen — erhalten sein, wiewohl bei jenen Bedecktsamigen

<sup>1)</sup> Auch die einzige, wirklich in jeder Beziehung durchdachte unter den bisherigen Erklärungen des Angiospermen-Embryosackes, die Archegontheorie O. Porsch' (Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung, Jena 1907), steht keineswegs im Gegensatze zur Annahme einer bloß einmaligen Entstehung des Embryosackes der Angiospermen.

<sup>2)</sup> So möchte ich wenigstens die Untersuchungsergebnisse von K. V. Oss. Dahlgren in Arkiv för Botanik, B. 14, N:o 8, und in Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, B. 56, N:o 4, deuten.

<sup>3)</sup> Vergl. diesbezüglich Arv. Frisendahl in Svenska Vetenskapsakad. Handl., B. 48, N:o 7, p. 25.

samigen, welche ich (aus anderen Gründen) für die ursprünglichsten halte, alle Kerne von annähernd gleichen Dimensionen sind.

Auch wäre im Falle einer direkten Herkunft des Angiospermen-Embryosackes von Makrosporen mit noch zweikernigen Archegonien eine auch nach den Kernteilungen andauernde paarweise Anordnung der Kerne wenigstens bei ursprünglichen Typen wohl noch erhalten geblieben, was aber nicht der Fall ist; jedenfalls wäre innerhalb eines jeden der Kernpaare bei primitiven Angiospermen stets noch irgendeine Verschiedenheit feststellbar, was mindestens hinsichtlich des Paares, aus welchem die beiden Synergiden entstehen, sowie bezüglich des Paares, aus welchem die seitlichen Antipodenkerne hervorgehen, nicht zutrifft.

Der sterile Teil des Prothalliums, wozu ich auch die Halswandkerne der Gymnospermen-Archegonien rechne, müßte aber, wenn noch im Angiospermen-Embryosack erhalten, durch (unter sich gleichartige) Kerne, welche morphologisch und physiologisch noch deutlicher vom Eikern verschieden wären, als dies bei Bauchkanalkernen der Fall sein könnte, vertreten sein; doch auch dies ist bei allen primitiveren Angiospermen nicht der Fall. Demgemäß nehme ich an, daß die Zahl der Kerne jedes der Archegonien, welche an der Zusammensetzung des Angiospermen-Embryosackes beteiligt sind, auf einen einzigen reduziert worden war, sowie, daß im Angiospermen-Embryosack kein Rest des sterilen Prothalliums mehr enthalten ist. Doch würde mir eine Ableitung des Angiospermen-Embryosackes von einer Makrospore mit acht Archegonien, welche entsprechend der Gruppierung bei den Angiospermen in zwei Trapezoiden angeordnet wären, mit Rücksicht darauf, daß eine derartige Anordnung der Archegonien innerhalb einer und derselben Makrospore nirgends unter den Gymnospermen zu finden ist und für die Annahme einer sekundären Umstellung ebenfalls keine reale Basis vorhanden wäre, gezwungen erscheinen. Doch auch bei der Annahme einer acht übertreffenden Zahl von Archegonien in der Makrospore der Ur-Angiospermen wäre die Anordnung der Kerne im Angiospermen-Embryosack noch unerklärt, da sich eine derartige Anordnung der Archegonien bei Gymnospermen auch bei einer größeren Zahl von Archegonien nie findet. Ich glaube vielmehr annehmen zu können, daß die Zahl der einkernigen Archegonien der Makrospore der Ahnentypen der Angiospermen viel geringer als acht gewesen ist, daß aber sekundär eine Vermehrung der Kernzahl der Makrosporen eingetreten ist — wie es ja bekanntlich im Laufe der Stammesgeschichte der Organismen des öfteren geschehen ist, daß ein auf ein Minimum reduziertes Organ sekundär (als Ganzes) vervielfältigt worden ist (ohne daß die vor der Vervielfältigung verschwundenen Teile des betreffenden Organes wiedererstanden wären). Im Falle einer sekundären Vermehrung der Kernzahl der Makrosporen ist ja auch die von der Anordnung der Archegonien in der Gymnospermen-Makrospore abweichende Anordnung der Kerne im Embryosack der Angiospermen begreiflich und gewiß leicht möglich. Das fast vollständig konstante Vorkommen von acht-kernigen Embryosäcken bei allen wirklich ursprünglichen Angiospermen spricht aber für die Annahme, daß es sich hierbei um zwei oder vier (einkernige) Archegonien gehandelt hat, deren Zahl eine ein- oder zweimalige Verdopplung erfuhr; würde es sich um Makrosporen mit nur einem einkernigen Archegon gehandelt haben, wäre vielleicht nicht die konstante, durch zwei teilbare Zahl acht die Folge davon gewesen; gegen die Ableitung des Angiospermen-Embryosackes von einer einzigen einkernigen Makrospore spricht aber insbesondere auch die Tatsache, daß Gymnospermen-Makrosporen mit nur einem Archegon sehr selten sind. Daß speziell bei *Ginkgo* und *Ephedra* Makrosporen mit vier Archegonien selten, Makrosporen mit zwei aber relativ häufig sind, machte es mir nun wahrscheinlicher, daß die Makrosporen der Ur-Angiospermen eher zwei als vier einkernige Archegonien und

somit nur zwei Kerne hatten, welche Kernzahl eben dann eine zweimalige Verdopplung erfahren haben würde.

Für die Zweizahl der Kerne jener Makrospore, aus welcher also nach zwei Zweiteilungen der achtkernige Angiospermen-Embryosack hervorgegangen wäre, spricht aber eben auch das konstante Vorhandensein von zwei Kernpaaren, deren Glieder völlig gleich sind, nämlich wie oben erwähnt, des Paares der Synergiden und jenes der antipodalen Lateralkerne.

Selbstverständlich fasse ich alle vom achtkernigen Normalfall verschiedenen Embryosack-Typen der Angiospermen als sekundär veränderte Abkömmlinge des Normalfalles auf; Angiospermen-Embryosäcke mit sechzehn Kernen wären natürlich im Falle der Ableitung des Angiospermen-Embryosackes von zweikernigen Gymnospermen-Makrosporen durch dreimalige Verdopplung des Inhaltes dieser Makrosporen zu erklären.

Außer von der Gynöceumwand, d. i. also von dem Gynophyll-Wirtel, wird der Nucellus von *Myrica* nur noch von einer Hülle, dem „einzigem“ Integument, umgeben, welche zweifellos mit der hier als Integument bezeichneten Hülle des Nucellus aller Gymnospermen homolog und daher auch **Integument** zu nennen ist.

Von den Samenanlagen sehr vieler Angiospermen — und zwar auch von jenen von *Casuarina* — wird jedoch in der Literatur angegeben, sie seien von „zwei Integumenten“, dem „inneren“ und dem „äußeren“, umhüllt. Die erste Anlage des äußeren Integuments der Angiospermen ist zumeist erst nach Beginn der ontogenetischen Entwicklung des „inneren“ zu konstatieren; auch bei *Casuarina*<sup>1)</sup> wird das „äußere Integument“ erst nach Beginn der Ontogenese des „inneren“ angelegt.

Das „äußere Integument“ der Angiospermen ist meinem Dafürhalten nach, ebenso wie das bei der Mehrzahl der Taxaceen, sowie bei *Ephedra* und *Gnetum* auftretende Epimatium, als Neubildung der allerdings bei allen Angiospermen bereits fast vollständig reduzierten Achse des Gynokladiums aufzufassen. Daß die Anlage des äußeren „Integuments“ erst nach dem Nucellus, ja sogar erst nach dem „inneren“ Integument erfolgt, spricht dagegen, daß man es etwa für einen Rest des vegetativen Teiles des Makrosporophylls halten könnte — wie ich ja auch eine derartige Erklärung des Epimatiums aus dem gleichen Grunde ablehnen mußte. In jenen Fällen aber, wo „äußere Integumente“ später als „innere“ angelegt werden, befindet sich das „äußere Integument“ eben schon in einem späteren organophyletischen Entwicklungsstadium, ebenso wie dies auch bei den Epimatiem der abgeleiteten Gymnospermen, bei den Gnetinen, der Fall ist. Die Zugehörigkeit des „äußeren Integuments“ zum Gynokladium und nicht zur Hauptachse des Anthokormus ist aber wohl schon daraus ersichtlich, daß in sekundär steril gewordenen Fruchtknotenfächern stets die Ovula zusammen mit ihren „äußeren Integumenten“ ganz ausgefallen und nicht bloß die Nucelli und „inneren Integumente“ allein verschwunden,

<sup>1)</sup> M. Troub in Ann. jard. bot. d. Buitenzorg, X (1891); vgl. diesbezüglich insbesondere Taf. XV, Fig. 6 (*C. suberosa*).

die „äußeren Integumente“ der Ovula aber in den sterilen Loculis zurückgeblieben sind. Doch dürfte das Fehlen des „äußeren Integuments“ an den Ovulis von *Myrica* und anderen primitiven Angiospermen darauf hindeuten, daß das „äußere Integument“ der Angiospermen unabhängig vom Epimatium entstanden ist; denn die Annahme, daß bei so primitiven Typen wie *Myrica* das Epimatium der Gymnospermen schon abortiert, bei hochgeleiteten Monokotylen-Typen ebendasselbe Epimatium der Gymnospermen aber noch erhalten sei, halte ich für viel unwahrscheinlicher als die einer mehrmaligen Entstehung von Neubildungen am proximalen Teil des Gynokladiums.

Das „äußere Integument“ ist also keineswegs dem „inneren“ gleichwertig. Ich wähle demgemäß für das „äußere Integument“ der Angiospermen fürderhin eine neue Bezeichnung, nämlich **Exogon**. Das „innere Integument“ aber führe, weil allein homolog dem Integument der Cycadeen, sowie den von mir ebenso genannten Ovularhüllen von *Ginkgo*, *Taxus*, *Pinus* oder *Ephedra*, in Hinkunft allein die Bezeichnung **Integument**.

Der **Funiculus**, welcher bei vielen primitiven Angiospermen, wie zum Beispiel *Myrica*, *Juglans* oder Piperaceen noch fehlt, wird unterhalb des Exogons, und zwar interkalar, ausgebildet und er ist, wiewohl bloß sekundär verlängerter Rest der Gynokladium-Achse, was diesen Längen-Zuwachs anbelangt, doch als eine Neubildung zu betrachten. — Als Neubildungen möchte ich auch die „Obturatoren“ verschiedenster Herkunft und Bedeutung aufgefaßt wissen.

Bei den meisten der in die (bekanntlich ihrer Herkunft nach nicht einheitliche) Gruppe der „Sympetalen“ gestellten Familien ist eine der beiden Ovularhüllen entfallen; wahrscheinlich unterblieb die Entwicklung des Integuments, wie ja auch der diesem topographisch zunächst gelegene Nucellus vieler „Sympetalen“ auf das physiologisch zulässige Mindestmaß reduziert ist.

Ovula von nicht-autotrophen Angiospermen, welche weder Integument noch Exogon besitzen, sind auch<sup>1)</sup> meiner Ansicht nach als Ergebnisse von Rückbildungserscheinungen aufzufassen; infolge der geänderten Ernährungsweise wurden ja auch andere Organe von Parasiten und Saprophyten zu wiederholten Malen im Laufe der Stammesgeschichte rückgebildet.

Welches der beiden Gynophylle des Gynöceums von *Myrica* als das Tragblatt des einzigen, seiner Vorgeschichte wegen (ebenso wie bei *Gnetum*) nur pseudoterminalen Gynokladiums dieses Gynöceums anzusehen ist, ist wohl nicht mehr leicht zu ermitteln; selbstverständlich kann es nur einem einzigen Gynophyll, dem einzigen fertil gebliebenen, als Achselprodukt angehören.

Es ist somit nach der hier vertretenen Auffassung das durch das Ovulum von *Myrica* dargestellte Sprößchen nicht als Fortsetzung, sondern als Seiten-

<sup>1)</sup> Vgl. diesbezüglich insbesondere: K. Goebel, Organographie der Pflanzen (2. Aufl.), III. T., S. 1755ff. (1923).

achse desjenigen Sprosses anzusehen, dessen distalste Blattorgane<sup>1)</sup> die Glieder des zur Gynöceumwand vereinigten Wirtels der Gynophylle sind. Diesen die Gynophylle produzierenden, zweiachsigen Sproß fasse ich aber als weiblichen Anthokormus auf; denn ich halte ihn für homolog den weiblichen Anthokormen der Gymnospermen; ebenso wie schon bei mehreren Endgliedern der Entwicklungsreihen der Gymnospermen ist aber eben auch bei *Myrica* die Zahl der fertilen Gynophylle auf eins reduziert.

Daß aber Gynokladien trotz ihrer Natur als Seitenachsen im Falle der Verminderung der Gynokladien-Zahl des Anthokormus auf eins jetzt so eingestellt sind, daß es aussieht, als wären sie stets terminal gewesen, kam zweifellos sowohl bei Gymnospermen, als auch bei Angiospermen nur dadurch zustande, daß die Anlage der Ovula unwillkürlich in der Hauptrichtung des Nahrungsstromes erfolgt; in manchen Fällen dürfte vielleicht noch nach Beginn der Entwicklung der Samenanlage eine Beeinflussung in diesem Sinne erfolgen können.

Wiesehr die Hauptrichtung des Nahrungsstromes einen Einfluß auf die Gestaltung von Organen ausüben kann, ist beispielsweise aus dem Auftreten der oft besprochenen „Mohrenblüten“ an den Infloreszenzen von *Daucus Carota*, welches bekanntlich stets in der Zentralachse der Gesamt-Infloreszenz erfolgt, zu ersehen. (Die funktionelle Zwecklosigkeit dieser sterilen, anthokyanreichen, an Stelle von Döldchen stehenden Einzelblüten dürfte aber schon daraus erhellen, daß in manchen<sup>2)</sup> Gegenden sehr oft Individuen ohne diese, angeblich als „Schauapparat“ dienenden Blüten zu finden sind.)

Das Wort **Stylus** (Griffel) sei fortan nur im Sinne von „(mehr oder weniger verschmälertes) distaler Teil eines einzigen Gynophylls“ zu gebrauchen. Bilden die distalen Teile aller Gynophylle eines Gynöceums ein mehr minder einheitliches Organ, und mithin also ein gemeinsames Empfängnisorgan des gesamten Gynöceums, dann ist dieses Empfängnisorgan stets als **Systylium** zu bezeichnen; es entsteht dadurch, daß auch die distalen Teile der Gynophylle mit ihren Rändern gemeinsam emporwachsen, wobei natürlich eine weitere Vereinheitlichung der aus dem Gynophyll-Wirtel entstandenen Teile des Gynöceums erreicht wird.

Die Tatsache, daß die Griffel mancher Angiospermen — wie zum Beispiel vieler Juglandaceen, Salicaceen und Euphorbiaceen — mehr oder weniger tief zweispaltig sind, steht vermutlich in ursächlichem Zusammenhang mit dem Vorhandensein von zwei Hauptleitbündeln in den Blättern mancher Gymnospermen, wie zum Beispiel *Pinus silvestris* oder *Ephedra campylopoda*.

Es erscheint mir aber diese Annahme insbesondere dann möglich, wenn man folgenden Homologierungsversuch machen würde: Ich schicke voraus, daß, wie schon oben erwähnt, der Stiel des Blattes von *Ginkgo* (ebenso wie auch

<sup>1)</sup> Vorgreifend der erst weiter unten erfolgenden Besprechung der übrigen Organe der Blüte, sei schon jetzt darauf hingewiesen, daß die weiblichen Anthokormen vieler primitiver Angiospermen eines Perianthes entbehren — abgesehen von sekundär der Blüte (durch Verkürzung des Blütenstieles) genäherten, rein vegetativen Blattgebilden.

<sup>2)</sup> Zum Beispiel in der „Neuen Welt“ bei Wiener-Neustadt.

der mancher Polypodiaceen, wie *Pteridium aquilinum* und *Fadyenia prolifera*) durch zwei vollkommen getrennte Leitbündel versorgt wird. Die Blätter von *Pinus nigra* oder *P. silvestris*, sowie von *Ephedra campylopoda* werden nun ebenfalls von zwei mehr oder weniger deutlich getrennten, bei letzterer sogar weit voneinander entfernten Bündeln durchzogen — jedoch, ohne daß im distalen Teil dieser Blattorgane eine Zerspaltung dieser beiden Bündel eintreten würde, wie dies bekanntlich in der Spreite des Blattes von *Ginkgo* der Fall ist. Die Blattorgane der erwähnten abgeleiteteren Gymnospermen glaube ich nun demgemäß nur dem proximalen Teile des Blattes von *Ginkgo* gleichsetzen zu dürfen; und zwar würde jenes von *Pinus nigra* oder *silvestris* die Blattstielbasis und außerdem noch den Blattstiel selbst beinhalten, jenes von *Ephedra campylopoda* aber nur der Blattstielbasis<sup>1)</sup> des Blattes von *Ginkgo* entsprechen; die Blattspreite von *Ginkgo* würde aber bei allen Koniferen und *Gnetales* nicht<sup>2)</sup> mehr zur Ausbildung gelangen. Bereits bei vielen anderen *Pinus*-Arten, wie zum Beispiel *P. Cembra* oder *P. Strobus*, findet eine Verschmelzung dieser beiden Leitbündel statt, welcher Entwicklungsschritt u. a. auch bei *Juniperus communis* oder bei *Taxus* durchgeführt ist. Und so findet sich auch in der Spreite vegetativer Blätter relativ ursprünglicher Angiospermen (ganz ebenso wie bei *Gnetum*) nur mehr und noch nicht mehr als ein Hauptleitbündel.

Die unter einem (oft sogar rechten) Winkel in dieses Hauptleitbündel mündenden Seitenbündel sind natürlich nur als sekundäre Bildungen aufzufassen. Diese können allerdings im weiteren Verlauf der Stammesgeschichte der Angiospermen gleich stark<sup>3)</sup> wie das Hauptleitbündel werden, wiewohl die Entstehung des Vorhandenseins mehrerer gleichstarker Hauptbündel in den als „Spreiten“ bezeichneten Teilen von Angiospermen-Blättern meist auf einem ganz anderen, im folgenden besprochenen Weg zustande gekommen sein dürfte. Ich setze hiebei voraus, daß der Blattstiel der Dikotylen, in welchem sich zu beiden Seiten des Hauptleitbündels oft ein oder zwei oder sogar mehr mit dem Hauptleitbündel parallele Bündel finden, nur eine sekundäre Einschaltung zwischen der (mit der Koniferen-Nadel homologen) Spreite des Angiospermen-Blattes und dem Stammorgan (von welchem das Blatt abzweigt) ist. Ich halte mich nun für berechtigt, die meisten parallelernervigen Typen von Angiospermen-Blattspreiten vom parallelernervigen Blattstiele der Dikotylen ab-

<sup>1)</sup> Die Primordialblätter von *Ephedra* sind mindestens bei *E. helvetica* „Nadel“-förmig; diese wären also primitiver als die Folgeblätter, indem der bei den Folgeblättern schon abortierte Blattstiel von *Ginkgo* noch als „Nadel“ zur Ausbildung gelangt (ähnlich wie Primordialblätter jener *Acacia*-Arten, deren Folgeblätter nur mehr Phyllodien sind, eine gefiederte Spreite wie die der zeitlebens fiederblättrigen Arten entwickeln können).

<sup>2)</sup> Es könnte höchstens noch das (von mehreren parallelen Bündeln durchzogene) Blatt von *Welwitschia* der Basis der Lamina des Blattes von *Ginkgo* entsprechen.

<sup>3)</sup> Dies geschah u. a. durch Annäherung der proximalsten Seitenbündel an den Grund der Blattspreite infolge Verringerung der Blattlänge (bei gleichbleibender Blattbreite), was nun eine Näherung dieser Bündel an die Haupternährungsbahnen und hiedurch eine Förderung dieser Bündel zur Folge haben konnte. Eine derartige Verkürzung der Blattlänge bedingte z. B. die Entstehung der Blattnervatur der Rassen höherer Lagen von *Heraclium Spondylium* s. lat., subsp. *elegans* und subsp. *Orsinii*, welche im Gegensatz zu jenen tieferer Standorte mehrere, gleichstarke Hauptnerven besitzen, was vielleicht durch klimatische Faktoren bewirkt sein mag. Siehe auch „Verhandlungen“ der Zool.-Botan. Ges., Bd. 72, S. (168)f.

zuleiten; ich fasse demnach auch — ebenso wie dereinst A. P. Decandolle und neuerdings Agnes Arber<sup>1)</sup> — die parallelnervigen Blätter der meisten Entwicklungsreihen der Monokotylen als Phyllodien auf. Der Umstand, daß die Leitbündel der Blattstiele der Vorfahren der Monokotylen [wie dies heute noch bei Ranunculaceen<sup>2)</sup> zu sehen ist] oft nicht bloß einen Halbkreis, sondern oft sogar einen an der morphologischen Oberseite fast ganz sich schließenden Kreis bildeten, war wohl die Ursache davon, daß die Leitbündel mancher Monokotylenblätter in einem Kreis angeordnet sind, wobei natürlich die Hadrome gegenüberliegender Bündel nicht voneinander durch Leptome getrennt sind; es ist dies eine Anordnung der Leitbündel, wie sie in abgeflachten Stammorganen vorkommen kann, in Blattorganen aber nur dann verständlich ist, wenn es sich hiebei um Phyllodien handelt. Das Fehlen von Blattstiel-ähnlichen Gebilden bei der Mehrzahl der Monokotylen steht aber auch nur damit im Einklang, daß in diesen Fällen die Spreiten selbst die früheren Blattstiele sind, während Blattstiel-ähnliche Gebilde nur in sehr wenigen Fällen neuerdings (und somit also ein drittes Mal) interkalar zwischen „Spreite“ und Stammorgan ausgebildet wurden, wie z. B. bei *Hosta*.

Bei den weiblichen Gynophyllen dürfte sich aber jene, ehemals gewiß stets vorhandene Zweiteiligkeit des Hauptleitbündels des Blattes länger<sup>3)</sup> erhalten haben als bei den rein vegetativen Blättern; diese Versorgung der Gynophylle der Vorfahren der Angiospermen durch zwei Bündel oder doch durch ein zweiteiliges Bündel mag nun verursacht haben, daß als Folgeerscheinung dieser Ernährung durch eine zweiteilige Zuleitung in manchen Fällen eine Zweispaltigkeit der Spitzen der Gynophylle und somit der Styli eintrat. Doch ist bei heute lebenden Angiospermen unterhalb der Bifurkationsstelle der Styli (wenigstens in den meisten Fällen) bereits nur mehr ein einziges, hinsichtlich des größten Teiles seiner Länge einheitliches Bündel zu finden; es spricht dies aber meines Erachtens nicht gegen die Auffassung, daß die Dichotomie der Styli vieler, verhältnismäßig ursprünglicher Angiospermen zwar an und für sich nicht als primitiv im eigentlichen Sinne des Wortes bezeichnet werden kann, wohl aber als unmittelbare Folge der ehemaligen, zweifellos ausgesprochen primitiven Zweiteilung in der Leitbündelversorgung des Gynophylls angesehen werden muß.

Bei *Carya*<sup>4)</sup> geschah es nun, daß die Ränder je zweier aneinander grenzender Gynophylle auch in ihren distalsten Teilen gemeinsam emporwuchsen; die distalen Teile der Gynophylle (die Styli) sind aber auch in diesem Falle

<sup>1)</sup> Annals of Botany, Vol. XXXII, p. 465ff.

<sup>2)</sup> Vgl. auch R. Schrödinger, Das Laubblatt der Ranunculaceen (in „Abhandlungen der Zoolog.-Botan. Gesellsch.“, VIII. Bd., Heft 2).

<sup>3)</sup> Eine relativ größere Primitivität generativer Organe im Vergleich zu vegetativen zeigt sich ja auch sonst; so sind z. B. die Blüten einer *Cuscuta*-Art zum Teile noch grün, während die übrigen Teile der betreffenden Art schon des Chlorophylls entbehren. Vgl. diesbezüglich: J. Robinsohn und F. Zweigelt in „Verhandlungen“ d. Zoolog.-Botan. Ges., Bd. 72, S. (143)ff.; der dortselbst wiedergegebenen Erklärung dieser Tatsache kann ich hingegen nicht zustimmen.

<sup>4)</sup> Ich untersuchte *Carya cordiformis* (Wangh.) Schndr. var. *latifolia* Sarg., deren Bestimmung ich Cam. Schneider selbst verdanke.

sehr tief längs ihrer Mittellinie geteilt. Hiedurch entstehen als „kommissural“ bezeichnete Empfängnisorgane, da sich ja die Mittellinien dieser, aus Teilen zweier Blätter zusammengesetzten, als Empfängnisorgane funktionierenden Gebilde in der distalen Verlängerungslinie der gemeinsam emporgewachsenen Ränder der Gynophylle, also an den sogenannten „Kommissuren“ der „Fruchtblätter“, befinden. Keinesfalls kann es sich nämlich hierbei um eine räumliche Verschiebung der Insertionsstelle der Styli handeln, sondern eben nur um seitliche Verschmelzung von Längshälften zweier Styli, das ist von Längshälften der distalen Teile zweier Gynophylle. Oben vorgeschlagener Terminologie entsprechend, dürfen diese „kommissuralen Narben“ nicht „Styli“ oder „Griffel“ genannt werden; sie mögen als **horotope** Empfängnisorgane, das ist Empfängnisorgane, deren Mittellinien mit Grenzlinien von Gynophyllen zusammenfallen (im Gegensatz zu den **mesotopen**, den echten Styli oder Griffeln, deren Mittellinien mit Mittellinien von Gynophyllen zusammenfallen) Erwähnung finden. — In gleicher Weise wie bei der eben angeführten Juglandacee sind auch die „über den Kommissuren“ befindlichen Empfängnisorgane mancher *Salix*-Arten entstanden.

Der Vollständigkeit wegen möchte ich an dieser Stelle einschaltend bemerken, daß ich Ovula, deren distales Ende in die Richtung gegen die Basis des Funiculus umgewendet ist, das ist also anatrope, beziehungsweise kamylytrophe Ovula, unter sonst gleichen Umständen stets als abgeleiteter auffasse im Vergleich zu orthotropen Samenanlagen.

Ähnlich wie dies bei der Vermehrung der Zahl der Gynokladien in der Achsel des Gynophylls (der Deckschuppe) der Pinaceen der Fall war, entstanden statt des bei sehr vielen relativ primitiven Angiospermen noch als einziges im Gynöceum vorhandenen Gynokladiums (welches, wie erwähnt, nur einem der Gynophylle als Achselprodukt angehört) bei den abgeleiteteren Typen der meisten Entwicklungsreihen der Bedecktsamigen mehrere Gynokladien, so bei *Deeringia baccata* im Gegensatz zu anderen uniovulat gebliebenen Amarantaceen. Es ist jedoch anzunehmen, daß das gesamte, Ovula-produzierende Gewebe des Gynöceums von *Deeringia baccata* nur das Achselmeristem des bei *Myrica* allein fertilen Gynophylls ist, und mithin, daß alle Gynokladien des weiblichen Anthokormus dieser Amarantacee nur einem Gynophyll als Achselprodukte angehören. Um welches der drei Gynophylle es sich hierbei handelt, welches also das einzige, fertil gebliebene Gynophyll von *Deeringia* ist, läßt sich allerdings heute nicht mehr leicht nachweisen. Kann doch auch schon beim uniovulaten Anthokormus von *Myrica*, ja wahrscheinlich sogar schon bei *Ephedra trifurca*, *Gnetum* und *Welwitschia*, die Frage, welches der Gynophylle das fertile ist, nicht mehr beantwortet werden. Einige der Achselprodukte des einzigen fertilen Gynophylls von *Deeringia* sind natürlich sogar näher Basalteilen von sterilen Gynophyllen als der Basis des fertilen inseriert. Keinesfalls halte ich es also für wahrscheinlich, daß die vermutlich schon zur Zeit der Gymnospermie steril gewordenen Gynophylle nach Verlust ihrer Achselprodukte

neuerdings die Fähigkeit erworben haben, eigene Achselprodukte zu entwickeln. Die den sterilen Gynophyllen zunächst gelegenen Samenanlagen sind demnach diesen bloß sekundär topographisch-nahestehend geworden und bereits selbständig von ihrem Tragblatt, dem einzigen fertilen Gynophyll. Wie ich schon an dieser Stelle hervorheben möchte, sind an den Angiospermen-Anthokormen weibliche Gynokladien meiner Auffassung nach nirgends mehr deutlich als Achselprodukte von Gynophyllen, und mithin also nirgends mehr als Seitenachsen des Anthokormus zu erkennen — mit Ausnahme der Gynokladien des weiter unten noch ausführlicher zu besprechenden Fruchtknötens von *Casuarina*.

Anlagen von Angiospermen-Gynokladien können mit Gynophyllen gemeinsam emporwachsen; es sind daher oft auch die Gynokladien der Bedecktsamigen mehr oder weniger weit oberhalb der Basis der Gynophylle inseriert. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Pinaceen finden sich aber nicht-basiläre Gynokladien von Angiospermen keineswegs ausschließlich auf jenen Gynophyllen, welchen diese Gynokladien als Achselprodukte angehören.

Fast stets sind Ovula, welche mit Gynophyllen gemeinsam emporgewachsen sind, an oder nahe den Rändern dieser Gynophylle inseriert; zu dieser Art der Insertion sind auch jene Fälle zu rechnen, wo die Samenanlagen an Septen, welche an Rändern von Gynophyllen von der Gynöceumwand abzweigen, entwickelt werden, wovon ja noch ausführlich die Rede sein soll.

Der Umstand, daß die Gynophylle der Angiospermen in frühen Stadien der Ontogenese eine mehr oder weniger tiefe, innenseitige Längsfurchung zeigen, war die erste Ursache für die Entstehung von Insertionen von Samenanlagen an oder nahe den Rändern von Gynophyllen. Da nämlich das in späteren Stadien der Ontogenese Ovula-produzierende Meristem auch bei relativ abgeleiteteren (wenn auch nicht bei den höchststehenden) Angiospermen-Typen, ebenso wie das Ovulum von *Myrica*, seiner Lage nach terminal (wenngleich seiner Vorgeschichte wegen nur pseudoterminal) zu denken ist und demnach in den allerjüngsten Entwicklungsstadien in der Zentralachse<sup>1)</sup> der Blüte angenommen werden muß, ist es näher den Rändern von innenseitig gefurchten Gynophyllen als den Mittellinien derselben gelegen. Es ist daher meines Erachtens begreiflich, wenn dieses Meristem mit den Rändern dieser Gynophylle, nicht aber mit deren Mittellinien gemeinsam emporwächst, was zur Folge hat, daß die aus diesem Meristem entstehenden Gynokladien nahe von Gynophyllrändern, das ist also in der Nähe von Grenzlinien aneinandergrenzender Gynophylle, entwickelt werden.

Die Erhaltung dieser Insertion der Samenanlagen wurde aber, was einen Teil der digynen Typen primitiver Angiospermen betrifft, durch das Zusammenreffen folgender Tatsachen sehr begünstigt: Die Mittellinien der Gynophylle dimerer Gynöceen fallen bei einer Anzahl relativ ursprünglicher Angiospermen

<sup>1)</sup> Unter „Zentralachse“ verstehe ich in Einkunft stets die geometrische (Zentral-)Achse eines Gynöceums, beziehungsweise einer Blüte.

in die Transversale, die Gynophyllränder befinden sich daher in der Medianebene der Blüte; die Gynöceen sind hierbei zwischen Deckblatt und Infloreszenz-Achse mehr oder weniger flachgedrückt, wie zum Beispiel bei *Garrya*, *Populus* und *Salix* oder bei Betulaceen<sup>1)</sup>. Da aber das Ovula-produzierende Meristem zu Beginn der Ontogenese der Blüte in der Zentralachse des Gynöceums angenommen werden muß, muß es in diesen Fällen stets viel näher den Gynophyllrändern als den in der Transversale der Blüte befindlichen Mittellinien der Gynophylle gelegen sein; dies sicherte aber die Erhaltung des Merkmals: Insertion der Gynokladien nahe von Gynophyllrändern. Im weiteren Verlauf der Stammesgeschichte wurde nun dieses Merkmal auch noch bei Deszendenten eben besprochener digyner primitiver Angiospermen trotz eventueller Drehung des dimeren Gynöceums um einen rechten Winkel oder Vermehrung der Zahl der Gynophylle erblich festgehalten.

Es darf aber nicht unerwähnt bleiben, daß die Gynophylle wahrscheinlich aller digyner Centrospermen, sowie wohl auch von zahlreichen anderen relativ ursprünglichen Angiospermen mit dimeren Gynöceen mit den Vorblättern alternieren und sich somit in der Medianebene der Blüte befinden<sup>2)</sup>. Doch auch in diesen Fällen werden die Samenanlagen aller nicht-uniovulaten Gynöceen an oder nahe den Rändern der Gynophylle angelegt. Bei diesen Typen wurde die Erhaltung der Insertion dieser Ovula dadurch begünstigt, daß die Blüten zwischen den Flächen der Vorblätter entwickelt werden, infolgedessen ist das in der Zentralachse oder doch in der Nähe derselben befindliche Gynokladienproduzierende Meristem stets verhältnismäßig nahe den Rändern der Gynophylle, von den Mittellinien der Gynophylle aber relativ ferne gelegen. Trotz Vermehrung der Zahl der Gynophylle oder sekundärer Drehung des Gynöceums um einen rechten Winkel erhielt sich diese Insertion der Ovula nun auch bei Abkömmlingen dieser eben besprochenen Typen.

Befinden sich Ovula an oder nahe den Rändern von Gynophyllen, so heiße deren Insertion in Hinkunft **horotop**; werden Ovula aber an Mittellinien von Gynophyllen entwickelt, dann sei ihre Insertion **mesotop** genannt.

Irgend ein Fall von primär-mesotoper Insertion, welche also unmittelbar aus der basilären entstanden wäre, ist mir aber bisher überhaupt nicht bekannt geworden. Zwar erscheinen die Ovula von *Ulmus* in späteren Stadien der Ontogenese mesotop inseriert. Doch kommt diese mesotope Insertion des horotop angelegten Ovulums nur durch ungleichmäßiges Wachstum der einzelnen Längsteile der Fruchtknotenwand zustande; die Breite jenes Gynophylls, unter dessen Spitze sich das (einzige) Ovulum zur Zeit der Anthese befindet, bleibt

<sup>1)</sup> Bei Betulaceen gilt dies sogar von Gynöceen von Seitenblüten der Teilinfloreszenzen, wobei diese Seitenblüten bekanntlich in Achseln von Vorblättern der Mittelblüte stehen.

<sup>2)</sup> Es nehmen ja auch die Gynophylle von *Ephedra campylopoda* die gleiche Stellung in bezug auf die Glieder des Blattpaares unterhalb der Gynophylle ein.

nämlich in derjenigen Längshälfte im Wachstum zurück, welche in frühen Entwicklungsstadien an der Grenzlinie gegen das andere Gynophyll das Ovulum trägt — während sich eben das andere Gynophyll in derjenigen Längshälfte, welche an die im Wachstum zurückbleibende Hälfte des ersterwähnten Gynophylls angrenzt, besonders stark verbreitert.

Bei *Garrya ovata* wird nur ein Ovulum auf jeder der beiden Grenzlinien der beiden gemeinsam emporgewachsenen Gynophylle des Gynöceums ausgebildet, nicht aber beide Ovula auf einer und derselben Gynophyll-Grenzlinie. Die relativ gleichmäßige Verteilung der Samenanlagen im Gynöceum von *Garrya ovata* oder etwa in dem oben erwähnten von *Deeringia haccata*, sowie überhaupt in den Gynöceen der meisten Typen mit mehr als einem Gynokladium, ist unter der Annahme, daß die Entwicklung des Gynokladien-produzierenden Meristems von den Geweben in der Zentralachse der Blüte ihren Ausgang nimmt oder doch dereinst ihren Ausgang genommen hat, ohneweiters verständlich. Da die Baustoffe für die Bildung von Gynokladien — entsprechend der in allen Radialebenen mehr minder gleichmäßigen Ausbildung der Gewebe des proximalsten Teiles des Anthokormus — aus physikalischen Ursachen zweifellos stets relativ gleichmäßig im zentralen Meristem des Gynöceums verteilt werden, hat dies auch eine mehr oder weniger gleichmäßig über das ganze Gynöceum verteilte Fertilität zur Folge; bei jenen abgeleiteteren Angiospermen aber, bei welchen das Ovula-produzierende Meristem (sekundär) schon außerhalb der Zentralachse angelegt wird, wäre anzunehmen, daß die ehemals erworbene, gleichmäßig über das Gynöceum verteilte Fertilität trotz veränderter Lage dieses Meristems durch Vererbung erhalten geblieben ist.

Wiewohl bereits bei verhältnismäßig primitiven Typen „unterständige“ Gynöceen auftreten, ist doch selbstverständlich bezüglich der Bewertung dieser Entwicklungsstufe kein Zweifel möglich: Mit der Außenwand des unterhalb der Empfängnisorgane befindlichen Teiles des Gynöceums sind die diesen Teil des Gynöceums umgebenden anderen Blütenteile gemeinsam emporgewachsen. Unter sonst gleichen Umständen sind also unterständige Gynöceen stets als abgeleiteter aufzufassen als oberständige.

Auch schon bei verhältnismäßig ursprünglichen Angiospermen sind sekundäre Vermehrungen der Zahl der Gynophylle auf eine größere als zwei oder drei nicht allzu selten, ja bei *Castanea sativa* sogar der Normalfall. Es muß jedoch meinem Dafürhalten nach angenommen werden, daß die neu-hinzugetretenen Gynophylle ebenso wie das als steril zu bezeichnende eines dimeren (sei es uni-, sei es pluriovulaten) Gynöceums aller eigenen Achselprodukte entbehren. Ich halte es nämlich vor allem für recht unwahrscheinlich, daß die einem der neu-hinzugetretenen Gynophylle zunächst gelegenen Gynokladien eines pentameren Gynöceums von *Castanea sativa* anders zu beurteilen seien als die Gynokladien eines nur di- oder trimeren derselben Spezies, und halte es für ebenso unwahrscheinlich, daß bezüglich der Gynokladien eines di- oder trimeren Gynöceums von *Castanea sativa* in eben erwähnter Hinsicht eine andere

Auffassung berechtigt sei als bezüglich der Gynokladien des trimeren Gynöceums von *Deeringia baccata*. Auch ist kaum anzunehmen, daß eigene Achselprodukte besitzende Gynophylle — etwa wie die der weiblichen Pinaceen-Anthokormen — am Angiospermen-Anthokormus neu entstehen konnten, wo doch schon bei *Gnetum* oder *Welwitschia*, ja sogar bei vielen Podocarpoideen und meist auch bei *Taxus*, mit Ausnahme eines einzigen alle Gynophylle die Fähigkeit, ein eigenes Achselprodukt zu entwickeln, verloren haben. Demgemäß sind alle Ovula eines pentameren Gynöceums von *Castanea sativa* als Gynokladien jenes einen Gynophylls anzusehen, welches bei *Myrica* fertil geblieben ist, wiewohl bei *Castanea* alle Ovula auf Gynophylle hinaufgeschoben sind, und mithin die Unfähigkeit von vieren dieser Gynophylle, eigene Achselprodukte hervorbringen zu können, durch sekundäre Zuweisung nicht-eigener Gynokladien verhüllt wird.

Die neuentstandenen Gynophylle einer aus mehr als drei Blattorganen entstandenen Gynöceumwand unterscheiden sich also nach dieser Auffassung von steril gewordenen Gynophyllen weiblicher Koniferen-Anthokormen, wie es etwa die den fertilen Gynophyllen zunächst (und zwar proximaler als diese) gelegenen Blattorgane an der Hauptachse des weiblichen Anthokormus von *Taxus* sind, sowie vom steril gewordenen Gynophyll eines dimeren Gynöceums einer primitiven Angiosperme, wie *Myrica* oder *Garrya*, nur insofern, als sie niemals eigene Achselprodukte gehabt haben (denn sie sind ja eben erst in einem Zeitalter aufgetreten, in welchem nur mehr ein einziges zur Bildung von Gynokladien befähigtes Gynophyll Entstehungsmöglichkeit hatte, die Entstehung von weiteren, zur Bildung von Gynokladien befähigten Gynophyllen jedoch schon unrettbar verloren gegangen war).

Es besitzt also auch ein Gynöceum mit einer größeren Zahl von Gynophyllen nie mehr als ein fertiles. Zu diesem einzigen fertilen Gynophyll gehören alle Gynokladien, das ist alle Ovula, des Gynöceums; alle anderen Gynophylle desselben Gynöceums entbehren aber eigener Achselprodukte. Dies gilt, wie schon an dieser Stelle hervorgehoben werden muß, auch für alle jene Angiospermen, deren Gynöceen eine Septierung erfahren haben, und so eben auch für *Castanea*; bekanntlich läßt sich aber das einzige fertil gebliebene Gynophyll des Gynöceums bei (fast) keiner Angiosperme mehr topographisch feststellen.

Bei der Mehrzahl aller abgeleiteteren Bedecktsamigen sind die Ovula durch Gebilde emporgehoben, beziehungsweise in das Innere des Gynöceumraumes hineingeschoben, welche in ihrer Gesamtheit als das **Gynobathrium** des Gynöceums fürderhin bezeichnet werden mögen.

Meist wird das Gynobathrium durch (den Gynöceumraum der Länge nach teilende) „Scheidewand“-Bildungen, welche mit der Gynöceumwand, das ist also mit den Gynophyllen, in Verbindung stehen und in der Zentralachse meist zu einer mehr oder weniger voluminösen „Mittelsäule“ vereinigt sind, dargestellt; nur selten wird es durch eine „Mittelsäule“ allein gebildet,

welche ein fast oder ganz ungefächerter Gynöceumraum von den Gynophyllen trennt. Bei einigen ursprünglichen unter den Typen mit Gynobathrium entwickelt es sich räumlich getrennt von den Ovulis; bei anderen relativ primitiven Angiospermen entsteht es erst in späteren Stadien der Ontogenese interkalar zwischen den bereits angelegten Samenanlagen und deren Unterlage; dies alles soll ja noch ausführlich erörtert werden.

Jedenfalls möchte ich schon an dieser Stelle bemerken, daß ich alle Gynobathrium-Bildungen als sekundär entstandene Gewebe, als Neubildungen, auffasse.

Das Gynobathrium entsteht, wie schon angedeutet, in manchen Fällen ganz unabhängig von den Gynokladien; es ist von der Fruchtschuppe weder topographisch, noch was seine Herkunft anlangt, wesentlich verschieden; doch ist es phyletisch getrennt von der Fruchtschuppe entstanden. Auch das Gynobathrium verdankt seine Entstehung Geweben an der Spitze der Hauptachse des Anthokormus. Diese Gewebe können ebenso, wie dies auch bei der Fruchtschuppe der Koniferen der Fall ist, sehr weit hinauf mit Gynophyllen emporwachsen; bei den Angiospermen können sich aber derartige Gewebe auch als gerade Fortsetzung der Anthokormus-Hauptachse entwickeln (mit oder seltener ohne Verbindung mit den Gynophyllen); eine derartige Neubildung ist eben bei Angiospermen auch in Gestalt einer geraden Fortsetzung der Anthokormus-Hauptachse möglich geworden, da sich ja diese Anthokormus-Hauptachse nicht mehr als ein mit distaleren Blattoorganen besetzter Sproß fortsetzt. Nicht homolog mit dem Gynobathrium sind hingegen Epimatium und Exogon. Während sich also Fruchtschuppe und Gynobathrium aus Geweben an der Hauptachse des Anthokormus entwickelt haben, müssen Epimatium und Exogon als sekundäre Bildungen der (allerdings fast stets schon auf ein Minimum reduzierten) Achse des Gynokladiums aufgefaßt werden.

Fast immer ist nach Ausbildung eines Gynobathriums die Zahl der Samenanlagen vermehrt. Auch sind in Gynöceen, welche mehr als eine Samenanlage entwickeln, deutliche Gynobathrium-Bildungen — wenigstens in späteren Stadien der Ontogenese — in den meisten Fällen zu konstatieren. Man darf vielleicht an eine ernährungsphysiologische Bedeutung der dem Gynobathrium angehörigen Gewebe in bezug auf die Entwicklung der Gynokladien denken; hiefür würde insbesondere auch der Nährstoffreichtum, welcher bekanntlich in sehr vielen Gynobathrien angetroffen werden kann, sprechen. Doch war nicht der Vorteil des Vorhandenseins eines Gynobathriums für die Ovula die Ursache für dessen Entstehung, sondern er begünstigte nur die Erhaltung und Vermehrung der Arten mit Gynobathrium.

Wie schon erwähnt, stellen den häufigsten Typus des Gynobathriums die als Scheidewände oder „Septen“ bekannten Gebilde dar, welche von der Gynöceumwand her, beziehungsweise von der Basis des Gynöceumraumes aus letzteren mehr oder weniger vollständig teilen.

Ovula-tragende Scheidewände sind wenigstens in frühen Stadien der

Ontogenese wohl stets als horotop zu bezeichnen, das heißt, sie vereinigen sich mit der Gynöceumwand an Grenzlinien von Gynophyllen; es ist eben aus den oben erwähnten Gründen nicht leicht möglich, daß Gynokladien an Mittellinien von Gynophyllen angelegt werden; und so sind demgemäß auch die zwischen Gynokladien und Gynophyllen sekundär eingeschobenen Gynobathrium-Bildungen fast nie an Mittellinien von Gynophyllen zu finden.

Wohl enthalten die Gynöceen einiger *Mesembryanthemum*-Arten, wie zum Beispiel *M. emarginatum*<sup>1)</sup>, im Endstadium der Ontogenese mesotop inserierte Septen; doch kommt die mesotope Insertion der Ovula dadurch zustande, daß die auch bei *M. emarginatum* horotop angelegten Gynokladienproduzierenden Gewebe durch ungleich starkes Wachstum der unterhalb ebendieser Gewebe befindlichen Zone während der Ontogenese in die proximalen Verlängerungslinien der Mittellinien der Griffel geschoben werden; die Verschiebung der Ovula aus der horotopen Lage in die mesotop erscheinende findet hierbei bekanntlich über die basale Zone des Gynöceums statt; es geschieht dies in der Weise, daß die unter den proximalen Samenanlagen befindliche Zone viel stärker wächst als die unter den distalen, wodurch die proximalsten in der Reihe der Ovula infolge dieses interkalaren Gewebewachstums emporgehoben und schließlich distaler erscheinen müssen als die zuerst distalsten Samenanlagen; und nun werden die Ovula im letzten Stadium der Ontogenese von mesotopen Septen, welche zwischen den Insertionsstellen der Ovula und der Gynöceumwand interkalar entstehen, in das Innere des Gynöceumraumes hineingeschoben.

Auch das Gynöceum von *Garrya ovata* entwickelt schon ein Gynobathrium. Im proximalsten Teile des Fruchtknotens findet sich nämlich eine zwar den Ovarraum vollständig teilende, aber nur sehr niedrige Scheidewand; die Ovula sind weit oberhalb des oberen Randes dieses Septums inseriert und sitzen mit kurzen Funiculis, im übrigen aber unmittelbar an den Rändern der Gynophylle.

Voluminöser als bei *Garrya ovata* sind die Gynobathrien der Gynöceen der Juglandaceen. Doch entspricht auch das Gynobathrium eines Juglandaceen-Fruchtknotens nicht in jeder Beziehung dem (der überwiegenden Mehrzahl der Angiospermen mit gefächertem Fruchtknoten zukommenden) Normaltypus des Gynobathriums.

Bei *Juglans Sieboldiana* ist (zur Zeit der Anthese) die in der Mediane der Blüte befindliche, horotope Scheidewand allein vorhanden. Sie reicht zwar nicht in den oberen Teil des Gynöceums hinauf, teilt aber als vollständiges Septum diametral den ganzen Ovarraum in seinem proximalen Teile. Sie trägt an ihrem oberen Rand das einzige, noch orthotrope, in der Zentralachse befindliche Ovulum; unterhalb der Samenanlage ziehen sich wulstartige, ebenso wie die Scheidewand als Gynobathrium zu bezeichnende Bildungen längs dieser

<sup>1)</sup> Andere Arten von *Mesembryanthemum*, wie z. B. *M. crystallinum*, weisen hingegen bekanntlich stets ausschließlich typisch horotop inserierte Septen auf.

Scheidewand in den proximalen Teil des Gynöceums hinab, und zwar mit dieser verschmolzen. Jede dieser wulstartigen Bildungen ist in ein weit in den oberen Teil des Ovarraumes hineinragendes, säulenartiges Gebilde, welches meines Erachtens ebenfalls Gynobathrium ist, fortgesetzt; die Verbindungslinien dieser beiden säulen-, beziehungsweise wulstartigen Bildungen liegen in der Transversale der Blüte. Durch ihre Stellung vor den Mittellinien von Gynophyllen — zwischen Ovulum und der ja meines Erachtens aus den Gynophyllen bestehenden Fruchtknotenwand — erinnern diese säulenartigen Gynobathrium-Bildungen selbstverständlich ganz auffallend an die als Fruchtschuppen bezeichneten Neubildungen der Koniferen; ja, man könnte sogar sagen: speziell an jene von *Cephalotaxus*.

Bei *Carya cordiformis*<sup>1)</sup> ist auch eine in der Transversale der Blüte befindliche, mesotope — das ist also an der Mittellinie eines Gynophylls mit diesem verschmelzende — Scheidewand deutlich entwickelt, welche schon während der Anthese, wenn auch nur im proximalsten (vermutlich interkalar entstehenden) Teile des Gynöceums, den Ovarraum als vollständiges Septum diametral teilt; im mittleren Teile des Fruchtknotens setzt sich dieses in wulstartige Bildungen zu beiden Seiten der horotopen Scheidewand fort, wie solche bei *Juglans Sieboldiana* im proximalsten Teile des Gynöceums ebenfalls in der Transversale der Blüte zu finden sind; säulenartige Bildungen zu beiden Seiten des Ovulums fehlen jedoch bei der von mir untersuchten *Carya*-Art. Viel höher als dieses transversale Septum reicht schon während der Anthese eine diametral den ganzen Ovarraum teilende, in der Mediane der Blüte befindliche und mithin also horotope Scheidewand, welche dem bei *Juglans Sieboldiana* (zur Zeit der Anthese) allein vorhandenen horotopen Septum homolog ist. Im oberen Teil des Gynöceums sind allerdings auch bei *Carya cordiformis* (während der Anthese) noch keine Septen zu konstatieren. — Ein Vergleich von Transversalschnitten durch weibliche Blüten dieser *Carya* mit ebenso geführten Schnitten durch weibliche Blüten von *Alnus Alnobetula* zeigt aber, daß gewiß eine Berechtigung zur Homologisierung der [von manchen<sup>2)</sup> als „äußeres Integument“ gedeuteten] Gynobathrium-Bildungen der Juglandaceen mit den (meist „Placenta“ genannten) von mir ebenfalls als Gynobathrium<sup>3)</sup> bezeichneten Gebilden der Betulaceen besteht.

Schon das Gynöceum von *Casuarina*<sup>4)</sup> ist [in späteren<sup>5)</sup> Stadien der Entwicklung] deutlich septiert<sup>5)</sup>; es enthält meist zwei (noch orthotrope) Samenanlagen; doch sind für gewöhnlich nur in dem einen der beiden Fächer, und zwar in dem vorderen, Ovula zu finden; das hintere ist hingegen in der Regel steril.

<sup>1)</sup> Wie erwähnt, untersuchte ich var. *latifolia*.

<sup>2)</sup> G. Karsten in Flora, XC. Bd. (1902), S. 318; St. Herzfeld in Denkschr. d. Math.-Nat. Kl. d. Ak. d. Wiss., Wien, XC. Bd. (1913), S. 304.

<sup>3)</sup> Siehe S. 50f.

<sup>4)</sup> M. Treub, l. c., sowie T. C. Frye in Bot. Gaz., Vol. 36 (1903).

<sup>5)</sup> Vgl. diesbezüglich die Beschreibung der Ontogenese des Gynöceums von *Betula* auf S. 50f.

Da es sich aber auch bei *Casuarina* um eine Scheidewand, welche sich an Grenzlinien der Gynophylle mit diesen vereinigt, handelt, ist auf Grund der diesbezüglichen Literaturangaben anzunehmen, daß beide Samenanlagen auf jener Seite des Septums, welche dem hinteren der beiden Gynophylle zugewendet ist, inseriert, ihre Ansatzstellen also von dem vorderen Gynophyll durch das Septum getrennt sind.

Höchstwahrscheinlich liegt eben bei *Casuarina* der Fall vor, daß dem einen auch bei *Casuarina* (ebenso wie etwa bei *Myrica*) schon steril gewordenen Gynophyll trotz<sup>1)</sup> sekundärer Vermehrung der Gynokladien des fertilen Gynophylls auf zwei noch<sup>2)</sup> kein Ovulum sekundär zugewiesen ist. Das Gynophyll auf der Seite des fertilen Faches ist aber jenes, welches, wenn noch vorhanden<sup>2)</sup>, bei allen Angiospermen als einziges im Gynöceum eigene Achselprodukte besitzt, jedoch bei allen übrigen Angiospermen, insoweit einschlägige Untersuchungen vorliegen, nicht mehr als solches zu erkennen ist. Entweder dadurch, daß das noch in der Einzahl vorhandene Ovulum schon pseudoterminal und nicht mehr lateral entwickelt wird, oder aber dadurch, daß die schon in größerer Zahl aus dem pseudoterminalen Meristem hervorgehenden Samenanlagen, welche nur dem einen, wirklich fertilen Gynophyll als Achselprodukte angehören, mehr oder weniger gleichmäßig auf alle Gynophylle verteilt sind, ist ja vielleicht bei allen übrigen Angiospermen bereits jede Möglichkeit genommen, dieses noch eigene Achselprodukte besitzende Gynophyll aufzufinden. Bei *Casuarina* ist jedoch die gleichmäßige Verteilung der Gynokladien im Gynöceum noch nicht erfolgt; alle beiden Gynokladien werden infolgedessen verhältnismäßig nahe ihrem eigenen Gynophyll entwickelt und das Gynophyll des fertilen Loculus ist daher als dasjenige, welches allein wirklich fertil ist, anzusprechen.

Dies dürfte wohl darauf zurückzuführen sein, daß sich das alle beide Gynokladien erzeugende Achselmeristem des einzigen fertilen Gynophylls noch nicht so wie bei anderen Angiospermen gleichmäßig im Ovarraum ausgebreitet hat, daß die aus diesem Meristem entstehenden Ovula gleichmäßig im Fruchtknoten verteilt würden. Diese Ovula haben sich also noch eine Insertion bewahrt, welche sie als Seitenachsen (aus der Achsel des einzigen fertilen Gynophylls) deutlich kennzeichnet, was wenigstens bisher bei keiner anderen Angiosperme als bei *Casuarina* konstatiert worden ist; bekanntlich ist ja auch die Zugehörigkeit des (einigen) Gynokladiums von *Ephedra trifurea* und jenes von *Gnetum* wenigstens in späteren Stadien der Ontogenese nicht mehr zu erkennen.

<sup>1)</sup> *Casuarina* ist also einerseits ursprünglicher, andererseits abgeleiteter als etwa *Myrica* und stellt mithin ein Endglied eines schon sehr früh abgezweigten Seitenastes des Stammes des Angiospermen dar.

<sup>2)</sup> Ich will damit sagen, daß nach stärkerer Vermehrung der Gynophylle, wie sie ja schon bei *Castanea* eintreten kann und insbesondere bei abgeleiteteren Angiospermen (wovon noch die Rede sein soll) bedeutungsvoller wird, gegebenenfalls die zuerst allein vorhanden gewesenen Gynophylle abortiert sein könnten; denn die Ovula entwickeln sich selbstverständlich bei allen nicht-primitiven Typen schon längst ganz unabhängig von der Achsel des einzigen Gynophylls, welches bei Angiospermen fertil sein kann.

Allerdings befindet sich das Achselmeristem des fertilen Gynophylls zweifellos auch bei *Casuarina* in der Nähe der Zentralachse, da ja die Ovula auf die der Zentralachse relativ nahe gelegenen Ränder des fertilen Gynophylls, nicht aber auf dessen von der Zentralachse entfernter gelegene Mittellinie hinaufgeschoben sind. Andererseits glaube ich trotzdem ohne weiteres behaupten zu können, daß die Ovula ganz gewiß auf beide Fächer gleichmäßig verteilt wären, wenn das Gynokladien-erzeugende Meristem des einzigen fertilen Gynophylls bereits wie bei anderen Angiospermen gleichmäßig im Gynöceum entwickelt wäre.

Gelegentliche Fertilität des für gewöhnlich sterilen hinteren Faches, welche auf [wie oben<sup>1)</sup>] besprochen, physikalisch begreifliche] ausnahmsweise schon allseits-gleichmäßige Ausbreitung des Gynokladien-produzierenden Achselmeristems des einzigen fertilen Gynophylls zurückzuführen wäre, spräche auch im Falle einer (durch Vergrößerung des zur Verfügung stehenden Raumes bedingten) Vermehrung der Zahl der Samenanlagen auf drei oder vier nicht gegen diese meine Auffassung: Die Gynokladien (Ovula) von *Casuarina* zeigen noch verhältnismäßig deutlich ihren Charakter als Seitensprosse des Anthorkormus und erweisen sich in dieser Beziehung ursprünglicher als die Gynokladien aller übrigen — in dieser Beziehung untersuchten — Angiospermen.

Im Einklang mit dieser Bewertung der entwicklungsgeschichtlichen Stellung der Gattung *Casuarina* steht unter anderem auch die primitive Beschaffenheit ihres Empfängnisorganes, ihres Stylus<sup>2)</sup>. Dieser setzt als sehr langes, schmallineales Gebilde den proximalen (die Ovula umhüllenden) Teil des Gynophylls in distaler Richtung geradlinig fort und ist in histologischer Hinsicht von geradezu Thallom-artiger Einfachheit (Taf. I, Fig. 3): Wiewohl im Querschnitt vielzellig, entbehrt er doch nicht nur jeglicher Andeutung eines Leitbündels, sondern auch sonst jeder (einer „Arbeitsteilung“ entsprechenden) histologischen Differenzierung; auch fehlen ihm, wie schon erwähnt, die bekanntlich für die Empfängnisorgane der meisten Angiospermen charakteristischen Vorwölbungen der Epidermis.

Primitiv sind auch die Styli der Betulaceen. Doch sind sie meist schon deutlich von den proximalen Teilen der Gynophylle abgeknickt und bilden mit deren morphologischer Unterseite einen Winkel, welcher wenigstens bei manchen Arten (wenn auch erst nach der Anthese) etwa anderthalb rechten Winkeln entspricht; bekanntlich bilden ja auch die Styli vieler (wenn auch nicht aller) relativ abgeleiteter Angiospermen einen oft sogar weniger als 90° betragenden Winkel mit der morphologischen Unterseite des unterhalb des proximalen Endes des Stylus befindlichen Teiles des Gynophylls. Leitbündel sind bei Betulaceen nur in den untersten Teilen der Griffel zu konstatieren; papillenartige, entsprechend ihrer Ausscheidungsfunktion dünnwandige

<sup>1)</sup> Siehe S. 43.

<sup>2)</sup> Ich untersuchte in dieser Hinsicht *C. stricta*.

Empfängniszellen, das ist also „typische Narbenpapillen“, finden sich hingegen schon bei *Ostrya carpinifolia* und *Carpinus Betulus*.

Bei einigen Betulaceen, wie beispielsweise bei *Betula*-Arten und bei *Carpinus Betulus*, sind die Anlagen der mit den Gynophyllen gemeinsam emporwachsenden horotopen Ovula schon vor Beginn der Entwicklung irgendwelcher Septenbildungen zu sehen. In diesem Stadium der Ontogenese besteht also das Gynöceum dieser Betulaceen noch ausschließlich aus den beiden Gynophyllen und den Ovulis, das ist also den Gynokladien.

Bei dieser Familie beträgt die Zahl der Samenanlagen in der Regel zwei. Diese beiden Ovula sind aber nicht immer auf beide, einander gegenüberliegenden Grenzlinien der Gynophylle gleichmäßig verteilt; sondern es befinden sich oft beide Samenanlagen bei einer und derselben Grenzlinie. So werden in den meisten Gynöceen von *Betula* nur an der vorderen Gynophyll-Grenzlinie Gynokladien ausgebildet.

Die Zahl, und insbesondere auch die Art der Verteilung der Ovula im Fruchtknoten variiert bei Betulaceen selbst innerhalb einer und derselben Spezies. Ja sogar Gynöceen, deren Gynokladien-Zahl auf drei erhöht ist, sind nicht gerade allzuseiten zu finden. Ganz ausnahmsweise<sup>1)</sup> konnte bei *Betula „alba“* sogar der Fall beobachtet werden, daß diese drei Ovula alle an einer Grenzlinie inseriert sind. In der Regel findet man jedoch in triovulaten Betulaceen-Gynöceen, und so auch speziell in jenen von *Betula*<sup>2)</sup>, zwei Samenanlagen auf einer Gynophyll-Grenzlinie, die andere aber auf der gegenüberliegenden. Andererseits kommt es in manchen Fällen auch bei *Betula* vor, daß beide<sup>2)</sup> Gynophyll-Grenzlinien je ein Ovulum produzieren. Bei *Ostrya carpinifolia* sind meist beide Grenzlinien fertil; bei *Carpinus Betulus* dürften sich aber die Zahl der Fruchtknoten mit zwei fertilen und die der Fruchtknoten mit nur einer fertilen Grenzlinie die Wage halten. — Diese Inkonstanz in der Zahl und Verteilung der Samenanlagen ist jedenfalls als ausgesprochen primitives Merkmal anzusehen.

Daß sich hingegen alle Ovula nur in einer der beiden durch die Gynophyll-Grenzlinien voneinander abzugrenzenden Längshälften des Fruchtknotens befinden, daß sich also die rechte Hälfte verschieden von der linken verhält, ähnlich wie bei *Casuarina* der vordere Loculus fertil, der hintere aber steril ist, das ist mir von keiner Betulacee bekannt. Insofern sind also auch bei dieser Familie die (selbstverständlich nur einem Gynophyll als Achselprodukte angehörigen) Ovula stets auf beide Gynophylle gleichmäßig verteilt, wenn sich auch nicht immer die gleiche Zahl auf beiden, einander gegenüberliegenden Grenzlinien befindet. Wenn drei Samenanlagen entwickelt sind, ist eine gleichmäßige

<sup>1)</sup> S. Nawaschin in Mém. d. Acad. Imp. d. Scienc., St. Petersburg, VII. S., T. XLII, Nr. 12 (1894): Taf. VI, Fig. 67.

<sup>2)</sup> Die Ansicht Nawaschins (l. c., S. 10f.), daß der hinteren Hälfte der Fruchtknotenwand von *Betula „alba“* die Fähigkeit, Samenanlagen zu entwickeln, abzusprechen sei, kann ich daher nicht für berechtigt halten.

Verteilung im Gynöceum überhaupt niemals möglich, die horotope Insertion der Ovula ist eben bereits erblich konstant geworden, weshalb außerhalb der Gynophyll-Grenzlinien niemals Ovula inseriert sind. Andererseits sind jene biovulaten Fruchtknoten von Betulaceen, bei welchen sich beide Samenanlagen auf einer und derselben Gynophyll-Grenzlinie befinden, insofern als primitiv aufzufassen, als in diesen Fällen noch nicht die sonst übliche gleichmäßige Verteilung der Ovula im Fruchtknotenraum erfolgt ist.

Bei einigen Betulaceen, wie zum Beispiel bei Arten der Gattung *Betula* und bei *Carpinus Betulus*, ist nun folgender Verlauf der späteren Stadien der Ontogenese des Fruchtknotens charakteristisch: An jeder der beiden gegenüberliegenden Gynophyll-Grenzlinien entsteht eine im Querschnitt nur unvollständig erscheinende und mithin den Ovarraum nicht diametral teilende Scheidewand, welche zu Beginn ihrer Entwicklung bloß als wenig in den Ovarraum hineinragende Längsleiste ausgebildet ist. Die, wie erwähnt, mindestens an einer der beiden Gynophyll-Grenzlinien befindlichen Gynokladien werden hierbei von diesen Septen allmählich in der Richtung gegen die Zentralachse des Gynöceums weitersgeschoben; an der Basis der Anlagen der Gynokladien entwickeln sich also diese gewiß ebenfalls als Gynobathrium-Bildungen zu bezeichnenden Längsleisten interkalar zwischen den Gynokladien und der Gynöceumwand. Ebenfalls interkalar verlängert sich gleichzeitig der proximaler als die Ovula befindliche Teil des Gynöceums unter Entwicklung von Gynobathrium-Bildungen, welche in der Zentralachse als eine einheitliche, im Querschnitt vollständig erscheinende Scheidewand die proximale, sekundär eingeschobene Fortsetzung der eben erwähnten Ovulatragenden Längsleisten darstellen. Der proximale Teil des Gynöceums ist also durch eine das ganze Lumen des Ovarraumes diametral teilende (horotope) Septenbildung charakterisiert; diese hebt bei ihrer Entwicklung die beiden, zur Produktion von Gynokladien befähigten, in der Zentralachse von einander durch einen Spalt getrennten und nur unvollständig den Gynöceumraum septierenden Längsleisten samt den an letzteren befindlichen Samenanlagen empor.

Alle von mir als Gynobathrium-Bildungen bezeichneten (das ist also alle als Septen [Scheidewände], beziehungsweise als „Placenten“ oder als „Samenträger“ beschriebenen) Gewebe von *Betula* und *Carpinus Betulus* entwickeln sich mithin — entsprechend ihrem Charakter als neuentstandene Gebilde — erst in einem späten Zeitpunkt der Ontogenese des Fruchtknotens. Ähnlich verhält es sich mit der Entwicklung des Septums von *Casuarina*<sup>1)</sup>.

Der Einfachheit wegen sei in Hinkunft auch eine Insertion von Ovulis an horotopen Septen bei allen Angiospermen horotop genannt, und zwar auch dann, wenn die Entfernung der Samenanlagen von den Grenzlinien der Gynophylle, beziehungsweise von den Rändern derselben, schon verhältnismäßig groß geworden ist.

<sup>1)</sup> M. Treub, l. c.

Bei *Alnus incana* entstehen die Ovula erst in einem sehr späten Zeitpunkt der Ontogenese des Gynöceums, nämlich etwa vier Monate nach der Bestäubung. Ich glaube dieses Merkmal nicht als ein primitives ansehen zu müssen, sondern eher auf relativ neuzeitliche klimatische Einflüsse zurückführen zu dürfen; vielleicht war eine Klima-Verschlechterung die Ursache der Unmöglichkeit einer der Jahreszeit nach frühen Anlage der Gynokladien gewesen. Doch hat diese Verschiebung des Beginnes der Entwicklung der Ovula zur Folge, daß es vorkommt, daß sie erst zu einer Zeit (ebenso wie bei *Betula* verhältnismäßig nahe der Basis des Ovarraumes) angelegt werden, zu welcher bereits die Bildung des Gynobathriums in Gestalt eines vollständig den Ovarraum durchquerenden Septums begonnen hat; daher entspringen die Ovula von *Alnus incana* in vielen Fällen, wenn auch nicht immer, an einer vollständig den Fruchtknoten teilenden Scheidewand, und zwar infolge der natürlich auch in diesem Falle zentralen Lage des Ovula-produzierenden Meristems in der Zentralachse der Blüte; dies war ja bei einer Insertion an unvollständigen Scheidewänden wie bei *Betula*, bei welcher Art die Gynokladien bekanntlich schon zur Zeit der Ausbildung des unvollständig septierten Teiles des Gynöceums angelegt werden, räumlich nicht leicht möglich. Die Gynokladien von *Alnus incana* unterscheiden sich also in diesem, gewiß nicht unwesentlichen Merkmal von jenen von *Betula*. — Selbstverständlich ist auch diese Inkonstanz der Insertion der Ovula innerhalb der Betulaceen (ebenso wie auch die oben angedeutete innerhalb *Betula* selbst) als ein Beweis für die primitive phyletische Stellung dieser Familie anzusehen.

Die Ovula eines und desselben Betulaceen-Fruchtknotens sind oft zum Teil orthotrop, zum Teil mehr oder weniger typisch anatrop; es ist natürlich schon aus Platzmangel nicht immer möglich, daß alle beiden, beziehungsweise drei Samenanlagen eines und desselben Gynöceums einer Betulacee hinsichtlich ihrer Mikropyle gleichsinnig orientiert sind. Es ist dies aber kein primitives Merkmal; auch abgeleitete Familien haben keineswegs immer gleichsinnig orientierte Mikropylen — eine Eigenschaft, die allerdings für die Funktion der meist in gleicher Richtung herabwachsenden Pollenschläuche gewiß nicht sehr förderlich sein kann.

In organophyletischer Beziehung nicht unwichtig erscheint mir hingegen folgendes Merkmal der Betulaceen: Wiewohl im Gynöceum zwei, ja sogar zuweilen drei Samenanlagen entwickelt werden, ist es doch nicht möglich, daß zwei, geschweige denn drei zu Samen werden. Es scheint, daß nach Befruchtung eines Ovulums sofort Veränderungen eintreten, welche eine Befruchtung einer weiteren Samenanlage verhindern; auch vergrößert sich das Gynöceum nach der Anthese nicht so sehr, daß zwei reife Samen darin Platz hätten. Alle diese ungünstigen Eigenschaften fehlen in der Regel den abgeleiteteren Angiospermen mit pluriovulatem Gynöceum; es müßte ja sonst aus einem pluriovulaten Fruchtknoten stets eine bloß einsamige Frucht werden. In dieser Beziehung verhalten sich die Betulaceen ebenso ursprünglich wie die noch uniovulaten Myricaceen und Juglandaceen, indem auch aus Betulaceen-Fruchtknoten stets

nur einsamige Früchte werden. Zufällig günstige äußere Umstände waren es vielleicht, welche bei abgeleiteteren Angiospermen, wie zum Beispiel schon bei Euphorbiaceen, eine Vergrößerung des Fruchtknotens nach der Anthese ermöglicht hatten; auch war gegebenenfalls eine Zunahme der Wachstumsfähigkeit der Pollenschläuche zur Überwindung der Hindernisse, welche sich der Befruchtung eines zweiten Eikerns in den Weg stellten, notwendig. — Soviel mir bekannt, können auch die Früchte von *Casuarina* und in der Regel wohl auch jene der Fagaceen noch nicht mehr als einen Samen entwickeln.

Einschaltend sei bemerkt, daß ich die „zusammengesetzten Kätzchen“ der Betulaceen von „einfachen“, wie sie für die Salicaceen charakteristisch sind, in der Weise ableiten möchte, daß ich annehme, daß unterhalb der Blüten eines „einfachen Kätzchens“ sekundär Blättchen und in deren Achseln Blüten entstanden wären; ich konnte eine derartige Vermehrung der Blüten als gelegentlichen Ausnahmefall bei *Populus balsamifera* beobachten. Es war dies einer jener meines Erachtens mindestens nicht seltenen „abnormen“ Ausnahmefälle, welche nur als Neuentstehungen, nicht aber als „Atavismen“<sup>1)</sup> aufgefaßt werden müssen.

Windblütler zeichnen sich bekanntlich meist dadurch aus, daß die Oberfläche der zur Empfängnis befähigten Zone der Styli verhältnismäßig groß ist; demgemäß erscheinen sie an die Windbestäubung „angepaßt“. Man möge sich aber nicht allzusehr über diese „Zweckmäßigkeit“ wundern. Stets haben (zufällig) hinsichtlich ihrer empfängnisfähigen Fläche vergrößerte Gynophylle von Windblütlern die Möglichkeit der Befruchtung der Eizellen erleichtert und daher eine reichliche Individuen-Vermehrung verursacht; somit ist hiedurch auch eine Vorbedingung für größeren Formenreichtum der Windblütler mit großer empfängnisfähiger Fläche entstanden, während jene mit kleiner empfängnisfähiger Fläche bloß durch das numerische Übergewicht der anderen allmählich relativ seltener wurden. Daß Windblütler heutzutage in der Regel Gynöceen mit stark vergrößerter empfängnisfähiger Fläche haben, war die Folge hievon. Doch gibt es gerade unter den auch von mir als primitiv angesehenen Gruppen der Bedecktsamigen einige Anemophile mit noch recht unvorteilhaft kleiner empfängnisfähiger Fläche, wie zum Beispiel *Alnus*, *Betula*, *Corylus* oder *Fagus*; auch in dieser Beziehung sind also die Betulaceen (und Fagaceen) noch verhältnismäßig primitiv.

Diese Oberflächenvergrößerung der Empfängnisorgane der Anemophilen konnte insbesondere nach drei Prinzipien zustande gekommen sein: Entweder handelte es sich bloß um eine Verbreiterung der ungeteilten Styli, beziehungsweise der beiden Gabeläste der Styli (Juglandaceen, *Rheum*) oder es wurden nur die (einzelligen) papillenartigen Gebilde der Empfängnisorgane verlängert (*Morus*, *Urtica*, *Juncus*, *Cyperus*, *Carex*) oder die Styli sind in mehr oder weniger zahlreiche (vielzellige) Äste feder- oder pinselartig zerteilt (*Rumex*, *Acalypha*, *Sanguisorba minor*, mindestens die überwiegende Mehrzahl aller Gramineen); selbstverständlich konnten die Styli auch im Falle ihrer Verästelung mit mehr oder weniger typischen (einzelligen) papillenartigen Gebilden versehen sein.

<sup>1)</sup> Vgl. diesbezüglich auch die oftmalige Stellungnahme zu dieser Frage durch O. Abel [u. a. in „Verhandlungen“ d. Zoolog.-Botan. Ges., 64. Bd., S. (31) ff.].

Innerhalb der Gattung *Sanguisorba* zeigt sich diese Verästelung des Stylus (ohne daß typische einzellige Papillen an dessen Ästen fehlen würden) bereits bei typisch entomophilen Arten, wie *S. officinalis*, wenn auch in geringerem Maße als bei den anemophilen dieses Genus; ja sie ist sogar schon bei ausnahmslos entomophilen Gattungen der Rosaceen wie *Rosa* und *Rubus* durch Ausbildung von zahlreichen kleinen Höckern auf der morphologischen Oberseite der Styli angedeutet, so daß also hier noch alle Zwischenglieder zwischen entomophiler und (in diesem Fall gewiß sekundär) anemophiler Entwicklungsstufe festgestellt werden können. Was nun die Ursache der Entstehung der Oberflächenvergrößerung der Styli bei diesen entomophilen Rosaceen betrifft, könnten bei den Vorfahren dieser Rosaceen die organophyletischen Anfangsstadien dieses nur bei hren anemophilen Nachkommen zweckmäßig gewordenen Merkmals vielleicht durch gar nichts anderes als durch Größe oder Form des zur Verfügung stehenden Raumes hervorgerufen worden sein.

Bei der bereits oben erwähnten Amarantacee *Deeringia baccata* befinden sich die proximaleren der Samenanlagen<sup>1)</sup> an drei horotopen, in der Zentralachse zu einer einheitlichen Mittelsäule verschmolzenen Scheidewänden. Diese septieren zwar den untersten Teil des Gynöceums vollständig; doch entbehrt die Mittelsäule bereits unterhalb der Abzweigung der distaleren Ovula jeglicher direkten Gewebeverbindung mit der Gynöceumwand. Diese Mittelsäule überragt aber auch selbst nur ein sehr kurzes Stück die distalen Ränder dieser niedrigen Septen und spaltet sich in die Funiculi der distaleren Samenanlagen. Es fehlt also bei *Deeringia baccata* eine Zone der unvollständigen Septierung, während eine, wenn auch nur kurze, freie Mittelsäule ausgebildet ist. Die Styli sind in ihren proximalen Teilen zu einem dreibündeligen Systylium von dreieckig röhrenförmiger Gestalt vereinigt; die distalen Teile der drei Griffel sind hingegen nicht miteinander verwachsen. An der Entstehung des Fruchtknotens dieser Amarantacee beteiligen sich zweifellos drei Gynophylle.

Die Gynöceen von *Celosia cristata* entwickeln als Gynobathrium eine Mittelsäule, welche hinsichtlich des größten Teiles ihrer Länge mit der Fruchtknotenwand nicht durch Septen verbunden, sondern durch einen ungefächerten Hohlraum von dieser getrennt ist, also eine „freie Zentralplacenta“. Scheidewände sind nur im alleruntersten Teil des (viele Samenanlagen enthaltenden) Fruchtknotens ausgebildet, welche sich im Querschnitt als vier vollständige Septen erweisen. Zwei einander gegenüberliegende dieser Septen hören schon in einem etwas proximaleren Teil des Gynöceums als die beiden anderen auf. Erst oberhalb der Ränder der beiden längeren Scheidewände zweigen die Funiculi von der freien Mittelsäule ab. Diese ist in ihrem proximalen, fertilen Teil verbreitert; eine schmale, der Ovula entbehrende, ebenfalls dem Gynobathrium zuzurechnende Verlängerung dieser Mittelsäule überragt aber ihren breiteren Teil und reicht bis in die proximalste Zone des Lumens der von den gemeinsam emporgewachsenen Empfängnisorganen gebildeten Röhre hinein. Die Griffel sind auch bei *Celosia cristata* zu einem Systylium vereinigt, dessen Leitbündelzahl entweder zwei oder vier beträgt; auch konnte ich am distalsten Teil des

<sup>1)</sup> Die Zahl der Ovula eines Gynöceums beträgt bei *Deeringia baccata* etwa zehn.

Systyliums eine allerdings nur sehr kurze, jedoch der Zahl der Leitbündel entsprechende Spaltung desselben feststellen. Als Zahl der Gynophylle wäre also entweder zwei oder vier anzunehmen. Ich möchte nun den Fruchtknoten von *Celosia cristata* eher für dimer als für tetramer halten und würde Gynöceen, welche vierzipfelige, beziehungsweise vierbündelige Systylii besitzen, in der Weise erklären, daß ich annehme, daß es sich in diesen Fällen um Dichotomie-Erscheinungen im Gynophyll handeln dürfte; diese kann nun entweder primär (wie bei Salicaceen) oder sekundär (wie bei *Drypis*; siehe S. 58 f.) sein; vielleicht ist eine kurze primäre Dichotomie sekundär in proximalere Teile hinab verlängert worden. Falls das Gynöceum von *Celosia cristata* wirklich dimer sein sollte, sind zwei der Septen als horotop, zwei aber als mesotop zu bezeichnen. Jedenfalls ist die Zahl der Gynophylle des Gynöceums von *Celosia cristata* nicht mehr leicht mit voller Sicherheit festzustellen.

Nicht unähnlich dem Gynöceum von *Celosia* ist jenes von *Anagallis*; doch ist der Ovula-tragende Teil des Gynobathriums bereits mächtig entwickelt und reicht bis in den distalen Teil des Ovarraumes. An direkte phyletische Beziehungen der Primulaceen zu den Amarantaceen kann natürlich nicht gedacht werden; es handelt sich aber bei der Ähnlichkeit im Bau der Gynöceen dieser beiden Familien gewiß nicht um eine bloße Konvergenz-Erscheinung. Das Gynöceum von *Anagallis* verhält sich jedoch insofern abgeleiteter als jenes von *Celosia*, als die Zahl der Gynophylle, welche sich an seiner Bildung beteiligen, bereits ganz unklar geworden ist; möglicherweise sind es nur zwei, vielleicht aber doch drei, vier oder fünf oder sogar mehr Gynophylle<sup>1)</sup>.

Zumal da die noch uniovulaten und mithin also primitiveren Chenopodiaceen, sowie die noch uniovulaten Arten der Amarantaceen, mindestens keine in typischer Länge ausgebildeten, zum Teil aber gewiß überhaupt keine Septen besitzen, glaube ich annehmen zu können, daß die Gynöceen der Vorfahren von *Deeringia baccata* und *Celosia cristata* nicht wesentlich typischere Scheidewände entwickelt hatten, als dies heute bei diesen Arten geschieht. Auch die Ahnen der Primulaceen hatten wohl nie deutlich septierte Gynöceen.

Es findet sich aber jener Typus des Gynobathriums, welcher durch Ausbildung einer hinsichtlich des größten Teiles ihrer Länge freien Mittelsäule ausgezeichnet ist, mindestens unter den primitiven Angiospermen nur in verhältnismäßig wenigen Gattungen. Nach einer Erklärung verlangt mithin die Tatsache, daß das Gynobathrium in so zahlreichen Fällen nicht als freie, durch einen ungefächerten Hohlraum von den Gynophyllen getrennte Mittelsäule, sondern verbunden mit Gynophyllen in Gestalt der Septen zur Ausbildung gelangt ist, sowie die Eigentümlichkeit, daß als Septen entwickelte Gynobathrium-

<sup>1)</sup> In diesem Falle gar nichts beweisende Mißbildungen, sowie die Pentamerie der Gynöceen eines Teiles der irrtümlicherweise als verwandt mit den Primulaceen betrachteten *Bicornes* ließen es Manchen wahrscheinlich erscheinen, daß auch die Fruchtknoten der Primulaceen pentamer seien.

Bildungen in manchen Fällen wie bei *Betula* in jüngeren Stadien der Ontogenese nur unvollständig den Gynöceumraum septieren, indem sie in der Zentralachse nicht entwickelt sind. Dies ist meines Erachtens darauf zurückzuführen, daß sich Neubildungen allem Anschein nach meist nur entlang von bisher vorhandenen Geweben entwickeln können; es ist hingegen nur relativ selten möglich, daß sich neu entstandene Organe hinsichtlich des größten Teiles ihrer Länge von den bisher vorhandenen Geweben durch einen Hohlraum getrennt ausbilden; ja sie scheinen auch nicht einmal als Gebilde auftreten zu können, welche zwar ihrer ganzen Länge nach mit bisherigen Geweben in direkter Verbindung stehen, deren von bisherigen Geweben entfernteste Teile jedoch verhältnismäßig weit von diesen Geweben entfernt sind, wie dies eben bei allen in der Zentralachse befindlichen Geweben hinsichtlich der Entfernung von der Gynöceumwand der Fall ist. Es dürften also meist nur dann entsprechende Vorbedingungen für die Möglichkeit des Wachstums dieser Neubildungen des Gynobathriums vorhanden sein, wenn diese Gebilde in direkter Gewebeverbindung mit den Gynophyllen stehen, oder sogar nur dann, wenn sich neuentstandene Gewebe überhaupt nicht in größerer, wenn auch durch die Gewebe von Neubildungen selbst überbrückter, Entfernung von der Gynöceumwand befinden. Hierbei handelt es sich wohl nur darum, daß neuentstandene Gewebe nicht schon gleich bei ihrer Entstehung entsprechende Zuleitungsorgane zur Verfügung hatten und mithin also in größerer Entfernung von bisherigen stoffleitenden Geweben auch keine Möglichkeit für die Entwicklung von neuen Geweben vorhanden sein konnte. Die Verbindung der die Mittelsäule bildenden, in der Zentralachse befindlichen Teile des Gynobathriums mit der Gynöceumwand durch Septen blieb aber in den meisten Fällen auch dann noch erblich festgehalten, als die Leitbündelversorgung im zentralen Teil des Gynobathriums bereits besser ausgebildet war.

Doch auch der Umstand, daß das zentrale Ovula-produzierende Meristem selbst relativ nahe den Rändern und relativ fern den Mittellinien der Gynophylle gelegen, mithin also nicht gleich weit von allen Teilen der Gynöceumwand entfernt ist, mag die Entstehung von Verbindungen der in der Zentralachse befindlichen Gewebe mit der Gynöceumwand an den Gynophyllgrenzen, das ist also die Entstehung von horotopen Septen, begünstigt haben; die Entwicklung einer freien Zentral-, „Placenta“ dürfte hingegen vor allem bei jenen Fruchtknoten möglich gewesen sein, welche im Querschnitt mehr oder weniger kreisrund waren. Sekundäre Veränderungen der betreffenden Gynöceen änderten dann nicht diese einmal erworbenen und hierauf erblich festgehaltenen Merkmale.

Schon vor Anlage der Ovula entwickeln sich Scheidewände bei vielen, nicht ausgesprochen primitiven Angiospermen, so zum Beispiel bei Silenoideen, Rutaceen und Liliaceen. Es handelt sich hierbei um eine ähnliche Verfrühung des Zeitpunktes des Auftretens eines Organs wie die schon vor Anlage des Integuments beginnende Entwicklung des Epimatiums am Gyno-

kladium der hochstehenden Gymnosperme *Ephedra*: Wiewohl seiner Herkunft nach Neubildung, entsteht das Gynobathrium doch bei abgeleiteten Typen verhältnismäßig früh.

Sehr oft sind die Septen auch bei relativ abgeleiteten Angiospermen im oberen Teil unvollständig. Doch kommt es vor, daß diese, oberhalb des vollständig septierten Teiles des Gynöceums befindliche Zone im Anfang der Ontogenese unseptiert erscheint, indem die nur unvollständig den Ovarraum septierenden, distalen Teile der Scheidewände erst in etwas späteren Stadien der Ontogenese angelegt werden, während sich der untere Teil des Fruchtknotens — im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Betula* — schon in sehr frühen Stadien der Entwicklung im Querschnitt als vollständig septiert erweist, so bei *Dianthus*. Bei den meisten mehr oder weniger abgeleiteten Angiospermen gelangen Samenanlagen in der proximalen, vollständig septierten Zone des Gynöceums in bald größerer, bald geringerer Zahl zur Ausbildung; es kommt in diesem Fall durchaus nicht selten vor, daß die Zone der unvollständigen Septierung überhaupt nur sehr kurz und während der Anthese nicht mehr leicht zu konstatieren ist, sowie daß sie (wie zum Beispiel bei *Mercurialis*) aller Ovula entbehrt.

Die in der Zentralachse der Blüte gelegenen Teile der vollständigen Scheidewände sind bei vielen abgeleiteteren Typen zu einer mehr minder voluminösen Mittelsäule erweitert. Dies ist auch bei Silenoideen der Fall; bei allen Gattungen<sup>1)</sup> dieser Gruppe werden aber die (im proximalen Teil des Ovariums vollständig, im distalen unvollständig septierenden) Gynobathrium-Bildungen (Taf. II, Fig. 15—17) spätestens zur Zeit der Anthese im mittleren und oberen Teil des Fruchtknotens von der Ovarwand abgerissen, so daß eine von dieser freie Mittelsäule (mit zumeist zahlreichen Ovulis) sekundär isoliert wird. Und zwar erfolgt das Abreißen der (zum großen Teil aus dünnwandigen Zellen bestehenden) Septen auch im obersten Teil des Ovariums, wo dieselben in der Zentralachse nicht verschmolzen sind, und sogar in späteren Stadien der Entwicklung bloß einander mit den Innenrändern berühren; es erscheint daher die Mittelsäule im distalen Teile des Fruchtknotens in eine der Septenzahl entsprechende Anzahl von Längsstücken geteilt. Im obersten Teil des Ovariums stehen aber diese Längsstücke auch noch während der Anthese in Verbindung mit der Spitze der Ovarwand; es ist also eigentlich nur ein großes Loch in jedes der Septen eingerissen, und zwar vermutlich durch nicht gleichmäßig-rasches Wachstum der Gewebe der einzelnen Teile des Gynöceums, welche ja auch, was Festigkeit anbelangt, ungleichwertig ausgebildet sind. In ähnlicher Weise zerreißen auch die Scheidewände der Portulacaceen. Dieses Zerreißen der Septen steht im Einklang damit, daß sogar im distalen Teile des Ovariums eine Zuleitung der Nährstoffe für die Gynokladien von der Gynöceumwand her durch die Septen in späteren Stadien der Ontogenese unnötig geworden ist,

<sup>1)</sup> H. Neumayer, Die Frage der Gattungsabgrenzung innerhalb der Silenoideen, in „Verhandlungen“ der Zoolog.-Botan. Ges., 72. Bd., S. (53)ff.

da dann auch im distalen Teil des Ovariums funktionstüchtige Leitbündel in der Zentralachse zu finden sind; wären die Ahnen der Silenoideen und Portulacaceen zur Zeit des Auftretens des Merkmales des Zerreißen der Septen nicht schon so phyletisch-hochstehend gewesen, daß ihre Mittelsäule Leitbündel besaß, wäre vermutlich das Aussterben dieser Formengruppe die unvermeidliche Folge dieses Merkmales des Zerreißen der Septen gewesen, da ja die Ovula nicht genügend ernährt worden wären.

Horotope Septen teilen also das Gynöceum sehr vieler Angiospermen in mehrere Fächer (Loculi). Jedem der Gynophylle ist hiebei durch Aufteilung der Samenanlagen auf die einzelnen Loculi eine zumeist (wenigstens annähernd) gleiche Zahl von Gynokladien zugewiesen; so hat beispielsweise jedes der Fächer des Gynöceums von *Mercurialis* stets nur ein einziges Ovulum, jeder Loculus des Fagaceen-Ovariums aber in der Regel zwei Samenanlagen. Diese gleichmäßige Verteilung der Ovula im septierten Ovarium kann selbstverständlich ebenso erklärt werden wie jene im ungefächerten von *Garrya*<sup>1)</sup>. Zumeist sind die Gynokladien in den der Zentralachse zunächstgelegenen Teilen der Scheidewände inseriert.

Sekundäre Sterilität einzelner Fächer und mithin vollständiges Fehlen aller Gynokladien in diesen Fächern findet sich bei Endgliedern verschiedener Entwicklungsreihen: so sind beispielsweise bei der Silenoideen-Gattung *Drypis* in einem der beiden oder bei Valerianaceen<sup>2)</sup> in zwei der drei Loculi niemals Samenanlagen.

*Drypis* erweist sich aber nicht bloß durch sekundäre Sterilität eines Faches als ausgesprochen abgeleiteter Typus. Die Spitzen beider oder auch nur des einen der Gynophylle müssen nämlich meiner Ansicht nach als sekundär gespalten angesehen werden; doch dürfte dies kaum mit jener, obenerwähnten Spaltung der Griffel etwas zu tun haben, welche als Folgeerscheinung der primitiven Zweibündeligkeit der Gynophylle, unter anderm bei Salicaceen, zu beobachten ist. Diese Spaltung der Styli von *Drypis* besteht darin, daß drei bis vier Empfängnisorgane zur Entwicklung kommen; ja auch in den die Ovarwand bildenden Teilen der Gynophylle beträgt die Zahl der Hauptgefäßbündel drei, beziehungsweise vier. Daß es sich hiebei nicht um eine sekundäre, noch nicht vollständig konstante Verschmelzung der Hauptleitbündel, beziehungsweise der distalen Enden von je zwei unter vier, ehemals getrennten Gynophyllen, sondern um Spaltungen der nur in der Zahl zwei vorhandenen Gynophylle handeln kann, ist ja auch schon daraus ersichtlich, daß die Zahl der Fächer<sup>3)</sup> des Gynöceums stets nur zwei beträgt; auch hat die mit *Drypis* zweifellos nahe<sup>4)</sup> verwandte Gattung *Acanthophyllum* stets deutlich dimere Fruchtknoten. Es sind also bei

<sup>1)</sup> Siehe S. 43.

<sup>2)</sup> Vgl. F. Höck in Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfam., IV. T., 4. Abt., S. 172ff.

<sup>3)</sup> Natürlich ist das Septum zur Zeit der Anthese ebenso wie bei anderen Silenoideen zerrissen.

<sup>4)</sup> H. Neumayer, l. c.

*Drypis* in Wirklichkeit nur zwei Gynophylle und nur zwei Styli vorhanden; mindestens eines der beiden Gynophylle ist aber sekundär hinsichtlich seines Hauptgefäßbündels, beziehungsweise seines distalen Endes, gespalten.

Wie sehr auch im Endstadium der Ontogenese des Gynöceums die einzelnen Loculi, insbesondere bei Typen mit durchaus vollständig septiert erscheinendem Ovarraum, voneinander sowie gegen die Außenwelt abgeschlossen sein mögen, stets ist in frühen Entwicklungsstadien mindestens im distalen Teil eine innenseitige Öffnung jedes Faches festzustellen. Es entstehen ja weder die Loculi, noch auch überhaupt der Innenraum eines Gynöceums im Innern von Geweben, sondern immer infolge Überdachung an der Oberfläche entstandener Gewebe. Diese zumeist nahe der Zentralachse des Gynöceums gelegene (morphologisch) oberhalb der Gynophylle befindliche Öffnung eines einzelnen Faches heiße in Zukunft **Endopyle**, wie immer sie auch verschoben oder verändert sein mag im Laufe der Geschichte der Angiospermen.

Sind Ovula unterhalb des unteren Randes der Endopyle inseriert, mögen sie fürderhin als **hypopyl**, sind sie aber in gleicher Höhe wie die Endopyle neben ihrem Rande zu finden, mögen sie als **parapyl** bezeichnet werden. Die gleichen Termini seien auch für andere Teile des Gynöceums zur Bezeichnung ihrer Lage in bezug auf die Endopyle verwendet.

Jener in sehr frühen Stadien der Ontogenese bei allen Angiospermen feststellbare, in der Zentralachse befindliche Kanal, zu welchem die Endopylen aller Loculi führen und welcher alle Endopylen, beziehungsweise den ganzen (sei es ungefächerten, sei es gefächerten) Gynöceumraum mit der Außenwelt zwischen den (gegebenenfalls mit ihren Rändern) gemeinsam emporgewachsenen Styli hindurch verbindet, sei in Hinkunft **Zentralkanal**, sein distales Ende aber **Exopyle** genannt.

Bei einigen Caryophyllaceen, wie zum Beispiel bei *Dianthus barbatus*, sind die der Zentralachse zunächstgelegenen Gewebe der distalsten Teile der Septen in relativ späten Stadien der Ontogenese zu einem kurz-röhrenförmigen Gebilde vereinigt; im Querschnitt können dann also drei Hohlräume festgestellt werden: ein zentraler, nur im distalsten Teil des Fruchtknotens vorhandener, und die beiden anderen, welche die Fortsetzung der beiden Loculi nach oben bilden. Die das Lumen dieser Röhre umgebenden Gewebe berühren sich jedoch zur Zeit der Anthese; infolgedessen wird dieses Lumen, welches den zwischen den oberen Enden der Endopylen und den Basalteilen der Styli befindlichen Teil des Zentralkanals darstellt, ganz undeutlich, die distalen Teile des Gynobathriums täuschen vollständige Scheidewände vor und im Querschnitt finden sich nur zwei vollkommen voneinander getrennte Hohlräume. Jene Teile dieses röhrenförmigen Gebildes, welche gerade gegenüber den Mittellinien der Gynophylle den Abschluß der Loculi vom Zentralkanal bewirken, sind als sekundär entstandene Gynobathrium-Bildungen aufzufassen; ihre Entwicklung beginnt nahe der Basis der Styli, wobei die Länge der Endopylen in der Richtung gegen den proximalen Teil des Gynöceums vermindert wird. Man kann derartige, die distalsten Teile der Loculi gegen den Zentralkanal abgrenzende Gynobathrium-Bildungen als **epipyle** Innenwände bezeichnen, da sie sich ja oberhalb der Endopylen an den Innenwinkeln der Loculi befinden.

Jedes Gynophyll eines septierten Gynöceums stellt mit den Ovulis des an der morphologischen Oberseite befindlichen Faches einen allerdings oft nur topographisch einheitlichen Organ-Komplex dar; zu diesem ist auch noch ein den Grenzen dieses Gynophylls entsprechendes Gynobathrium-Längsstück zu rechnen, welches aus dem an der morphologischen Oberseite dieses Faches befindlichen Sektor der Mittelsäule und aus den beiden, dieses Fach flankierenden (durch Radialschnitte abzuteilenden) Längshälften der an den Rändern dieses Gynophylls von der Ovarwand abzweigenden Septen besteht. Dieser durchaus nicht immer histologisch und morphologisch scharf umgrenzte Organ-Komplex heißt bekanntlich **Karpid**; doch sei dieser Terminus fürderhin auf das so bezeichnete Gebilde der Angiospermen beschränkt. Denn meiner Auffassung nach ist ja das Karpid der Angiospermen dem in der Literatur ebenso bezeichneten Gebilde der Koniferen keineswegs homolog, sondern nur analog.

Wie schon aus meinen bisherigen Ausführungen hervorgehen dürfte, besteht ja der Unterschied zwischen dem sogenannten „Karpid“ der Koniferen und dem auch von mir Karpid genannten Gebilde der Angiospermen in folgendem: Die an der Oberseite eines sogenannten „Karpids“ einer Konifere befindlichen Ovula sind wirklich die Achselprodukte des den Hauptteil dieses Karpids bildenden Gynophylls; die Samenanlagen eines Angiospermen-Karpids aber sind durchaus nicht immer als Achselprodukte des Gynophylls, welches an der Bildung der Außenwand dieses Karpids beteiligt ist, zu bezeichnen; sondern dieses Gynophyll ist nur dann das Tragblatt dieser Ovula, wenn es zufällig das einzige fertile (jedoch morphologisch fast nie als solches erkennbare) Gynophyll des betreffenden Angiospermen-Gynöceums ist. Zum Gynophyll eines Angiospermen-Karpids gehören entweder alle Ovula des betreffenden Anthokormus als Achselprodukte oder überhaupt kein Ovulum dieses Anthokormus; Achselprodukte des einem sogenannten „Karpid“ einer Konifere zugehörigen Gynophylls können jedoch stets nur bei der morphologischen Oberseite dieses „Karpids“ befindliche, diesem zunächstgelegene Ovula des betreffenden Koniferen-Anthokormus sein.

Natürlich ist für die topographische Umgrenzung des Karpids der Angiospermen auch die Kenntnis der bei Angiospermen fast nie feststellbaren Zugehörigkeit der Gynokladien gar nicht notwendig, weshalb ich ja den Terminus Karpid auch fernerhin gebrauchen darf. Es muß aber schon hier hervorgehoben werden, daß die Berechtigung zur Definition des Karpids bei den Fruchtknoten zahlreicher relativ ursprünglicher Angiospermen, wie z. B. von *Silene*, weder in späteren Stadien der Ontogenese durch eine das ganze Gynöceum betreffende Spaltung in seine Karpiden erworben wird, noch durch ontogenetische oder phylogenetische Vorstadien, in welchen das Gynöceum in seine Karpiden geteilt gewesen wäre, begründet ist. Der Begriff Karpid scheint daher zunächst nur rein künstlich zu sein.

Dies kann man aber keineswegs hinsichtlich der Karpiden aller Bedecktsamigen sagen; denn eine auch äußerlich erkennbare topographische Be-

grenzung des Karpids ist ja sogar schon bei einigen verhältnismäßig primitiven Typen im Fruchstadium tatsächlich durchgeführt, und zwar durch einen den oben definierten Grenzen von Karpiden entsprechenden Zerfall des ganzen Gynöceums in gleich große Teile, wie beispielsweise bei manchen Euphorbiaceen<sup>1)</sup>.

Doch erst die **Apokarpie** genannte, organophyletische Entwicklungsstufe des Gynöceums, die sich bei den in dieser Beziehung typischen Formengruppen bereits in den jüngsten Stadien der Ontogenese als solche erkennen läßt, ist mit vollkommener Selbständigkeit jedes einzelnen Karpids gleichbedeutend — und zwar insbesondere auch in ernährungsphysiologischer Beziehung.

Alle apokarpen Angiospermen sind von synkarpen abzuleiten, nicht also umgekehrt, wie dies, soviel mir bekannt, von allen anderen Autoren bisher angenommen wurde. Das Selbständig-Werden der Karpiden, welches bei primitiven Typen im Fruchstadium erfolgen kann, ereignet sich bei den abgeleiteteren, den apokarpen, bereits im ersten Stadium der Ontogenese — also gewissermaßen eine Bestätigung des Biogenetischen Grundgesetzes. Doch sind Formen mit apokarpem Gynöceum ebensowenig nur einmal im Laufe der Geschichte der Bedecktsamigen entstanden, wie etwa Typen mit nicht-mehr-basilären Samenanlagen, mit pluriovulatem Gynöceum oder mit Gynobathrium. Die Mehrzahl der apokarpen Angiospermen ist aber gewiß von *Polycarpicis* abzuleiten.

Wenn man von der Gattung *Casuarina*, welcher zweifellos eine Sonderstellung gegenüber den anderen Angiospermen einzuräumen ist<sup>2)</sup>, absieht, mögen die *Polycarpicae* und alle ihre wie auch immer veränderten Deszendenten, in Hinkunft als *Metangiospermae*, alle übrigen Angiospermen jedoch — gleichviel, ob sie nun synkarp seien oder, phylogenetisch unabhängig von den *Polycarpicis*, apokarp geworden wären — als *Protangiospermae* bezeichnet werden. Viele *Metangiospermae* sind sekundär wieder synkarp geworden, wovon noch ausführlich gesprochen werden soll.

Für *Metangiospermae* halte ich [wenigstens vorläufig<sup>3)</sup>] nur folgende Familien, beziehungsweise Reihen: *Polycarpicae*, *Hamamelidales*, *Rosales*, *Myrtaceae*, *Theaceae*, *Dilleniaceae*, *Guttiferae*, *Tamaricaceae*, *Rhoadales*, *Polygalaceae*, die meisten Familien der *Contortae* und *Bicornes* genannten Reihen, sowie alle Reihen der *Monocotyledones*<sup>4)</sup>.

<sup>1)</sup> F. Pax in Engler-Prantl, D. n. Pflf., II. T., 5. Abt., S. 10.

<sup>2)</sup> Vor allem auch wegen der noch zu besprechenden, sehr primitiven männlichen Anthokormen. — Selbstverständlich ist auch *Casuarina* nicht von einer apokarpen Angiospermen-Gruppe abzuleiten.

<sup>3)</sup> Konvergenter Entwicklungsmöglichkeiten wegen ist nämlich das Erkennen der Zugehörigkeit einer Formengruppe zu den *Metangiospermen* (beziehungsweise der Nicht-Zugehörigkeit zu den *Protangiospermen*), wenn es sich hierbei um eine relativ abgeleitete Gruppe handelt, durchaus nicht gar so leicht, wie noch aus dem folgenden ersichtlich sein dürfte.

<sup>4)</sup> Diese meine Einteilung der Angiospermen in *Protangiospermae* und *Metangiospermae* steht hinsichtlich der Ableitung der Mehrzahl der Reihen im Einklange mit der Annahme R. Wettsteins von der Existenz zweier Haupt-Entwicklungslinien innerhalb der Angiospermen (Handbuch d. systemat. Botan., I. Aufl. [1908], S. 551, und II. Aufl. [1911], S. 865).

Zweifellos vollkommen getrennt von der Apokarpie der Metangiospermen ist die von Rutaceen, wie *Oriza japonica* und *Zanthoxylum americanum*, entstanden.

Der verhältnismäßig bedeutenden Artenzahl wegen sind aber vor allem noch jene, nicht durch direkte genetische Beziehungen mit den *Polycarpicis* verbundenen, apokarp gewordenen Typen erwähnenswert, welche von synkarpen Centrospermen abzuleiten sind, und zwar insbesondere zu den Rivineen und Nyctaginaceen gerechnete Formengruppen.

Wie erwähnt, entsteht die Apokarpie durch vollständig voneinander getrennte Entwicklung der oben unter dem Namen Karpiden topographisch abgegrenzten Teile eines und desselben Gynöceums. Die horotopen Septen teilen sich hiebei also in gleiche Teile ihrer ganzen Fläche nach, das ist sowohl in der hypopylen, als auch in der parapyle Zone, ja auch ihre epipylen Fortsetzungen, falls solche vorhanden sind; natürlich teilt sich auch die Ovarwand den Gynophyllgrenzen entsprechend, so daß die Gynophylle wieder bis zu ihrer Basis voneinander getrennt werden, was ja schon oft zur Annahme direkter Beziehungen zu den freien Gynophyllen primitiver Gymnospermen verleitet hatte. Jede der bei Eintritt der Apokarpie entsprechenden Teilungsebenen schneidet sowohl eine Gynophyll-Grenzlinie, als auch die Zentralachse, beziehungsweise den Zentralkanal des Gynöceums. Von einem „Zentralkanal“ oder einer „Exopyle“ kann daher bei den bereits deutlich apokarp gewordenen Gynöceen selbstverständlich nicht mehr gesprochen werden.

Genau genommen wäre der Terminus „Karpid“ nur bei Metangiospermen anzuwenden; bei Protangiospermen ist ja die Bezeichnung „Karpid“ gemäß meiner Auffassung eigentlich nur „Zukunftsmusik“, da diese Bezeichnung bei Metangiospermen entstanden ist und auch nur dort unumgänglich notwendig ist; auch gilt eine nach Entstehung eines Terminus bei einer phyletisch relativ jungen Gruppe erfolgende Verwendung desselben bei einer phyletisch älteren Gruppe im allgemeinen nur dann als erlaubt, wenn die Verschiedenheit des gleich bezeichneten Gebildes bei den beiden Gruppen nicht allzugroß ist. Da aber der Gebrauch des Wortes „Karpid“ nun einmal bei allen Angiospermen üblich ist, verwendete ich es auch bei Protangiospermen.

Der zwischen dem proximalen Rande der Endopyle und dem proximalen Ende des Stylus befindliche Teil des Karpids ist, soviel mir bekannt, bei allen apokarpen Typen im Vergleiche zu ihren synkarpen Ahnen sehr bedeutend verlängert<sup>1)</sup>. Wenn es sich bei den synkarpen Vorfahren um Formen ohne epipyle Innenwände (welche die Länge der Endopyle von oben her verringert hätten) handelte, dann hatte diese sekundäre Längsstreckung der Karpiden-

<sup>1)</sup> Auf die mit diesem Merkmale im Zusammenhange stehende Art der Insertion der Ovula bei den *Polycarpicis* sowie bei verwandten Gruppen verwies R. Wettstein bereits in den Vorlesungen des Jahres 1912. — Selbstverständlich kann hier und an anderen Stellen dieser Abhandlung zitiert werden: J.-B. Payer, *Traité d'Organogénie de la Fleur*, Paris 1857; das in diesem grundlegenden Werke mitgeteilte Tatsachen-Material war ja schon für viele spätere Arbeiten, insbesondere bei der Auswahl der Untersuchungs-Objekte, von großer Bedeutung gewesen.

wand oberhalb der hypopylen Zone zur Folge, daß die Endopyle selbst viel höher wurde. Dies ist sowohl bei Metangiospermen wie auch bei den apokarpen Rutaceen der Fall.

Da selbstverständlich die Endopyle jedes apokarp gewordenen Karpids auch freigelegt ist, sind die apokarpen Metangiospermen und Rutaceen sozusagen sekundär-gymnosperm zu nennen; doch schließen sich die Endopylen in späteren Stadien der Ontogenese meist nahezu vollständig.

Eine eigentümliche Folge dieser sekundären Gymnospermie ist das häufige Auftreten von Schimmel-Bildungen an der Innenseite der Karpidenwand, wie zum Beispiel bei Papilionaceen. Dies ist übrigens auch bei der bekanntlich noch beinahe (primär) gymnospermen Gattung *Juglans* gelegentlich zu konstatieren, so daß sich also primär und sekundär gymnosperme Typen hinsichtlich dieser (für die Erhaltung der Art gewiß nicht ungefährlichen) Infektionsmöglichkeit gleich verhalten können.

Hingegen ist der hypopyle Teil der Karpiden, bei apokarpen Metangiospermen und Rutaceen sehr verkürzt. Wahrscheinlich trat diese Verkürzung unmittelbar nach Entstehung der Apokarpie ein; denn bei der vermutlich erst in späten Zeiten der Erdgeschichte apokarp gewordenen Rutacee *Zanthoxylum americanum* ist die hypopyle Zone des Karpids ebenfalls schon sehr kurz.

Die hypopyle Zone ist in der Regel fertil oder es sind doch wenigstens am unteren Rande der Endopyle Ovula zu finden. Bei abgeleiteteren Metangiospermen kommt es aber auch vor, daß nur mehr parapyle Samenanlagen ausgebildet werden können, da die hypopyle Zone bereits vollständig verschwunden ist. In diesem Falle kommuniziert daher der Innenraum des Karpids (wenigstens in frühen Stadien der Ontogenese) auch in seinem proximalsten Teile (bis zur Basis hinab!) mit der Außenwelt, so bei *Cytisus*.

Recht wesentlich verschieden von den Karpiden der *Polycarpicae* sind die der apokarp gewordenen Centrospermen. Auch bei diesen wurde der distale Teil der Karpidenwand verlängert; doch war dies nicht die Zone der Endopyle, sondern die der epipylen Innenwände, welche zweifellos ebenso wie bei *Dianthus* auch bei den synkarpen Ahnen der Rivineen und Nyctaginaceen vorhanden gewesen sind. Die apokarpen Centrospermen sind demnach dadurch charakterisiert, daß zwar die hypopyle, im Querschnitt allseits geschlossene Zone ebenso wie bei den *Polycarpicis* sehr verkürzt ist, die Endopyle aber nicht verlängert wurde, wogegen die oberhalb der Endopyle befindliche, die **epipyle**, im Querschnitt ebenfalls allseits geschlossene Zone eine bedeutende Verlängerung erfuhr. Von einer deutlichen sekundären Gymnospermie kann daher bei apokarpen Centrospermen nicht gesprochen werden, abgesehen von sehr frühen Stadien der Ontogenese.

Die Seitenwände der freien Karpiden sind selbstverständlich ebenso wie die der Loculi des synkarpen Gynöceums dem Gynobathrium angehörig; das gleiche gilt von dem unterhalb der Endopyle auf der morphologischen

Oberseite des Karpids befindlichen Teil von dessen Wand, welcher ja einem Sektor der Mittelsäule entspricht.

In der Literatur wird sowohl der Ovula-enthaltende Teil des aus mehreren Karpiden bestehenden synkarpen Gynöceums, wie auch der fertile Teil eines einzigen freien Karpids eines aus ein bis mehreren freien Karpiden bestehenden apokarpen Gynöceums als „Ovarium“ oder „Fruchtknoten“ bezeichnet. Ich halte es zur Vermeidung von Verwechslungen für notwendig, diese beiden Termini nur mehr im folgenden Sinne zu gebrauchen: Gesamtes Gynöceum einer Blüte ausschließlich seiner Empfängnisorgane. Bei deutlich apokarpen Gynöceen sind diese Bezeichnungen dann allerdings nicht mehr verwendbar.

Es fragt sich nun, wodurch es geschehen sein mag, daß die Karpiden einer Blüte nicht mehr als synkarpes Gynöceum, sondern getrennt voneinander emporwachsen. Dies ist nun vielleicht folgendermaßen vor sich gegangen: Organe, welche, wie etwa die Glieder eines Staminalkreises, ontogenetisch früher als die Gynophylle entstehen, mit diesen Gynophyllen alternieren und ihnen zunächst gelegen sind, behinderten die einheitliche Entwicklung des gesamten Gynöceums infolge ihrer Anwesenheit an den Grenzen der Primordien zweier Gynophylle durch mechanischen Druck und Nahrungsentzug; und so entwickelten sich die Gynophylle und infolgedessen auch die ganzen Karpiden eines Gynöceums getrennt voneinander. Die nunmehr voneinander gesonderten Karpiden sind nun in sehr frühen Stadien der Ontogenese, und zwar gerade als Folge der nunmehr freien Entwicklungsmöglichkeit verhältnismäßig rasch weitergewachsen, so daß sich die distalen, zuerst entstehenden Teile der Karpidenwände bald sehr verlängert hatten; hiedurch wurde die parapyle, beziehungsweise gegebenenfalls die epipyle Zone, sehr in die Länge gezogen; für die proximalen, interkalar und später entstehenden Teile der Karpiden blieb dann (vielleicht infolge des Verbrauches der Nahrungsstoffe bei der relativ stärker begünstigten Entwicklung der distalen Teile) keine gleich günstige Wachstumsmöglichkeit mehr übrig; und so erscheint die hypopyle Zone in freien Karpiden stets rückgebildet, gleichgültig, welcher phyletischen Stellung die betreffenden Arten sein mögen.

Es ist wohl erwähnenswert, daß ich derartige Verlängerungen der parapylen Zone an Gynöceen von gefüllten Blüten der Gartennelke beobachten konnte, bei welchen der distale Teil in seine Karpiden zerteilt, die Gynöceen also teilweise apokarp geworden waren — während die parapyle Zone vollständig synkarp gebliebener Blüten von Gartennelken im Vergleich zur hypopylen Zone nur relativ kurz ist. Natürlich handelte es sich in diesem Fall um pathologische Erscheinungen.

Von freien Styli der Protangiospermen unterscheiden sich freie Styli der Metangiospermen zumeist dadurch, daß sie auf der morphologischen Oberseite mehr oder weniger deutlich gefurcht<sup>1)</sup> (Taf. I, Fig. 8, 9 und 12;

<sup>1)</sup> Ich möchte nicht unerwähnt lassen, daß R. Wettstein bereits in Vorlesungen des Sommersemesters 1912 die Tatsache, daß die mit *Polycarpicis* in Beziehungen stehende Entwicklungsreihe der Angiospermen gefurchte Griffeln besitzt, hervorgehoben hat.

Protangiospermen-Griffel: Fig. 4 und 5) sind. Die Apokarpie hat nämlich bei den Formen ohne epipyle Innenwände zur Folge, daß sich die (der Blattnatur des Gynophylls entsprechende) morphologisch-oberseitige Furchung, durch welche ja in sehr frühen Stadien der Ontogenese das ganze Gynophyll einschließlich seines distalen Teiles bei allen Angiospermen rinnenförmig erscheint, auch während der Zeit der Anthese bis zum distalen Ende des Gynophylls konstatieren läßt. Durch das (schon bei den ersten Bedecktsamigen übliche) gemeinsame Emporwachsen und seitliche Verschmelzen der Gynophylle war eine mechanische Wirkung an den Gynophyllgrenzen entstanden, welche in späteren Stadien der Ontogenese bei den synkarpen Protangiospermen einschließlich der synkarpen Vorfahren der Metangiospermen unter Versteifung der Ovarwand und festem Zusammenschluß der unter dem proximalen Ende der Styli befindlichen Teile der Innenflächen der Gynophylle eine Behinderung der Tendenz zur rinnenförmigen Entwicklung der distalen Teile der Gynophylle, das ist der Styli, hervorrief; infolgedessen kam diese mechanische Einwirkung im Sinne eines Überwiegens der Tendenz zum Ausgleichen der Furche im distalen Teile des Gynophylls, und zwar in Form eines ringsum mehr minder gleichmäßigen Wachstums des Stylus, zum Ausdruck. Am Karpid apokarper Metangiospermen aber behinderte sogar in den letzten Stadien der Ontogenese auch im distalen Teile des Gynophylls nichts mehr die im ganzen Gynophyll immer vorhanden gewesene Tendenz zur Rinnenbildung; daher sind die Empfängnisorgane der meisten apokarpen Metangiospermen auch im Endstadium der Ontogenese gefurcht. Die den horotopen Septen entsprechende Teilung des Gynöceums war ja selbstverständlich identisch mit einem Aufhören der Einheitlichkeit der Ovarwand und bedeutete somit ein Ende jener eben besprochenen mechanischen Wirkung an den Gynophyllgrenzen.

Durchaus nicht belanglos war aber hiebei auch die Verkürzung der hypopylen Zone, sowie die Verlängerung der Endopyle, da ja hiedurch die zweifellos ebenfalls der Furchung hinderlich gewesene Einheitlichkeit der mechanischen Wirkung an der der Mittellinie des Gynophylls gegenüberliegenden Seite des Karpids, also an der morphologischen Oberseite in der Zentralachse, aufgehoben wurde. Für die Notwendigkeit, bei der Erklärung der Furchung des Stylus der Metangiospermen auch die mechanische Wirkung an den morphologisch-oberseitigen Teilen der Wand des Karpids zu berücksichtigen, spricht nämlich die Tatsache, daß das Karpid der Rivineen, dessen (an der morphologischen Oberseite befindliche) bedeutend verlängerte epipyle Wand im Falle der Berechtigung von obiger Auffassung das Erhaltenbleiben der rinnenförmigen Gestalt des Stylus in späteren Stadien der Ontogenese verhindern müßte, auch wirklich keine Furchung des Stylus aufweist (Taf. I, Fig. 6). Die Karpiden von *Orixa japonica* (Taf. I, Fig. 7) und *Zanthoxylum americanum* aber, deren nicht weit oberhalb der Basis beginnende Endopyle bis an das proximale Ende des Stylus reicht,

besitzen hingegen ganz so wie die meisten *Polycarpicae* tiefgefurchte Griffel.

Daß in einigen Fällen auch bei synkarpen Protangiospermen Styli auftreten, welche irgendeine Furchung aufweisen, ist wohl kein ausreichender Grund gegen die Berechtigung meiner Erklärung der Furchung des Griffels bei Metangiospermen; es ist selbstverständlich auch meine Auffassung, daß gelegentlich auch auf andere Weise ein gefurchter Stylus entstanden sein kann.

Freie Griffel der Metangiospermen sind also in der Regel mit einer bald seichteren, bald tieferen Furche versehen oder dadurch, daß die Ränder dieser Furche einander berühren, sogar röhrenförmig gestaltet. Das gleiche gilt vom Griffel von *Orixa japonica* oder von *Zanthoxylum americanum*, nicht aber von dem der Rivineen.

Da also sowohl der Stylus, als auch der proximale, die Samenanlagen umhüllende Teil eines freien Metangiospermen-Karpids mehr oder weniger deutlich die Form einer einseitig offenen Röhre besitzt und die Gynophylle einander nicht mit ihren morphologischen Oberseiten an den proximalen Enden der Griffel berühren, hat dies zur Folge, daß Karpidenraum und Griffelröhre, beziehungsweise die Endopyle und die Öffnung der Röhre des Griffels an seiner morphologischen Oberseite ineinander allmählich übergehen. Das gleiche gilt auch vom Karpid der apokarpen Rutaceen.

Auch bei im distalen Teile deutlich apokarpen Gynöceen der gefüllten Gartennelke sind nicht nur (wenigstens) die proximalen Teile der Styli gefurcht, sondern es geht sogar der fertile, verbreiterte Teil des Karpids ganz allmählich in den Stylus über — also nicht anders als bei einer *Nigella* oder einem *Helleborus*.

Diese Vereinheitlichung des Karpids war aber die Ursache davon, daß im weiteren Verlaufe der Stammesgeschichte der Metangiospermen die bekanntlich bei abgeleiteten Angiospermen so überaus häufig zu beobachtende Abknickung des Stylus in einigen Fällen ganz aufgehoben wurde; es ist also das Empfängnisorgan dann gar nicht mehr deutlich vom proximaleren Teile des Karpids zu unterscheiden, wie z. B. bei *Actaea*-Arten. Eine gegebenenfalls eintretende Verkürzung des Griffels kann daher „griffellose“ Karpiden zur Folge haben, wie bei *Akebia* oder bei Berberidaceen. Auch kommt es nach Aufhebung der in der Richtung gegen die morphologische Unterseite des Gynophylls erfolgten Abknickung des Stylus vor, daß er in der Richtung gegen die Zentralachse der Blüte und mithin also in der Richtung gegen die morphologische Oberseite des Gynophylls umgebogen wird, wie bei *Xanthorrhiza*.

Nach Aufhören jeglicher deutlichen Abgrenzung des Griffels geschah es dann nicht selten, daß ebenso, wie sich der distale, den Stylus bildende Teil des Karpids während der Ontogenese nicht wesentlich verbreiterte, auch der distale Teil des fertilen Abschnitts des Karpids nicht die für die Entwicklung seiner Ovula notwendige Erweiterung erfuhr; das Merkmal des Stylus, während der Ontogenese nicht sehr breit zu werden, griff also auf proximalere, Ovula

umhüllende Teile des Karpids über. Dies verursachte Rückbildung und Sterilität der distaleren Samenanlagen, wie bei *Callianthemum*, *Anemone* und *Clematis*, sowie bei *Adonis aestivalis*; oder es trat sogar vollständiger Verlust der distaleren Ovula ein, wie bei *Adonis vernalis* und bei *Ranunculus*. Bei all diesen genannten Gattungen blieb stets nur ein einziges fertiles Gynokladium in jedem Karpid übrig. *Callianthemum* verhält sich hierbei insoferne ursprünglicher als die von allen Autoren zu den Anemoneen gestellten Arten mit sterilen distaleren Samenanlagen, als die sterilen Ovula von *Callianthemum* in frühen Stadien der Ontogenese des Karpids noch ebenso groß sind wie die einzige entwicklungsfähige Samenanlage, während die nicht entwicklungsfähigen Ovula von *Anemone*, *Clematis* und *Adonis aestivalis* in keinem Stadium der Ontogenese die Größe des einzigen fertilen besitzen. *Callianthemum* möchte ich demgemäß an den Beginn des Systems der Anemoneen stellen. — Meiner Auffassung nach gehört also der die verkümmerten Gynokladien umgebende Teil des Karpids all dieser Anemoneen keineswegs dem Stylus an, sondern entspricht dem distalen Teile des ehemals vom Empfängnisorgane deutlich abgegrenzten Karpidenraumes.

Eine noch weitergehende Trennung der Karpiden eines und desselben Gynöccums, als dies ohnedies schon durch die Apokarpie geschehen war, konnte bei Metangiospermen dadurch zustande kommen, daß ein oft nur unbedeutendes, zuweilen aber recht voluminöses, halbkugel- oder kegelförmiges Gebilde vom distalen Ende des Anthokormus aus (in der Zentralachse der Blüte) zwischen die Karpiden eingeschoben wurde. Ich möchte diese, gewissermaßen eine sekundäre Mittelsäule darstellende Neubildung als sekundäres Gynobathrium bezeichnen. Es entwickelt bei *Nymphaea* und anderen Nymphaeaceen trotz seiner relativ bedeutenden Länge oberhalb der an seiner Basis inserierten Karpiden keine weiteren. Solche werden hingegen bei vielen anderen Gattungen in mehr minder großer Zahl sekundär ausgebildet, wie bei *Trollius*, *Anemone*, *Ranunculus*<sup>1)</sup>, *Magnolia* und *Fragaria*.

Es handelt sich bei diesen Gynobathrium-Bildungen gewiß um gar nichts anderes als um eine sekundäre Vergrößerung der Oberfläche des distalsten, in der Zentralachse gelegenen Teiles des weiblichen Anthokormus. Es wurde aber hiedurch eine neue Entwicklungsmöglichkeit für Karpiden geboten und entsprechend der physiologischen Beschaffenheit des distalsten Teiles der Blüte entstanden diese auch in großer Zahl. Ja, diese Karpiden stehen sogar bei vielen Arten in mehreren Reihen übereinander, und zwar meist in deutlich spiraliger Anordnung; jedoch sind es neue Gynophylle auf einem neuentstandenen Gebilde über dem distalen Ende der Anthokormus-Achse. Dieses Gebilde ist

<sup>1)</sup> Dies gilt natürlich auch von den erst vor kurzem aufgestellten Gattungen aus der Verwandtschaft von *Ranunculus*: *Rhopalopodium*, *Aspidophyllum* und *Laccopetalum* (Ulbrich in Notizbl. d. Bot. Mus. u. Gart. Berlin-Dahlem, Bd. VIII, 1. VII. 1922, S. 251ff., und Verhandl. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 1922, S. 192ff.); primitiv ist keines dieser General

weder die wiedererstandene, noch auch die noch vorhandene Achse des weiblichen Anthokormus der Pinaceen; auch sind die oberhalb der untersten Gynophylle befindlichen, sekundär aufgetretenen keineswegs die wiedererstandenen oder noch vorhandenen, eigene Achselprodukte entwickelnden Gynophylle der Gymnospermen-Anthokormen. Wenn auch eine Zugehörigkeit der neuentstandenen Gynokladien in den neuentstandenen Karpiden zu jenem einzigen der Gynophylle, welches noch eigene Achselprodukte besitzt, auf keinen Fall mehr feststellbar ist, kann doch auch davon nicht die Rede sein, daß die Ovula an der Basis der morphologischen Oberseite der neuen Gynophylle als eigene Achselprodukte dieser Gynophylle aufzufassen sind; diese Gynokladien sind eben gänzlich unabhängig von Gynophyllen entstanden. Während sich also bei *Torreya* oder *Ephedra campylopoda* Gynokladium zum Gynophyll noch deutlich wie Achselprodukt zum Tragblatt verhält, kann man bei Angiospermen (mit Ausnahme von *Casuarina*) nirgends mehr eine derartige klare Beziehung von Gynokladien zu Gynophyllen konstatieren. Denn die deutliche topographische Zugehörigkeit der Samenanlagen eines freien Karpids zum Gynophyll dieses Karpids hat ja nichts mit der Zugehörigkeit von Achselprodukten zu Tragblättern zu tun.

Sekundäres Verkümmern aller freien Karpiden eines apokarpen Gynöceums mit Ausnahme von einem einzigen, wobei jedes dieser abortierten Karpiden ganz verschwunden ist, trat zu wiederholten Malen innerhalb der Stammesgeschichte der Metangiospermen ein, so bei Lauraceen und Berberidaceen, bei einem Teil der Rosaceen und bei (fast) allen Leguminosen. Auch die apokarpe Protangiospermen-Familie der Nyctaginaceen, einschließlich der zu den Phytolaccaceen gerechneten Rivineen, besitzt nur Arten mit einem Karpid.

Ein Verbleiben von mehr als einem Karpid eines apokarpen Gynöceums nach Abort der übrigen scheint [fast<sup>1)</sup>] nie vorzukommen. Es wäre möglich, daß es sich in allen diesen zahlreichen Fällen um ehemals nur dimere Gynöceen handelte, so daß natürlich nach Abort eines Karpids nur eines übrig bleiben konnte; eine etwaige weitere Reduktion der Zahl derselben konnte sich ja dann nicht mehr vererben, so daß sich also nur Formen mit monomeren Gynöceen erhielten. Die große Verbreitung von dimeren Gynöceen würde für diese Annahme sprechen.

Die Insertion der einzigen Samenanlage des bis auf ein einziges freies Karpid reduzierten Gynöceums von *Laurus* scheint, wenn man etwas spätere Stadien der Ontogenese untersucht, hypopyl zu sein, wobei die Endopyle auf einen schmalen, schief die Karpidenwand durchziehenden Kanal verengt ist. In frühen Stadien der Entwicklung aber ist das Ovulum am Rande der zu dieser Zeit noch sehr deutlichen Endopyle zu finden; anfangs ist die In-

<sup>1)</sup> Bei *Scheuchzeriaceen* kommt es vor, daß einer der beiden Karpiden-, „Kreise“ verkümmert, der andere aber zur Gänze erhalten bleibt (F. Buchenau und G. Hieronymus in Engl.-Pr., D. n. Pflf., II. T., 1. Abt., S. 222ff.).

sersion also sicher parapyl. Dieses Verhalten ist wohl dadurch zu erklären, daß die Gewebe fast in der ganzen die Endopyle umgebenden Zone im Vergleich zu den weiter von der Endopyle entfernten Teilen der Karpidenwand (insbesondere auch am proximalen Teil der Endopyle) sogar in späteren Stadien der Ontogenese sehr intensiv weiterwachsen, und zwar auch zwischen dem Lumen der Endopyle und der Insertionsstelle der Samenanlage selbst; das Ovulum wird hiedurch von der Endopyle entfernt, die Endopyle aber auf einen, oft schwer auffindbaren Kanal verschmälert. — Auch bei *Ranunculus*-Arten (z. B. *R. acer*) wird die Endopyle im Endstadium der Entwicklung der Blüte zu einem englumigen, schief die Karpidenwand durchziehenden Kanal.

*Laurus*, sowie einige *Ranunculus*-Arten sind auch insoferne relativ abgeleitet, als die Furche des Stylus eine Verflachung erfährt oder sogar ganz verschwindet, insbesondere in seinem distalen Teile. — Die Spitze des Stylus ist übrigens auch bei anderen Metangiospermen furchenlos.

Bei allen echten Berberidaceen erscheint die Wand des Karpids an der (durch die Produktion der Gynokladien gekennzeichneten) morphologischen Oberseite der ganzen Länge nach im Querschnitte geschlossen; erst an der Spitze des Karpids befindet sich die meist horizontale Endopyle. Bei dieser Familie wachsen nämlich die bei Ranunculaceen die Endopyle begrenzenden Teile der Ränder der Seitenwände des Karpids, sowie die Ränder des proximalen Teiles der Griffelrinne gemeinsam empor. Die Ovula der Berberidaceen sind im proximalen Teile des Karpids und somit sehr weit unterhalb der Endopyle zu finden, während die Gynokladien des Ranunculaceen-Karpids gleich unterhalb oder an der Endopyle selbst angelegt werden. Mindestens der oberhalb der Ovula befindliche Teil der bei Berberidaceen hypopylen Zone des Karpids entspricht also meines Erachtens der bei Ranunculaceen noch parapylen Zone. Der distale Teil der hypopylen Zone des Berberidaceen-Karpids, welcher erst durch das gemeinsame Emporwachsen der (an der morphologischen Oberseite befindlichen) Ränder der Karpiden sekundär hypopyl wurde, ist mithin nicht dem proximaleren, allein im Querschnitt allseits geschlossenen (und somit hypopylen) Teil des Karpids der Ranunculaceen gleichwertig. Dafür, daß die Ränder des distalen Teiles der Griffelrinne bei Berberidaceen doch noch ein kurzes Stück unverschmolzen geblieben sind, wiewohl das Karpid an der Oberseite bis zur Spitze im Querschnitt geschlossen erscheint, spricht der Umstand, daß die apikale Öffnung, die Endopyle, bei den meisten Berberidaceen ziemlich groß ist; und so erscheint es mir nicht unwahrscheinlich, daß die Breite der Endopyle nicht bloß der Breite des Lumens der Griffelröhre an ihrem distalen Ende allein, sondern außerdem noch einem kurzen (distalen) Stück der Länge der Griffelröhre entspricht. Dieser distalste Teil der oberseitigen Öffnung der Griffelröhre wäre etwa durch verhältnismäßig geringes Wachstum der Wand der morphologischen Unterseite und relativ intensives Wachstum der oberseitigen Wand aus der vertikalen in die horizontale Lage verdreht. Bei *Achlys* bleibt die Unterseite sogar so sehr in der Entwicklung

zurück, daß die (bei *Berberis* und anderen Berberidaceen-Gattungen apikale und horizontale) Endopyle schiefgestellt wird und nunmehr hinsichtlich eines Teiles ihres Randes auf die Unterseite verschoben erscheint. Die Endopyle ist demnach bei Berberidaceen stets am distalen Ende des Karpids zu konstatieren, ja bei *Achlys* erscheint sie in der Richtung gegen die morphologische Unterseite des Karpids herabgeknickt.

Die in neuerer Zeit meist zu den Berberidaceen gestellte Gattung *Hydrastis* verhält sich hingegen in dieser Beziehung nicht wesentlich anders als *Paconia* oder *Caltha* und ist meiner Ansicht nach zweifellos eine Helleboree; auch *Akebia* und *Decaisnea* sind in dieser Beziehung nicht prinzipiell verschieden von *Paconia* oder *Caltha*. Von dem durch lange Endopylen und zahlreiche Ovula charakterisierten Helleboreen-Typus ist der *Laurus*-Typus, zu welchem ja auch *Ranunculus acer* gehört, herzuleiten, nicht aber umgekehrt. Der Berberidaceen-Typus stellt aber im wesentlichen nur eine Weiterentwicklung des *Laurus*-Typus dar, indem bei *Berberis* das interkalare Wachstum unterhalb der Endopyle schon lange vor Entwicklung der Ovula beginnt, während es bei *Laurus* und *Ranunculus acer* erst nach Anlage der Samenanlagen einsetzt, somit noch nicht in ein so frühes Stadium der Ontogenese wie bei *Berberis* verlegt ist.

Wie schon erwähnt, sind die Seitenteile der Wand der freien Karpiden stets als Gynobathrium aufzufassen, da sie ja den Längshälften der Septen eines noch synkarpen Gynöceums homolog sind; nur der der Endopyle gegenüberliegende Teil der Karpidenwand darf jedenfalls als Gynophyll bezeichnet werden. Es ist daher selbstverständlich, daß auch an Punkten der Seitenwände, die schon etwas weiter entfernt von den Rändern der Endopyle gelegen sind, Ovula entwickelt werden können, wie zum Beispiel bei *Leptopyrum fumaroides*. Allerdings ist die Wand eines freien Karpids trotz der Verschiedenheit der Herkunft ihrer Teile bereits im wesentlichen histologisch einheitlich gebaut.

In den Karpiden mancher *Polycarpicae*, wie *Akebia* und *Nymphaea*, sowie auch der primitiven Monokotylen-Gattung *Butomus* werden aber sogar in der nächsten Nähe der Mittellinie, wenn auch in der Regel nicht auf der Mittellinie selbst, ebenso wie an allen übrigen Teilen der Innenfläche, Samenanlagen in großer Zahl entwickelt. Es muß daher angenommen werden, daß in diesen Fällen an der Innenfläche des Karpidenraumes vom Gynophyll nur ein schmaler Streif längs der Mittellinie übrig geblieben ist (abgesehen von dem distalsten, dem Stylus entsprechenden Teil, welcher natürlich auch an der Innenfläche nur dem Gynophyll angehören kann); denn unmittelbar auf dem Gewebe des Gynophylls, wie bei *Garrya* — womit ich sagen will: ohne Zwischenlage von Gewebe, welches dem Gynobathrium angehört — können Metangiospermen-Ovula gewiß nicht zur Entwicklung gelangen, da ja das Merkmal, daß Ovula nur mehr über Gynobathrium-Bildungen inseriert sind, nicht leicht wieder verschwunden sein kann. Gelegentlich dürfte es auch vorkommen, daß sich Teile des Gynobathriums auf die Mittellinie selbst überschieben, so daß dann sogar

mesotope Ovula produziert werden können. Diese sekundär-mesotope Insertion wäre aber auch von einer horotopen und nicht von einer basilären primitiver Typen abzuleiten; sie unterscheidet sich jedoch hinsichtlich ihrer Entstehung recht wesentlich sowohl von der mesotopen Insertion der Ovula von *Ulmus*, als auch von jener von *Mesembryanthemum emarginatum*.

Im weiteren Verlauf der Stammesgeschichte der meisten Entwicklungsreihen der Metangiospermen geschah es, daß die freien Karpiden mit ihren Seitenwänden gemeinsam emporwuchsen, so daß das Gynöceum neuerdings synkarp wurde; als sekundär-synkarp sind eben alle synkarpen Typen der von mir als Metangiospermen bezeichneten Klasse der Angiospermen zu betrachten, somit also auch alle synkarpen Monokotylen.

Bei Eintritt dieser sekundären Synkarpie wurden selbstverständlich die Endopylen wieder mehr oder weniger verborgen, so daß die durch die Apokarpie verursachte, sekundäre Gymnospermie wieder verloren ging; sekundäre Angiospermie war das Ergebnis. Die Bezeichnungen „Zentralkanal“ für den Verbindungskanal der Endopylen, beziehungsweise des Gynöceumraumes, mit der Außenwelt und „Exopyle“ für das distale Ende dieses Kanals sind nun wieder ebenso verwendbar wie bei primär-synkarpen Angiospermen. Selbstverständlich ist sekundäre Synkarpie sehr oft dadurch als solche erkennbar, daß sich zahlreiche Übergänge zur Apokarpie bei nächstverwandten Gattungen oft noch unschwer<sup>1)</sup> feststellen lassen, wie zum Beispiel bei Rosaceen oder bei Liliaceen.

Die organophyletische Weiterentwicklung eines sekundär-synkarpen Gynöceums konnte aber so weit gehen, daß nicht nur die Seitenwände aller Karpiden seitlich an ihren Flächen, sondern auch die bisnun die Endopyle begrenzenden Ränder jedes einzelnen Karpids in ihrem proximalen Teil gemeinsam emporwuchsen, so daß die Endopylen bei diesen sehr abgeleiteten Typen unter den sekundär-synkarpen Bedecktsamigen verkürzt und auf die distalste Zone des Ovariums beschränkt wurden. Ja, es wurde nun auch die Länge des Zentralkanals durch gemeinsames Emporwachsen der proximalen Teile der den Mittellinien der Gynophylle gegenüberliegenden Wandteile aller Karpiden eines und desselben Gynöceums vermindert, da er hiebei im proximalen Teil des Ovariums verschwinden mußte; infolgedessen erscheint ein viel größerer Teil der Länge des Fruchtknotens im Querschnitte vollständig<sup>2)</sup> septiert, als dies

<sup>1)</sup> Die Existenz dieser Übergänge macht es aber auch begreiflich, wenn man nicht an die Möglichkeit dachte, es könnte neben der sekundären auch eine primäre Synkarpie geben.

<sup>2)</sup> Zur Vermeidung eines Mißverständnisses muß ich ausdrücklich betonen, daß ich von einer unvollständigen Septierung stets auch in jenen Fällen spreche, wenn die betreffenden Scheidewände sich bereits berühren und daher Endopylen und Zentralkanal gegebenenfalls nur in sehr frühen Stadien der Ontogenese (im Querschnitte) feststellbar sind; nur dann ist eine Septierung hier als vollständig bezeichnet, wenn auch in den frühesten Stadien der Ontogenese weder Endopylen noch Zentralkanal (in dem betreffenden Querschnitte) zu sehen sind.

sonst bei sekundär-synkarpen Metangiospermen der Fall ist. Dann sind allerdings Vorbedingungen dafür gegeben, daß derartige hochabgeleitete sekundär-synkarpe Ovarium-Typen hinsichtlich ihrer Plastik keine wesentlichen Unterschiede mehr gegenüber manchen abgeleiteteren primär-synkarpen aufweisen, wie dies beispielsweise bei *Rhododendron ponticum* der Fall ist.

Die beim gemeinsamen Emporwachsen der Seitenwände der freien Karpiden entstandenen Septen der sekundär-synkarpen Gynöceen gehören natürlich ebenso wie diese Seitenwände zum Gynobathrium. Hiezu ist insbesondere mit Rücksicht auf die eben erwähnten, an manche primär-synkarpe Fruchtknoten-Typen erinnernden, hochabgeleiteten sekundär-synkarpen noch folgendes zu bemerken: Der den Gynöceum-Raum vollständig septierende Teil primär-synkarper Typen ist nur jenen den Gynöceum-Raum im Querschnitt vollständig septierenden Gynobathrium-Bildungen der sekundär-synkarpen Angiospermen homolog, welche den in der Höhe des Restes der alten hypopylen Zone (der Protangiospermen) befindlichen Gynobathrium-Bildungen der primitivsten Typen der apokarpen Metangiospermen (also nicht etwa Berberidaceen!) entsprechen; die nur unvollständig den Innenraum des Gynöceums septierenden Teile des Gynobathriums primär-synkarper Typen sind aber allen jenen (hypopylen und parapylen) Gynobathrium-Bildungen der sekundär-synkarpen Gynöceen homolog, welche aus den parapylen Gynobathrium-Bildungen der primitivsten Typen der apokarpen Metangiospermen entstanden sind.

Bei jenen sekundär-synkarpen Typen verschiedener Entwicklungsreihen der Metangiospermen, bei welchen die hypopyle Zone mehr oder weniger weitgehend reduziert ist, konnten die Endopylen, beziehungsweise der Zentralkanal, dadurch eine Verbreiterung erfahren, daß die Breite der Septen in der parapylen Zone rückgebildet wurde. Eine derartige, sozusagen zentrifugale Reduktion der Septen konnte dann zur Folge haben, daß sie nur mehr als sehr schmale Leisten von der Wand des Gynöceums in den Gynöceum-Raum hineinragen, wie dies zum Beispiel bei Tamaricaceen und Orchideen der Fall ist. Eine so vollständige Rückbildung der Scheidewände, daß die Fruchtknoten jenen von primitiven septenlosen Protangiospermen außerordentlich ähnlich sehen, ist aber insbesondere für Cyperaceen und Gramineen charakteristisch; die Grenzen der Karpiden sind bei diesen beiden Familien meist ganz verwischt.

Bei allen Cyperaceen und Gramineen ist bekanntlich auch die Zahl der Ovula bis auf eins reduziert. Der erste Verlust aller Gynokladien mit Ausnahme eines einzigen innerhalb eines Anthokormus war bei Endgliedern von Entwicklungsreihen der Gymnospermen, wie bei vielen Podocarpoideen, *Ephedra trifurca*, *Gnetum* und *Welwitschia*, erfolgt und erhielt sich auch bei zahlreichen, relativ primitiven Angiospermen, wie *Myrica*, *Juglans*, *Ulmus* oder *Chenopodium*. Die Zahl der Gynokladien eines Anthokormus vergrößerte sich aber in den meisten Entwicklungsreihen der Angiospermen aufs neue, und zwar meiner Auffassung nach nicht durch neuerliches Fertil-Werden steril gewordener

Gynophylle, sondern durch Vermehrung der Achselprodukte des einzigen fertil gebliebenen Gynophylls, und zwar (fast) stets topographisch unabhängig von diesem Gynophyll. Doch trat hierauf bei hoch abgeleiteten Formengruppen eine neuerliche Reduktion der Zahl der Ovula ein, wie eben auch bei Cyperaceen und Gramineen. Ebenso wie im uniovulat gewordenen weiblichen Anthokormus abgeleiteter Gymnospermen handelte es sich hiebei wahrscheinlich um eine Verkümmierungs-Erscheinung infolge verhältnismäßig ungünstig gewordener Außenbedingungen. Verbesserungen derselben konnten die bis auf eins reduzierte Zahl der Ovula nicht nochmals erhöhen, so daß bei allen Gramineen selbst unter den günstigsten Kulturbedingungen immer nur uniovulate Fruchtknoten beobachtet werden können. Durch Ausbildung zahlreicher kleiner Blüten wurde dann allerdings auf anderem Wege das gleiche erreicht, wie es durch eine nochmalige Vermehrung der Zahl der Gynokladien innerhalb eines Anthokormus geschehen wäre.

Nach der Auffassung vieler Autoren hatten die Ahnen der Gramineen trimere Gynöceen. Doch beteiligen sich meinem Dafürhalten nach auch an der Bildung der Gynöceen zweigriffeliger Gramineen drei Gynophylle. Ich glaube annehmen zu können, daß der proximale Teil jenes Gynophylls, dessen Spitze der ehemals vorhanden gewesene dritte Stylus war, ebenso auch heute noch an der Bildung der Ovarwand der zweigriffeligen Gramineen beteiligt ist wie bei den dreigriffeligen Arten dieser Familie. Nicht in letzter Linie spricht das Vorhandensein eines Restes des dritten Griffels bei *Oryza* für eine langsame Reduktion eines Griffels, nicht aber für den plötzlichen Verlust eines ganzen Gynophylls. Auch schneidet bei zweigriffeligen Gramineen die Verbindungslinie der Basen der Styli oft nicht die Zentralachse der Blüte — im Gegensatz zur Stellung der Griffel sicherlich dimerer Gynöceen anderer Familien. Rückbildung des distalen Teiles eines Gynophylls, nicht aber eines ganzen Gynophylls, charakterisiert also die Gynöceen der Gramineen.

Ebenso wie bei vielen primär-synkarpen Gynöceen wuchsen auch bei manchen sekundär-synkarpen Typen alle Styli eines Gynöceums gemeinsam empor, sodaß mehr oder weniger einheitliche Systylien (Taf. I, Fig. 12, Taf. II, Fig. 13 und 14) entstanden. Da nun die einzelnen Griffel der Metangiospermen zumeist oberseits tief gefurcht sind, müßte ein Metangiospermen-Systylium stets hohl sein und dieser Hohlraum würde durch tief einspringende Längslamellen, welche aus den paarweise verschmolzenen Seitenwänden der Griffelrinnen entstanden sind, im Querschnitt unvollständig septiert erscheinen; die Zahl dieser Lamellen, welche selbstverständlich die distalen Fortsetzungen der Septen des fertilen Teiles des Gynöceums bilden, müßte der der Gynophyll-Grenzlinien und mithin der der Gynophylle entsprechen. Wenn dies auch in einigen Fällen, wie zum Beispiel bei *Erica* und *Rhododendron* (Taf. II, Fig. 13) oder bei der Liliacee *Vellheimia* zutrifft, erfuhren diese Lamellen doch meist eine mehr oder weniger weitgehende (zentrifugale) Reduktion, wie dies zum Beispiel bei *Pitlosporium* oder *Arisarum* (Taf. II, Fig. 14) der

Fall ist. Es scheint aber eine nach Reduktion der einspringenden Lamellen einheitlicher gewordene Röhre eines Metangiospermen-Systyliums in der Regel doch etwas weitulmiger zu sein als der Hohlraum zwischen gemeinsam emporgewachsenen Griffeln primär-synkarper Angiospermen, da ja durch oberseitige Furchungen der Griffel bedingte Hohlräume bei den Protangiospermen-Systylium meist nicht in Betracht kommen können. Wenn aber die Griffel eines primär-synkarpen Gynöceums nicht nur seitlich gemeinsam emporwachsen (Taf. I, Fig. 10) und hiedurch das Erhaltenbleiben eines weiten Zentralkanals möglich ist, sondern sich außerdem auch mit ihren morphologischen Oberseiten berühren (Taf. I, Fig. 11), dann verschwindet der Kanal eines Protangiospermen-Systyliums im Endstadium der Ontogenese oft bis zur Unmerklichkeit. So weitgehend vereinheitlicht erscheint wohl kaum irgendein Systylium eines sekundär-synkarpen Gynöceums, und zwar eben als eine Folge der von der Zeit der Apokarpie her stammenden Griffelfurchen. Doch kann der Hohlraum eines Metangiospermen-Systyliums durch das Auftreten zahlloser (vermutlich im Dienste der Ernährung des Pollenschlauches stehender) Papillen, welche von der Wand des Systyliumkanals in diesen hineinwachsen, recht wesentlich verkleinert werden, wie zum Beispiel bei den eben genannten Gattungen, *Pitiosporum* und *Arisarum*. Die an den distalen Enden der Systylium aller Angiospermen befindliche Mündung des jedes Systylium wenigstens in frühen Stadien stets durchlaufenden Kanals, welcher den distalen Teil des Zentralkanals darstellt, ist selbstverständlich die Exopyle.

Auch bei den synkarpen Typen der Metangiospermen bleibt die Zugänglichkeit des Ovarraumes von der Außenwelt, also die oben erwähnte sekundäre „Gymnospermie“, noch bis in verhältnismäßig späte Stadien der Ontogenese gewahrt; dies drückt sich beispielsweise in der auch in den Fruchtknoten synkarper Pomoideen im Fruchstadium häufig auftretenden dichten Schimmel-Bildung an den Innen-seiten der Ovarwände aus. Doch sind die Bedingungen für das Wachstum des Pollenschlauches in den Empfängnisorganen bei Metangiospermen zweifellos viel günstiger als etwa bei Umbelliferen [Taf. I, Fig. 5]<sup>1)</sup>. Denn es ist ihm ja zumeist die Möglichkeit geboten, in einem (wenn auch oft nicht am distalen Ende, sondern nur in der Peripherie des Empfängnisorgans abgeschlossenen) Hohlraum, nicht aber in schwer zu durchdringenden Geweben, noch auch an der allen Unbilden der Außenwelt ausgesetzten Oberfläche des Empfängnisorgans zu wachsen.

Wie erwähnt, ist die Frage, ob Typen, bei welchen nicht nur der proximale, sondern auch der mittlere Teil des Fruchtknotens im Querschnitt vollständig septiert erscheint, als Protangiospermen oder als Metangiospermen zu bezeichnen sind, oft nicht gerade leicht zu beantworten. Bei *Rhododendron* ist allerdings der Bau des Systyliums (Tab. II, Fig. 13) ein derartiger, daß die Zugehörigkeit

<sup>1)</sup> Dr. H. Cammerloher bin ich für Überlassung seiner zahlreichen Schnittserien von Umbellifloren-Gynöceen zur Durchsicht zu herzlichstem Danke verpflichtet.

der Ericaceen zu den Metangiospermen fraglos erscheint. Wie ich oben darlegte, sind hingegen Systilien anderer relativ abgeleiteter Angiospermen-Typen nicht so beschaffen, daß sich schon daraus die Zugehörigkeit der betreffenden Familie erweisen ließe. Nur wenn uns (auf Grund anderer Merkmale nachzuweisende) phyletische Bindeglieder zu einer Formengruppe, deren Zugehörigkeit sichersteht, noch erhalten geblieben sind, dann kann eine einwandfreie phylogenetische Bewertung durchgeführt werden, wie zum Beispiel bei *Arisarum vulgare* (Taf. II, Fig. 14).

Bei dieser Aracee ist eine Reduktion des Gynobathriums in basipetaler Richtung vor sich gegangen: Es sind nämlich nur jene Teile des Gynobathriums übriggeblieben, welche sich im proximalsten Viertel der Zentralachse des Gynöceums befanden; ja von den Scheidewänden sind überhaupt nur noch im alleruntersten Teile des Gynöceums Andeutungen zu konstatieren. — Es handelt sich hierbei jedoch nicht vielleicht um eine Zerreißung der Septen während der letzten Stadien der Ontogenese wie bei *Silene*, sondern nur um eine langsame, innerhalb großer Zeiträume der Phylogenese vor sich gegangene Rückbildung. Dieser Fruchtknoten-Typus unterscheidet sich aber auch dadurch von jenem der Silenoideen, daß der distale Teil der Mittelsäule sich in die Funiculi der ziemlich zahlreichen Ovula zerteilt und nicht mit dem distalen Teil der Ovarwand durch eine ununterbrochene Gewebebrücke verbunden ist. Wiewohl das Gynöceum von *Arisarum* demnach jenem von *Deeringia* nicht unähnlich sieht, kann bei einer Aracee doch nur an eine Ableitung von einem deutlich septierten, sekundär-synkarpen Gynöceum gedacht werden, zumal, da ja Übergänge vom extrem abgeleiteten Blütentypus der Araceen zu jenem ursprünglicher Monokotylen nicht gänzlich fehlen. — Schließlich sei noch erwähnt, daß Querschnitte zeigen, daß der bei *Arisarum* übrig gebliebene Teil des Gynobathriums nicht aus mehreren Teilen besteht, sondern völlig einheitlich ist; es sind also jedenfalls nur jene (stets proximaleren) Teile des Gynobathriums eines septierten Gynöceums primitiverer Typen erhalten geblieben, deren Querschnitte eine vollständige Septierung aufgewiesen hatten.

Neue, und zwar horotope, Empfängnisorgane finden sich bei *Rhocadales* zwischen den (zuweilen undeutlich gewordenen) wirklichen Stylis (das ist also zwischen den mesotopen Empfängnisorganen) am oberen Rande des gemeinsam emporgewachsenen Teiles der Karpiden. Diese dürfen selbstverständlich nicht auch „Styli“ oder „Griffel“ genannt werden und erhielten bereits<sup>1)</sup> die Bezeichnung „Sekundärnarben“. Es sind eben in diesen Fällen zwischen den Medianen (also oberhalb der Ränder) befindliche Teile der Gynophylle empfängnisfähig geworden.

Wie erwähnt, können die in der Höhe der Endopyle befindlichen und somit nur unvollständig den Ovarraum septierenden Teile des Gynobathriums vieler

<sup>1)</sup> A. Engler, Syllabus d. Pflanzenfamilien, VII. Aufl. (1912), S. 195. — Ausführlich wird diese Frage besprochen in K. Goebel, Organographie d. Pflanze, III. T., 2. H., S. 1635 ff.

Protangiospermen-Gynöceen an ihren Rändern Ovula entwickeln; diese Samenanlagen werden durch Leitbündel versorgt, welche längs der Endopyle verlaufen. Es ist dies gewiß auch bei den Ahnen der Metangiospermen der Fall gewesen; denn an den Rändern der Endopylen von freien Karpiden der Metangiospermen lassen sich fast stets Ovula, beziehungsweise Leitbündel, konstatieren und in der Höhe der Endopyle können die Seitenwände dieser Karpiden auf keine andere Weise als durch (der Fläche nach erfolgte) Längsteilungen der nur unvollständig den Ovarraum septierenden Gynobathrium-Bildungen eines primär-synkarpen Gynöceums entstanden sein. Im weiteren Verlaufe der Stammesgeschichte wurden hierauf die in der Mittellinie der Gynophylle (beziehungsweise Karpiden) befindlichen Leitbündel, die ich daher **Medianbündel** nennen möchte, in vielen Fällen mehr oder weniger weitgehend rückgebildet und allein die der Versorgung der Samenanlagen dienenden Bündel an den Seitenwänden der freien Karpiden, welche ich im folgenden als **Seitenbündel** bezeichnen will, blieben mindestens in bisheriger Stärke erhalten; dies geschah zum Beispiel bei Berberidaceen. Bei vielen wieder typisch synkarp gewordenen Metangiospermen, wie bei *Rhoeadales* und bei *Polygala*, konnte dann aus zwei benachbarten Seitenbündeln zweier aneinander grenzender, gemeinsam emporgewachsener Karpiden ein einziges Bündel, welches man in Hinkunft **Grenzbündel** nennen möge, entstehen. In den Griffeln, beziehungsweise im Systylium, sind die Fortsetzungen der Medianbündel in diesen Fällen, wenn überhaupt, noch schwächer entwickelt als in den proximalen Teilen der Karpiden. Wahrscheinlich hängt mit dieser Reduktion von mesotopen, beziehungsweise mit dieser (sekundären) stärkeren Ausbildung von horotopen Nahrungs-Zuleitungsbahnen die Reduktion der mesotopen, sowie die Entstehung der horotopen Empfängnisorgane mancher *Rhoeadales* zusammen.

Die eben erwähnten Seitenbündel, beziehungsweise die durch Verschmelzung von zwei Seitenbündeln entstandenen Grenzbündel, finden sich in manchen Fällen nahe der Peripherie des Querschnittes sekundär-synkarper Gynöceen; die Septen, sowie die durch Septen mit der Gynöceumwand verbundenen Mittelsäulen, entbehren<sup>1)</sup> kräftigerer Leitbündel, so zum Beispiel in den Gynöceen von *Capparis* und *Sisymbrium* oder in jenen von *Polygala*. Es ist dies vermutlich auf folgende Entwicklungsweise zurückzuführen: Bei der Vereinigung der freien Karpiden zum sekundär-synkarpen Gynöceum sind in diesen Fällen die außerhalb der Leitbündel (das ist also näher gegen die Mittellinie zu) befindlichen Teile der (zum Gynobathrium gehörigen) Seitenwände aneinandergrenzender Karpiden, ohne sich auch nur zu berühren, emporgewachsen und nehmen (mit den Gynophyllen) an der Bildung der Außenwand dieses sekundär-synkarpen Gynöceums teil; einzig und allein die von den Seitenbündeln durchzogenen Teile der Seitenwände aneinandergren-

<sup>1)</sup> Dies scheint bei primär-synkarpen Angiospermen nicht möglich zu sein; doch gibt es natürlich auch Septen und Mittelsäulen sekundär-synkarper Gynöceen mit deutlichen Leitbündeln.

zender Karpiden einschließlich des kurzen Stückes bis zum Rande der Endopyle sind bei der Entstehung dieser sekundär-synkarpen Gynöceen gemeinsam emporgewachsen und zu einheitlichen Geweben verschmolzen. Das organophyletisch erste gemeinsame Emporwachsen geschah höchstwahrscheinlich in einem Stadium der Ontogenese, in welchem die Endopyle der (freien) Karpiden noch weit offen war, wobei anlässlich dieses gemeinsamen Emporwachsens überhaupt nur die Randteile der Karpiden miteinander verschmolzen. Die Seitenbündel kamen hierbei, oft zu Grenzbündeln vereinigt, in oder nahe an die Wand des Ovariums.

Bekanntlich besteht das Replum der Cruciferen wenigstens bei primitiven Typen aus zwei gegenüberliegenden, in der Zentralachse nicht zu einem einzigen Septum verschmolzenen, mithin also unvollständigen Scheidewänden, abgesehen von seinem proximalen Teile, welcher im Gegensatze zum mittleren und distalen, nicht der Länge nach halbiert erscheint. Das Replum entwickelt sich erst nach Beginn der Ontogenese der Ovula interkalar (zwischen den Ovulis und den verschmolzenen Randteilen der beiden aneinandergrenzenden Karpiden); daher glaube ich es als eine ganz junge Bildung ansehen zu müssen. Es dürfte daher nicht dem Gynobathrium einer *Betula* oder *Euphorbia*, welchem eben nur die zwischen den Gynophyllen eingeschalteten Gynobathrium-Teile in der Ovarwand der Cruciferen entsprechen würden, gleichzusetzen, sondern erst innerhalb der *Rhoeadales* entstanden sein. Auch die zwischen den Seitenbündeln und der Zentralachse befindlichen Teile der Septen anderer *Rhoeadales*, sowie der Septen, beziehungsweise der ebenfalls im distalen Teile gespaltenen Mittelsäule von *Polygala*, sind als ganz junge Neubildungen aufzufassen; sie sind alle als sekundäre Gynobathrium-Bildungen zu bezeichnen.

Während die Außenwand des primär-synkarpen Gynöceums ausschließlich aus Gynophyllen, welche mit den Rändern gemeinsam emporgewachsen sind, besteht, ist also die des sekundär-synkarpen, wenigstens bei den eben genannten Formengruppen, abwechselnd aus Längsstücken, welche ihrer Vorgeschichte nach Gynophylle sind, und aus solchen, welche dem Gynobathrium angehören, zusammengesetzt, wenn auch deren Grenzen heute nicht mehr genau feststellbar sind. Die Septen, beziehungsweise Mittelsäulen der Metangiospermen dürften aber, was einen Teil der *Rhoeadales*, sowie was die Familie der Polygalaceen anlangt, als sekundäre Gynobathrium-Bildungen anzusprechen sein — doch zumeist wohl nur, soweit es sich um die inneren, verhältnismäßig nahe der Zentralachse befindlichen Teile handelt.

Für die Familie der Capparidaceen sind bekanntlich „Gynophore“, das ist Stiele für das gesamte Gynöceum, charakteristisch; diese sind ebenso zu beurteilen wie die sekundären Gynobathrium-Bildungen der Anemoneen und Nymphaeaceen. Die Gynophore unterscheiden sich ja nur dadurch von den sekundären Gynobathrium-Bildungen der *Polycarpicae*, daß sie nur an ihrem distalen Ende Karpiden tragen, während die Gynobathrium-Bildungen der

*Polycarpicae* schon nahe der Basis (sowie außerdem oft auch oberhalb derselben) Karpiden produzieren. — Gestielte Karpiden besitzen die weiblichen Blüten von *Zanthoxylum americanum*; auch in diesem Falle handelt es sich um sekundär entstandene, distale Fortsetzungen der Anthokormus-Achse. — Demnach sind meiner Auffassung nach sowohl Gynophore, als auch Karpiden-Stiele Neubildungen; ihre Entstehung ist nicht dadurch verursacht, daß die Blüte ihrer Herkunft nach ein (zweiachsiger) Sproß ist.

Es wäre an dieser Stelle noch eine Begründung meiner Annahme, daß die von mir als Metangiospermen auf Grund von Gynöceum-Merkmalen zusammengefaßte Gruppe auch wirklich phylogenetisch einheitlich sei, notwendig, was insbesondere durch Hinweis auf andere, in dieser Gruppe mehr oder weniger einheitliche (womöglich nicht die generative Region betreffende) Merkmale geschehen könnte. Es wäre eine derartige Beweisführung schon deshalb nicht unwichtig, weil in neuerer Zeit sogar schon an eine diphyletische Entstehung der Monokotylen gedacht wurde.

Was nun gerade die Frage der Einheitlichkeit der Monokotylen und deren von fast allen Autoren als wahrscheinlich erachtete Abstammung von *Polycarpicis* anbelangt, möchte ich auf einen diesen beiden Gruppen eigentümlichen Tatsachen-Komplex hinweisen, welcher in keinem direkten Zusammenhang mit Gynöceum-Merkmalen zu stehen scheint, und daher umso mehr Beweiskraft hinsichtlich der Lehre von der Verwandtschaft und Einheitlichkeit der *Polycarpicae* und Monokotylen haben könnte. Es scheint nämlich, daß bei diesen beiden Gruppen die Eigenschaft, daß Stengelteile nicht in allen Teilen ihrer Querschnitts-Peripherie gleiche Wachstumsfähigkeit besitzen, ein wirkungsvolles Merkmal geworden ist; dreierlei Eigentümlichkeiten dieser beiden Gruppen möchte ich nämlich auf derartige Unregelmäßigkeiten im Wachstum von Stengelteilen zurückführen. Es handelt sich hierbei um drei, bei vielen Arten der *Polycarpicae* und Monokotylen beobachtete, laterale Verwachsungserscheinungen von Blattorganen, beziehungsweise Teilen derselben, welche zwar schon seit langem bekannt sind, deren gemeinsame, eben angedeutete Ursache aber wohl noch keine Erörterung gefunden haben dürfte. Es verschmolzen nämlich bei allen oder doch bei vielen Typen dieser beiden Metangiospermen-Gruppen: 1. Zwei aneinandergrenzende Seitenränder der beiden Keimblätter zum „einzigem Keimblatt“ der Monokotylen; 2. zwei aneinandergrenzende Seitenränder der beiden Blütenvorblätter zu „einem adosierten Vorblatt“; 3. zwei aneinandergrenzende Seitenränder der beiden Nebenblätter zu einem mehr oder weniger einheitlichen Gebilde. Dadurch, daß einzelne Sektoren der betreffenden Stengelteile zur Zeit der ersten Anlage der diesbezüglichen Blattgebilde ihre Wachstums-Geschwindigkeit verringerten, dürfte nämlich meiner Ansicht nach eine Näherung der Primordien dieser Blattgebilde und demgemäß ein gemeinsames Emporwachsen (und somit also eine seitliche „Verwachsung“) dieser vorher getrennten Organe stattgefunden haben. — Es kann also wenigstens, was *Polycarpicae* und Monokotylen

anbelangt, auch auf Grund anderer Merkmale als jene der floralen Region die Annahme einer stammesgeschichtlichen Einheitlichkeit berechtigt erscheinen.

Die „Klausen“-Bildungen der Boraginaceen und Labiaten kommen durch Ausstülpung der Längshälften derjenigen Teile der Karpiden-Wände, welche die Außenwand des Fruchtknotens bilden, zustande; mesotope, sekundär entstehende Gynobathrium-Bildungen wirken hierbei an der Vierteilung dieser bekanntlich stets dimeren Gynöceen mit. Es unterliegt keinem Zweifel, daß es sich hierbei nur um eine organophyletisch abgeleitete Entwicklungsstufe des Gynöceums handeln kann; doch sind die beiden genannten Familien, wie wohl überhaupt viele der Tubifloren, wenigstens meines Erachtens zu den Protangiospermen zu rechnen.

Hinsichtlich der organophyletischen Bewertung der einzelnen Typen der Angiospermen-Früchte möchte ich vor allem darauf hinweisen, daß es bekanntlich viele Gymnospermen gibt, deren Gynokladien in späteren Stadien der Ontogenese mehr oder weniger vollständig von der Außenwelt abgeschlossen sind, so bei (normal entwickelten) Früchten von *Juniperus*, sowie bei den Gnetinen; doch werden bei letzteren die Mikropylen meist nicht vollständig bedeckt; im allerletzten Stadium der Entwicklung findet allerdings oft ein sekundäres neuerliches Freilegen der Ovula statt, wie zum Beispiel bei *Biota* oder bei *Pinus*. Doch glaube ich vermuten zu können, daß die ersten Bedecktsamigen Schließfrüchte gehabt haben, zumal da sich ja auch die Früchte vieler lebender primitiver Angiospermen nicht öffnen. Die feste Umhüllung der Angiospermen-Gynokladien wird aber sogar schon bei manchen relativ ursprünglichen Typen im Endstadium der Entwicklung durch Ausbildung eines mehr minder komplizierten „Öffnungsmechanismus“ in irgendeiner Form rückgängig gemacht, wie zum Beispiel bei einigen Chenopodiaceen oder bei Amaranaceen. Wenn es nun bei manchen Angiospermen-Typen vorkommt, daß die (ontogenetisch oder phylogenetisch sekundär entstehenden) Spaltlinien der Früchte den Gynophyllgrenzen entsprechen, wie bei einigen Silenoideen, so ist dies selbstverständlich nicht als ein Beweismittel für die Annahme einer primitiven Stellung der betreffenden Gruppe zu verwenden. — Zum Schlusse möchte ich noch als wahrscheinlich bezeichnen, daß unter den organophyletischen Vorstufen der Schließfrüchte mancher abgeleiteter Gruppen (wie etwa der Früchte der Gramineen) auch nach Eintritt vollständiger, auch im Fruchstadium anhaltender Angiospermie, eine Entwicklungs-Epoche von kürzerer oder längerer Dauer gewesen sein dürfte, während welcher sich die Früchte auf irgend eine Weise geöffnet<sup>1)</sup> haben.

<sup>1)</sup> Über einen Nachweis einer Änderung des Öffnungsmechanismus während einer wohl nur kurzen Zeit innerhalb der Geschichte der Angiospermen vgl. meine oben zitierte Silenoideen-Arbeit.

## 2. Das Andröceum und die übrigen Organe der Blüte.

Die **männlichen**<sup>1)</sup> **Anthokormen** von *Casuarina*, worunter ich jene Sprosse verstehe, deren Seitensprosse in der Literatur männliche „Blüten“ genannt werden, sind zwar bereits ebenso wie die aller übrigen Angiospermen von begrenztem Wachstum; doch stehen ihre **Androphylle**, noch ähnlich wie bei *Ephedra*, in mehreren, durch verhältnismäßig lange Internodien getrennten Wirteln: Die Zahl der Androphylle jedes dieser Wirtel beträgt mindestens vier. In der Achsel jedes Androphylls wird je ein **Androkladium**, eine männliche „Blüte“ der Autoren, ausgebildet. Jedes Androkladium besitzt nicht weit oberhalb seiner Basis ein aus etwa vier Blättchen bestehendes, zumeist als „Perianth“ bezeichnetes **Amphigon** und am distalen Ende zwei Mikrosporophylle zu je zwei Mikrosporangien (Pollensäcken); die Mikrosporophylle entbehren jeglichen Restes eines vegetativen Teiles.

Als nächste Entwicklungsstufe der **männlichen Anthokormen** primitiver Angiospermen sind nun männliche<sup>1)</sup> Blüten vom Typus jener von *Abnus incana* aufzufassen, welche im Gegensatz zu jenen von *Casuarina* nur mehr aus einem einzigen Wirtel von wenigen (und zwar bei *Abnus incana* meist vier) **Androphyllen** bestehen. Jedem dieser Androphylle, das ist Blütenhüllblätter, ist ein **Androkladium**, d. i. ein Staubgefäß, superponiert, welches als Achselprodukt des unter ihm befindlichen Androphylls anzusehen ist.

Jedes Staubgefäß jeder Angiosperme ist als männliches Gonokladium, als **Androkladium**, aufzufassen; dieses ist dem weiblichen Gonokladium, dem Gynokladium, das ist also der Samenanlage, wesensgleich — abgesehen von den durch die sexuelle Verschiedenheit bedingten Unterschieden. Jedes Angiospermen-Androkladium hat, wenn man wenige, zweifellos diesbezüglich abgeleitete Typen ausnimmt, stets zwei aus zwei Mikrosporangien (Pollensäcken) bestehende Mikrosporophylle; diese beiden Mikrosporophylle bilden zusammen die **Anthere**. Ein Rest der Lamina des Mikrosporophylls ist bei keiner Angiosperme erhalten geblieben. Mit Ausnahme von *Casuarina* entbehren alle Angiospermen-Mikrosporophyllsprosse eines Amphigons.

---

<sup>1)</sup> Meine Erklärung der männlichen Anthokormen von *Casuarina*, sowie jener des *Abnus-incana*-Typus, stimmt im wesentlichen mit der in R. Wettstein, Handb. d. system. Botan., I. Aufl. (1907) und II. Aufl. (1911), niedergelegten Auffassung von der Entstehung der männlichen Blüten primitiver Angiospermen überein.

Das Filament entwickelt sich bei primitiven Angiospermen zumeist erst in späteren Stadien der Ontogenese zu verhältnismäßig bedeutender Länge und entsteht durch sekundäre (interkalare) Streckung des unterhalb der Sporophylle gelegenen Teiles der Achse des Androkladiums — also ähnlich wie bei *Ephedra campylopoda*. — Blattartig verbreiterte Konnektive, wie sie sich bei den verschiedensten Angiospermen-Familien finden, betrachte ich stets nur als Neubildungen, nicht aber als Reste vegetativer Teile der Mikrosporophylle.

Die distalen Teile der Stamina einiger *Casuarina*-Arten sind ebenso wie die mancher Betulaceen mehr oder weniger tief gespalten. Diese Spaltung möchte ich jedoch als sekundär auffassen. Als primitiv ist es hingegen zu bezeichnen, wenn bei vielen Protangiospermen noch jedes der beiden Mikrosporophylle des Androkladiums durch ein eigenes Leitbündel versorgt wird, oder, wenn das zwar nur in der Einzahl vorhandene Gefäßbündel eines Staubgefäßes doch in irgendeiner Beziehung, wie zum Beispiel durch Zweiteiligkeit des Hadroms<sup>1)</sup>, eine Zweiteilung aufweist. Allerdings war dieses primitive Merkmal der Zweiteilung in der Leitbündelversorgung die Vorbedingung für die eben genannte sekundäre Spaltung der Androkladien von *Casuarina*-Arten und von Betulaceen.

Bei *Garrya*<sup>2)</sup> ist die Zahl der Stamina (Androkladien) ebenso groß wie die der Perianthblätter; im Gegensatze zur männlichen Blüte von *Alnus incana* alternieren jedoch die Glieder des Androeums mit jenen der Blütenhülle. Trotzdem ist wenigstens meines Erachtens auch in diesem Falle jedes der Stamina als Achselprodukt eines Perianthblattes aufzufassen; die Perianthblätter aber sind als Androphylle zu bezeichnen; welchem der beiden seitlich von jedem Stamen befindlichen Blütenhüllblätter dieses Stamen als Achselprodukt zugehört, ist allerdings wohl nicht mehr festzustellen.

Daß nun nicht nur bei der relativ primitiven Protangiosperme *Garrya*, sondern insbesondere auch bei zahlreichen, abgeleiteteren Typen, ja überhaupt bei der Mehrzahl der Angiospermen Androkladien mit ihren Androphyllen alternieren und nicht diesen ihren Tragblättern superponiert sind, dürfte wohl in ähnlicher Weise eine Erklärung finden können wie die Alternanz der Gynokladien von *Juniperus communis* mit ihren Gynophyllen. In Fällen von großem Baustoffmangel im ganzen männlichen Anthokormus waren oberhalb der Mittellinie der Perianthblätter (insbesondere infolge der Anwesenheit des relativ dicken mittleren Teiles eben dieser Perianthblätter) verhältnismäßig geringe Mengen von Baustoffen vorhanden, so daß an diesen Stellen die Stamina nicht zur Entwicklung gelangen konnten. Ebenso wie bei *Juniperus communis* möchte ich auch in diesen Fällen vermuten, daß ein immer-

<sup>1)</sup> Vgl. hinsichtlich des diesbezüglichen Tatsachenmaterials auch: A. Ivancich, Der Bau d. Filamente der Amentaceen, in Öst. Bot. Zeitschr., 56. Jg. (1916), S. 305ff. (T. VII—VIII).

<sup>2)</sup> W. Wangerin, *Garryaceae* in Engler, Das Pflanzenreich, IV, 56a.

hin doch genügendes Vorhandenbleiben von organbildenden (speziell also in diesem Falle von Stamina-bildenden) Stoffen es ermöglichte, daß die Entwicklung der Androkladien nun doch zustande kam, wenn auch nur seitlich von den Mittellinien ihrer Tragblätter, so daß die Androkladien nunmehr mit ihren Tragblättern alternierten; diese Alternanzstellung wurde nun erblich festgehalten. Zufällig ungünstige Vegetationsbedingungen mögen auch in diesen Fällen die Voraussetzung hiefür, nämlich den Baustoffmangel in der ganzen männlichen Blüte, geschaffen haben. Selbstverständlich muß man annehmen, daß sich diese Änderung der Insertion der Androkladien am Stammbaum der Bedecktsamigen oftmals ereignet hat.

Daß zwei oder drei Androkladien und nicht mehr bloß ein einziges als Achselprodukte jedes einzelnen Androphylls, das ist jedes Blattes des einfachen Perianths, auftreten, trifft bereits für zahlreiche relativ ursprüngliche Angiospermen zu, wie zum Beispiel für *Juglandaceen*. Welchem Perianthblatt jedes Stamen als Achselprodukt angehört, ist auch dann oft nicht mehr mit Sicherheit zu erkennen. Es kann diese, in manchen Fällen noch viel bedeutendere Vergrößerung der Zahl der männlichen Androkladien in der Achsel eines und desselben Androphylls mit der Entwicklung von mehreren weiblichen Gonokladien als Achselprodukte eines und desselben Gynophylls bei *Cephalotaxus*, Pinaceen und Angiospermen verglichen werden.

Die Stellung der Stamina ist bei verhältnismäßig abgeleiteteren Angiospermen oft eine derartige, daß nur die der Blütenhülle zunächst gelegenen Staubgefäße mit Blättern der Blütenhülle alternieren. In der Regel entwickeln sich dann distaler inserierte Androkladien in den Winkeln zwischen den proximaleren; die Glieder eines etwaigen dritten, noch näher der Zentralachse befindlichen Staminal-, „Kreises“ alternieren mit den Staubgefäßen des mittleren, und so fort. Als Ursache für die Entwicklung dieser Anordnung der Androkladien dürfte hinsichtlich des äußeren Kreises dieselbe wie bei *Garrya*, hinsichtlich der übrigen Stamina aber die aus physikalischen Gründen stets mehr oder weniger gleichmäßige Baustoffverteilung zu betrachten sein. Auch die Gleichzeitigkeit von Staminal-, „Kreisen“ ist gewiß durch nichts anderes als durch gleichmäßige Nahrungszufuhr bedingt worden.

Dieses sekundäre Auftreten mehrerer Staminalkreise am Anthokormus abgeleiteter Angiospermen hat mit der primären Mehrwirteligkeit des männlichen Anthokormus von *Ephedra* oder *Casuarina* nichts zu tun. Auch die spirale Anordnung der Staubgefäße vieler *Polycarpicae* ist wohl nur als sekundär aufzufassen.

Abweichungen von der in der Literatur in Form von Diagrammen wiedergegebenen Stellung von Blütenorganen werden sich auf Grund von eingehenderen Untersuchungen, als dies bisher zumeist der Fall war, gewiß noch recht häufig auffinden lassen. So konnte ich feststellen, daß sich eine Stellung der Styli, bei welcher dieselben nicht mehr den Sepalen opponiert waren, nicht nur bei *Agrostemma Githago* (Taf. II, Fig. 20) und bei der unter dem Namen „*Coro-*

*naria*“ *tomentosa* (= „*Lychnis*“ *Coronaria*) von „*Lychnis*“, beziehungsweise *Silene* generisch getrennten Silenoidee (Taf. II, Fig. 19), sondern gelegentlich auch bei *Silene*<sup>1)</sup> *dioica* (= *Melandryum rubrum*) [Tafel II, Fig. 18] deutlich erkennen läßt. Allerdings ist die Stellung der Styli in diesen Fällen keineswegs bereits eine solche, daß sie schon genau mit den Sepalen alternieren; die Griffel besitzen eben dann bezüglich der Sepalen eine zwischen Oppositionsstellung und Alternanz intermediäre Insertion; ist doch auch die Stellung der Styli von „*Coronaria*“ *tomentosa* noch nicht so weit von der Oppositionsstellung bezüglich der Kelchblätter abgerückt wie bei *Agrostemma Githago*. — Auch in der unter dem Gattungsnamen „*Uebelinia*“ abgetrennten Gruppe von *Silene* (welche *Silene apetala* W. wahrscheinlich phylogenetisch sehr nahesteht) variiert die Stellung der Sepalen zu den Gynophyllen; während von mir untersuchtes Material von einer „*Ue.*“ *abyssinica* Hochst. gewiß nicht genetisch fernstehenden Sippe, „*Ue.*“ *spathulaefolia* Hochst., eine Stellung der Karpiden aufwies, welche nur wenig von einer Oppositionsstellung in bezug auf die Kelchblätter abwich, alternierten die Sepalen der von Thore C. E. Fries<sup>2)</sup> untersuchten „*Ue.*“ *abyssinica* Hochst. mit den Griffeln deutlich.

Man kann daraus nicht nur das eine schließen, daß die mit mystischen Ordnungsprinzipien im Weltall in Zusammenhang gebrachte, geometrisch genaue Anordnung der einzelnen Blütenorgane in Wirklichkeit oft gestört ist, sondern auch das, daß derartige Veränderungen sich innerhalb einer Gruppe relativ nahe verwandter Typen ereignen können; denn daran, daß genannte Silenoideen untereinander nahe verwandt sind, wird wohl niemand zweifeln.

Demgemäß glaube ich beispielsweise auch den Unterschied der Celastraceen von den Rhamnaceen, welcher bekanntlich darin besteht, daß bei ersteren die Stamina den Petalen opponiert sind, bei letzteren aber mit den Petalen alternieren, durch die Annahme einer Verschiebung der Insertion der Stamina ungezwungener erklären zu können als dadurch, daß ehemals zehn Staubgefäße vorhanden gewesen wären, von welchen das eine Mal die äußeren fünf, das andere Mal aber die inneren fünf verschwunden wären.

Die Lage der Glieder eines und desselben „Kreises“ zueinander, die „Aestivation“ oder „Knospendeckung“ ist selbstverständlich oft durch Raumverhältnisse bedingt. Sie ist keineswegs immer innerhalb einer phyletisch einheitlichen Formengruppe konstant, wie dies insbesondere früher meist angenommen wurde. Dies konnte ich<sup>3)</sup> innerhalb der Silenoideen nachweisen, indem Subgenera, Genera oder sogar Triben, deren „Knospendeckung“ bisher als ausnahmslos „imbricat“ oder als ausnahmslos „kontort“ bezeichnet worden

<sup>1)</sup> H. Neumayer, l. c.

<sup>2)</sup> Monographie der Gattung *Uebelinia* Hochst. in Fedde, Repertorium XIX (1923), S. 81f. — Der Verfasser dachte nicht an die Möglichkeit einer derartigen Inkonstanz der Stellung der Sepalen und meinte demgemäß, ich hätte dies nicht genau untersucht. — Wegen dieses einen Merkmals allein schon an nahe Beziehungen zu *Agrostemma* zu denken (wie dies von Seiten Th. C. E. Fries' geschieht), ist aber meines Erachtens keinesfalls möglich.

<sup>3)</sup> l. c.

war, diesbezüglich ganz inkonstant sind. (Vgl. Taf. II, Fig. 15: eine Blumenkrone von *Silene vulgaris*, welche kontorte Aestivation aufweist, wiewohl dieselbe bei den Arten des Subgenus *Behen* angeblich stets imbrikat ist.)

Abort des noch einfachen Perianths und mithin aller Androphylle, kommt (ohne wesentliche Veränderung von Zahl und Anordnung der Androkladien) auch schon bei relativ ursprünglichen Angiospermen vor, zum Beispiel bei allen Piperaceen.

Die Reduktion der Zahl der Staubgefäße einerseits bei Cynomoriaceen und Balanophoraceen, andererseits bei Hippuridaceen, Potamogetonaceen, Scheuchzeriaceen und Lemnaceen könnte mit außergewöhnlichen Vegetationsbedingungen, also mit Parasitismus, beziehungsweise Wasserleben, in Zusammenhang gebracht werden und durch ungünstige<sup>1)</sup> Wirkung dieser Vorbedingungen hervorgerufen sein. Die Rückbildungerserscheinungen in der Gramineenblüte möchte ich aber auf einen relativ ungünstigen Einfluß extrem trockener klimatischer Verhältnisse zurückführen.

Wenn man von Vorblättern, welche durch relative Verkürzung des Blütenstieles verhältnismäßig nahe unterhalb der Blüte inseriert sind, absieht, entbehren die weiblichen Anthokormen vieler primitiver Angiospermen einer typischen Blütenhülle; es fehlt diese beispielsweise in den weiblichen Blüten von *Casuarina*, *Myrica*, *Alnus* und *Garrya*. Die weiblichen Gonophylle sind ja schon bei den primitivsten Bedecktsamigen mit den weiblichen Gonokladien, den Ovulis, zum Fruchtknoten vereinigt und umhüllen die Ovula so vollständig, daß sie mit den Samenanlagen ein einheitliches Organ, den Fruchtknoten, bilden und nicht mehr als selbständiger Blattwirtel, wie dies bei typischen Blütenhüllen der Fall wäre, auftreten können; die (männlichen) Gonokladien der männlichen Anthokormen, die Stamina, werden hingegen nur zeitweilig vor der Anthese (während der Anthese aber bloß seitlich) von ihren Gonophyllen, den Blättern der Blütenhülle, bedeckt und stellen daher niemals ein ebenso einheitliches Gebilde mit ihren Gonophyllen dar, wie es der Fruchtknoten ist.

So wie der zwittrige Anthokormus von *Ephedra campylopoda* außer den Gonokladien beiderlei Geschlechtes nicht nur Gynophylle, sondern auch Androphylle entwickelt, ist dies in der Regel auch bei Zwitterblüten (das ist also zwittrigen Anthokormen) primitiver Angiospermen der Fall, welche demgemäß ganz wie die männlichen Blüten (das ist männlichen Anthokormen) eine aus Androphyllen bestehende Blütenhülle besitzen können. Dies gilt zum Beispiel von den zweigeschlechtlichen Blüten von *Ulmus*: Auf eine aus (meist) fünf Androphyllen bestehende Blütenhülle mit ebenso vielen Androkladien (Staubgefäßen), welche diesen Blütenhüllblättern superponiert und mithin noch als deren Achselprodukte zu erkennen sind, folgt die aus zwei

<sup>1)</sup> Vgl. auch: G. Klebs, Über Variationen der Blüte, in Pringsheim, Jahrbücher f. wiss. Bot., 42. Bd. (1906); Günther Schmidt, *Centaurium pulchellum* auf Bittersalzboden, in B. D. Bot. Ges., 38. Bd. (1920), S. 67f.

Gynophyllen bestehende Ovarwand, innerhalb welcher sich ein Gynokladium (Ovulum) als Achselprodukt des einen der beiden Gynophylle vorfindet.

Kommen aber bei primitiven Angiospermen an rein weiblich erscheinenden Anthokormen Perianthblätter zur Entwicklung und handelt es sich hierbei nicht etwa bloß um Vorblätter, wie bei *Myrica*, dann kann dies meines Erachtens nur als eine in Form von Androphyllen (welche der Achselprodukte, der Stamina, entbehren) sekundär hinzugetretene (funktionslose) männliche Sexualität gedeutet werden, wie zum Beispiel bei den unmittelbar<sup>1)</sup> unterhalb des Gynöceums befindlichen Blütenhüllblättern von *Juglans* und *Pterocarya*; denn eine eventuelle Einwendung, die Perianthblätter von *Juglans* und *Pterocarya* wären sekundär steril gewordene Gynophylle, möchte ich schon deshalb ablehnen, weil diese Blattorgane von jenen, welche die Gynöceumwand zusammensetzen, in jeder Beziehung völlig verschieden, den Blütenhüllblättern der männlichen Blüten derselben Genera, aber sehr ähnlich sind. Die in der Literatur als weiblich bezeichneten Blüten von *Juglans* und *Pterocarya* sind also ihrem organophyletischen Werte, wenn auch nicht ihrer Funktion nach, als zwittrige Anthokormen aufzufassen, und zwar deshalb, weil unmittelbar unterhalb der Gynophylle ebensolche, wenn auch der Androkladien entbehrende, Blattgebilde zu finden sind, wie sie als Androphylle an den männlichen Anthokormen derselben Genera vorkommen. Hiefür spricht auch der Umstand, daß bei *Pterocarya caucasica* in der Achsel dieser Perianthblätter von Blüten mit fertilen Gynöceen nicht selten wirklich Stamina konstatiert werden können, wenn auch ohne fertilen Pollen.

Im Einklang mit dieser meiner Erklärung der Blütenhülle scheinbar rein weiblicher Anthokormen primitiver Angiospermen steht auch die Angabe<sup>2)</sup>, daß in zweigeschlechtlichen Kätzchen von *Alnus*, deren proximale Blüten weiblich, deren mittlere zwittrig, deren distale aber männlich waren, die an der Grenze des weiblichen und des zwittrigen Teiles des Kätzchens befindlichen Blüten zwar keine Stamina, wohl aber schon ein ebensolches Perianth wie die rein männlichen Blüten und somit eine aus Androphyllen bestehende Blütenhülle gehabt hätten. Auch in diesem Fall zeigte sich also der Beginn der Zwitterigkeit durch Ausbildung eines Perianths unterhalb des Gynöceums.

Allerdings ist es meines Erachtens einstweilen noch unaufgeklärt, in Folge welcher Vorgänge es sich ereignen konnte, daß bei allen diesen Typen des zwittrigen Anthokormus die Sexualität des anderen Geschlechtes in die ursprünglich zweifellos ebenso wie bei *Ginkgo* stets nur eingeschlechtlichen<sup>3)</sup> Anthokormen der Angiospermen hineinverlegt worden ist. Dies darf, wenigstens meiner Meinung nach, keineswegs als Folge der hierdurch günstiger werdenden Vor-

<sup>1)</sup> Die äußeren Blätter der Blütenhülle sind wahrscheinlich Vorblätter (vgl. St. Herzfeld in Denkschr. d. Math.-Naturw. Kl. d. Ak. d. Wiss., Wien, XC. Bd. [1913]).

<sup>2)</sup> A. Schulz in B. D. Bot. Ges., 10. Bd. (1892), S. 305.

<sup>3)</sup> Natürlich fasse auch ich Sterilität oder Fehlen des Gynöceums, beziehungsweise Androceums in den Blüten abgeleiteter Angiospermen, wie z. B. von Asparageen, als sekundär auf.

bedingungen für die Sicherung der Bestäubung erklärt werden und wäre nur auf Grund von Erwägungen über die Mechanik der Vererbung unter Berücksichtigung aller jener Fragen, welche die Bewirkung der Entstehung eines bestimmten Geschlechtes betreffen, richtig zu beurteilen; diese Fragen harren aber eigentlich auch jetzt noch immer einer in jeder Beziehung befriedigenden Lösung. Jedoch kann jedenfalls soviel schon jetzt gesagt werden, daß das Auftreten von Organen des anderen Geschlechtes in einer Blüte, deren Vorläufer bei den Vorfahren der betreffenden Pflanze noch rein eingeschlechtlich waren, nur dadurch ermöglicht werden konnte, daß der diese zweigeschlechtliche Blüte tragende Organismus selbstverständlich auch von einem Genitalkern des anderen, sekundär hinzugekommenen Geschlechtes abstammt. So ist ja auch das Auftreten der Brustdrüsen beim Manne nicht als ein Zeichen einer Abstammung des Menschen von Zwitterwesen aufzufassen, sondern nur dadurch bedingt worden, daß jeder männliche Mensch nicht nur von einem männlichen, sondern auch von einem weiblichen Menschen abstammt. Die mechanischen Vorgänge aber, unter welchen die Verlegung weiblicher Eigenschaften in männliche Menschen vor sich ging, sind aber auch heute noch ebensowenig bekannt wie die Entstehung von Zwitterblüten!

In einigen Fällen ist allerdings eine Beeinflussung des Geschlechtes durch äußere Faktoren wirklich beobachtet worden. So werden bekanntlich die normalerweise unausgebildet bleibenden männlichen Geschlechtsorgane von weiblichen Individuen von *Silene pratensis* in Blüten, welche von einer *Ustilago*-Art befallen worden waren, in ihrer Entwicklung gefördert; bestäubungsphysiologische Vorteile haben in diesem Falle gewiß keine Rolle gespielt, sondern nur die durch den parasitischen Pilz verursachten physikalisch-chemischen Veränderungen. — Sehr wichtig für die Beurteilung der Frage, wie ein Hinzutreten eines anderen Geschlechtes in ehemals eingeschlechtiges möglich sein könnte, sind auch Ergebnisse<sup>1)</sup> von Versuchen mit Pteridophyten-Prothallien, deren Geschlecht durch die jeweilige chemische Beschaffenheit der dargebotenen Nährsalze bestimmt wurde. Sonach wäre es also nicht unmöglich, daß physikalisch-chemische Einwirkungen mehr oder weniger vollkommene Zwitterigkeit bei Angiospermen hervorgerufen haben.

Ganz verschieden von den genannten Fällen von sekundär entstandener Zwitterigkeit ist jene, wie sie bei *Salix*-Arten nicht selten vorkommt: Es treten nicht (eventuell funktionslose) männliche Organe zu den weiblichen hinzu, wie dies bei *Pterocarya* der Fall ist, sondern es entstanden Gebilde, welche intermediär zwischen männlichen und weiblichen Organen sind, also zum Beispiel Ovula-tragende Stamina. Diese Zwitterbildungen wurden auf Hybridisation<sup>2)</sup> zurückgeführt. Sie haben wohl nichts mit der Frage der Entstehung der Zwitterblüte der Angiospermen zu tun. Andererseits kann ein sekundäres Auftreten von Ovulis auf Antheren auch nicht

<sup>1)</sup> F. Noll in Niederrhein. Ges. in Bonn, 1907, A. S. 68.

<sup>2)</sup> N. Heribert-Nilsson, Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix* (Lunds Universitets Årsskrift, N. F., Avd. 2., Bd 14., Nr. 28).

etwa einen Beweis dafür liefern, das Stamina und Karpiden homolog sind; denn meines Erachtens kann eine sekundäre, eben erst entstandene Erscheinung niemals einen Hinweis auf historisch weit zurückliegende Vorstadien liefern.

Die Tatsache, daß an den Zwitterblüten aller Angiospermen die Gynokladien am distalen, die Androkladien aber an einem proximaler befindlichen Teil entstehen, setzt natürlich voraus, daß diese Anordnung bereits bei den Stammformen aller zwitterblütigen Angiospermen-Entwicklungsreihen aufgetreten ist. Da ich aber glaube annehmen zu müssen, daß die Zwitterblüte der Angiospermen mehrmals entstanden ist, müßte ich wohl eine gemeinsame Vorbedingung für diese mehrmals entstandene Art der Anordnung der Geschlechtsorgane verantwortlich machen — wenn ich nicht an ein mehrmaliges zufälliges Auftreten der diesbezüglichen Vorbedingungen denken wollte, was aber doch eine allzu gewagte Hypothese wäre. Man könnte sich aber den Entwicklungsgang etwa folgendermaßen vorstellen: Das Merkmal, daß weibliche Gonokladien im Falle des (ja auch schon bei Gymnospermen möglichen) gelegentlichen (womit ich sagen will, vereinzelt und inkonstant auftretenden) Zwitterigwerden von Blüten einer Sippe mit normalerweise nur eingeschlechtlichen Blüten stets nur im Zentrum der Blüte, nicht aber proximaler als die Androkladien auftreten können, wurde von den gemeinsamen (normalerweise nur eingeschlechtliche Blüten produzierenden) Vorfahren aller Angiospermen zwar nur ein einziges Mal (etwa infolge irgendwelcher physikalisch-chemischer Veränderungen) erworben, wurde aber vererbt und kam dann beim Konstant-Zwitterig-Werden der einzelnen Entwicklungsreihen der Angiospermen stets dadurch zum Ausdruck, daß weibliche Organe eines Anthokormus immer distaler inseriert sind als männliche. Daß Vorteile für die Arterhaltung diese mehrmals entstandene Anordnung in jedem einzelnen Entstehungsfalle hervorgerufen hätten, daran kann doch wohl von niemandem ernstlich gedacht werden; nennenswerte Vorteile dieser Anordnung sind übrigens keinesfalls<sup>1)</sup> irgendwo zu entdecken.

Es wäre verfrüht, wollte man sich bereits jetzt endgültig und einheitlich über die Herkunft der Blütenhüllblätter aller abgeleiteteren Angiospermen äußern; eine summarische Behandlung dieser Frage ist jedenfalls nicht berechtigt. Und so möchte ich im folgenden bloß jene Familien besprechen, welche in dieser Hinsicht heute schon genügend bekannt sein dürften.

Ich schiebe voraus, daß auch betreffs mehr oder weniger abgeleiteter Angiospermen, welche, ohne einen zweiten Kreis von Blütenhüllblättern je gehabt zu haben, nur einen besitzen, gesagt werden kann, daß dieser einzige Perianthkreis stets, und zwar auch dann, wenn die Zahl seiner Glieder sekundär etwas vermehrt sein sollte, als Androphyllkreis zu deuten ist, zum Beispiel bei „monochlamydeischen“ Centrospermen, bei Euphorbiaceen und Buxaceen,

<sup>1)</sup> Es zeigen ja auch die bestäubungsphysiologisch gewiß ganz wie Blüten funktionierenden Blütenstände von Kompositen in einigen Fällen die umgekehrte Anordnung. (Vgl. O. Hoffmann in Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfam., IV. T., Abt. 5, S. 95.)

bei *Hydrastis*, *Trautvetteria* und *Thalictrum*, bei *Akebia* und *Fothergilla*. Selbstverständlich ist die Zugehörigkeit der einzelnen Androkladien zu bestimmten Androphyllen sehr oft nicht mehr nachweisbar.

Auch die Glieder jener beiden „Kreise“, in welche die sechsblättrige Blütenhülle von Polygonaceen oder von *Decaisnea* oder die ebenfalls hexamere der meisten Monokotylen sekundär zerlegt ist, sind Androphylle; die Anordnung derselben in zwei „Kreisen“ dürfte in gleicher Weise wie die Alternanz der Androkladien mit den Androphyllen in der männlichen Blüte von *Garrya* zu erklären sein. Ich halte also die Petalen im sechsgliedrigen „Perigon“ von Monokotylen für wesensgleich den Sepalen; wenn auch vielleicht eine Vermehrung der Androphylle von fünf auf sechs anzunehmen ist, ist doch die Blütenhülle der Monokotylen (ebenso wie selbstverständlich die der Polygonaceen) nicht als wesentlich abgeleiteter zu bezeichnen als die einer Chenopodiaceenblüte mit fünfblättrigem Perianth. Die den Blütenhüllblättern von Monokotylen opponierten Stamina möchte ich (ebenso wie in Polygonaceen-Blüten) für Achselprodukte der unter ihnen befindlichen Perianthblätter (Androphylle) auffassen, und zwar auch, was die den inneren Perianthblättern opponierten (dem inneren Staminalkreis angehörenden) Staubgefäße anbelangt.

Die Glieder eines oder mehrerer innerer, bei verhältnismäßig primitiveren Gruppen noch nicht vorhandener Kreise der Blütenhülle halte ich aber auch in sehr vielen anderen Fällen für wesensgleich den bisherigen Androphyllen. Relativ günstiger gewordene Vegetationsbedingungen sowie Vergrößerung des den Blütenorganen zur Verfügung stehenden Raumes mögen Ursachen für die Vergrößerung der Zahl der Androphylle gewesen sein. Wiewohl also bei *Minuartia* und *Silene*, *Caltha* und *Adonis*, *Podophyllum* und *Mahonia*, *Menispermum* und *Laurus*, *Sedum* und *Sempervivum*, *Pirus* und *Cytisus* die Zahl der Hüllblätter der Blüte um die Elemente eines oder sogar mehrerer (vom bisher vorhanden gewesenen Perianthkreis mehr oder weniger verschiedener) Perianthkreise vermehrt ist, handelt es sich meines Erachtens doch nicht um Glieder eines oder mehrerer Staminalkreise, welche zu Blütenhüllblatt-ähnlichen Organen verwandelt worden sind, sondern um eine Neuentstehung eines oder mehrerer Kreise von (meist distaler als die primären Androphylle inserierten) Androphyllen. Es gehören jedoch wahrscheinlich allen diesen sekundären, die Zahl der Perianthblätter auf acht und mehr erhöhenden Androphyllen keine Androkladien als eigene Achselprodukte an — im Gegensatz zu den primären Androphyllen von *Ulmus* oder *Garrya* und den primären (einschließlich eventueller sekundärer) von Polygonaceen, von *Decaisnea* oder von Monokotylen.

Ich meine jedoch, daß Blätter der Blütenhülle in vielen Fällen nur Proximalteilen von Laubblättern organophyletisch gleichwertig sind, somit also bloß „Phyllodien“ wären; hiefür würde die Art der Leitbündelversorgung sprechen, da dieselbe ähnlich der von Blattstielen oder von Monokotylenblättern ist, indem sie sich oft durch das Vorhandensein mehrerer

paralleler oder doch unmittelbar von der Blattbasis abzweigender Hauptbündel auszeichnet.

Aus meinen bisherigen Ausführungen dürfte wohl schon hervorgehen, daß das (sekundäre) Auftreten mehrerer Androphyllkreise am Anthokormus abgeleiteter Angiospermen, wie zum Beispiel der *Polycarpicae*, mit dem (primären) Vorkommen zahlreicher Androphylle an den männlichen, beziehungsweise zwittrigen Anthokormen von *Ephedra* oder *Casuarina* nur äußerlich ähnlich ist. Doch läßt sich die Vermehrung der Androphylle und Androkladien an den Blüten der meisten *Polycarpicae* mit der Vermehrung der Gynophylle und Gynokladien bei vielen Arten dieser Reihe vergleichen.

Ich beginne mit der Besprechung des Perianths der Caryophyllaceen. Zwar findet man den inneren Kreis der Blütenhüllblätter der Silenoideen als Musterbeispiel einer aus Staubgefäßen hervorgegangenen Blumenkrone in der Literatur angeführt; doch entbehrt die Annahme, daß die Korolle der Caryophyllaceen als ein metamorphosierter, äußerster Kreis des Andröceums aufzufassen sei (wenigstens dem mir bekannten Tatsachenmaterial nach) einer ausreichenden Begründungsmöglichkeit.

Erklärt man die Entstehung der Petalen dieser Familie dadurch, daß in apetalen, zehnmännigen Centrospermen-Blüten fünf Stamina steril und petaloid geworden seien und hierauf fünf neue Stamina aufgetreten wären und sich also auf diese Weise die Blüte der dichlamydeischen dekandrischen Alsinoideen und Silenoideen herausgebildet hätte, dann würde man in diesem Falle eine Umkehrbarkeit der Entwicklungsrichtung für möglich halten, wie sie in dieser Form wohl kaum je zustande gekommen sein könnte und gewiß sonst in keiner Organismengruppe konstatiert worden ist. Will man aber die dichlamydeische Caryophyllaceen-Blüte von apetalen Blüten mit fünfzehn Staubgefäßen ableiten, muß man zugeben, daß sich in keiner der zahlreichen zu den Caryophyllaceen gehörigen Gattungen auch nur eine einzige, sicher apetale Art mit fünfzehn zweifellos als (fertile oder sterile) Stamina zu bezeichnenden Organen, von welchen im weiteren Verlaufe der Stammesgeschichte fünf zu Petalen geworden sein könnten, findet.

Literaturangaben von angeblich fünfzehn-gliedrigen Andröceen existieren allerdings bezüglich zweier Arten der Caryophyllaceen. Die eine ist *Achyronychia Cooperi*; deren Blüten sollen<sup>1)</sup> ein fertiles Stamen und bis vierzehn „Staminodien“ entwickeln. Doch sprechen die pluriovulaten Gynöceen, sowie vor allem die Tatsache, daß die Staminodien-ähnlichen Petalen der auch meiner Ansicht nach nahe verwandten Gattung *Paronychia* aus histologischen<sup>2)</sup> Gründen sicher als rückgebildete Korollblätter gedeutet werden müssen, für die Annahme, daß *Achyronychia Cooperi* ein abgeleiteter Typus der Caryophyllaceen ist;

<sup>1)</sup> Bentham et Hooker, Genera plantarum, III, S. 15.

<sup>2)</sup> Die histologische Beschaffenheit des fadenförmigen Petalums von *Paronychia Kapela* ähnelt nämlich der eines typischen, funktionsgemäß gebauten Blumenkronblattes, wie es sich bei den meisten Angiospermen findet (so auch bei Silenoideen und bei Alsinoideen selbst).

mindestens fünf von den vierzehn „Staminodien“ sind wohl als verkümmerte Korollblätter anzusehen und können demnach nicht organophyletische Übergänge zwischen Androkladien und Kronblättern sein, und zwar auch dann nicht, wenn meine Auffassung von der Herkunft der Korolle der Caryophyllaceen falsch sein sollte. Für *Queria hispanica*, der zweiten in dieser Beziehung beachtenswerten Caryophyllacee, werden zehn Stamina und fünf „Staminodien“<sup>1)</sup> angegeben. Pax<sup>2)</sup> nennt letztere mit vollem Recht „Diskusschuppen“, wie ja auch bei der gewiß nahe verwandten Gattung *Minuartia* „Diskusschuppen“, welche mit Staminodien nichts zu tun haben, sondern (wie aus meinen folgenden Ausführungen noch hervorgehen möge) Neubildungen der Anthokormus-Achse sind, bei allen Arten zu finden sind. Diese Diskusschuppen erhielten sich bei *Minuartia sedoides* auch nach Verlust der Petalen, also nicht anders als bei *Queria*; nur können bei *Queria* gelegentlich auch die Diskusschuppen abortieren.

Allerdings finden sich in der den Caryophyllaceen nahestehenden Familie der Portulacaceen Arten mit (mindestens gelegentlich) fünfzehn Staubgefäßen. Doch glaube ich keinen Grund zu haben, Kelch und Korolle der Portulacaceen als etwas anderes aufzufassen als die ebenso bezeichneten Blütenhüllkreise der Caryophyllaceen und halte also die Blüte der Portulacaceen — entgegen der Ansicht aller jener, welche den Kelch der Portulacaceen als Vorblattpaar, die Krone aber als gleichwertig dem Perianth der Amarantaceen bezeichnen — nicht für apetal. Für diese meine Auffassung spricht vor allem das Fehlen von irgendwelchen, wesentlicheren, morphologischen oder histologischen Unterschieden der inneren Blütenhüllblätter der Portulacaceen von jenen der Caryophyllaceen. Doch auch die Homologisierung des (drei- bis) zweiteiligen Kelches von *Portulaca oleracea* mit dem fünfblättrigen der Silenoideen scheint wenigstens mir keineswegs unmöglich zu sein. Wohl läßt die etwa zwanzig betragende Zahl der Gefäßbündel des Basalteiles des Kelches von *Portulaca oleracea* keinen direkten Schluß auf ehemalige Pentamerie zu; doch auch die zweifellos pentamere Korolle dieser Art wird in ihrem proximalen Teil durch zahlreiche Bündel versorgt, so daß die Korolle wenigstens in dieser Beziehung als relativ abgeleitet bezeichnet werden kann; im gleichen Sinne dürfte aber wohl auch der Kelch von *Portulaca oleracea* zu beurteilen sein, nur daß bei diesem nicht nur die Leitbündelversorgung, sondern auch die äußere Gestalt so verändert ist, daß sich ein Zusammenhang mit der meines Erachtens ehemals vorhanden gewesen Pentamerie nicht mehr leicht morphologisch oder histologisch nachweisen läßt. Überhaupt können die durch zahlreiche abgeleitete Merkmale charakterisierten Portulacaceen nicht als Ahnentypus, wohl aber als Deszendenten der Caryophyllaceen in Betracht gezogen werden; abgesehen von den meist extrem xerophil gebauten vegetativen Organen der Portulacaceen sei in dieser Hinsicht insbesondere auch auf das allen Gattungen dieser Familie zukommende Systylium hingewiesen.

<sup>1)</sup> Bentham et Hooker, l. c., I, S. 152.

<sup>2)</sup> In Engler-Prantl, Die nat. Pflanzenfam., III, 1 b, S. 78.

Wenn man aber sagen wollte, der äußerste Staminalkreis habe sich sofort bei seinem allerersten Auftreten (in bisher dekandrischen apetalen Gruppen) als Korolle entwickelt, und man auf diese Weise die Petalen von Staubgefäßen herleiten würde, könnte man diese Theorie doch nur als phantastisch bezeichnen.

Ich halte mich aber für berechtigt, bei Beurteilung der Frage nach der Entstehung der dichlamydeischen dekandrischen Blüten der Alsinoiden und Silenoiden aus den monochlamydeischen primitiver Centrospermen mit nur einem Staminalkreis eine Vermehrung der Androkladien von fünf auf zehn, sowie eine Neuentstehung von fünf Blattgebilden (zwischen dem primären Androphyllkreis, dem Kelch und dem Androeum) anzunehmen. Diese neuen Blattoorgane sind zwar auch als Androphylle aufzufassen; doch ist wohl keines der Stamina der betreffenden Blüten als Achselprodukt eines der primären Androphylle, der Sepalen, anzusehen. Zur Zeit der späten, von der der Sepalen ganz verschiedenen Entstehung dieser neuen Androphylle kann ja die Fähigkeit, eigene Androkladien zu produzieren, nicht mehr erhalten geblieben sein. — Auf die Ursachen der Ausbildung der Unterschiede zwischen primären und sekundären Androphyllen und mithin der charakteristischen Eigenschaften von Kelch- und Kronblättern, bei den besprochenen, sowie bei anderen Gruppen der Angiospermen komme ich noch zu sprechen.

Das gelegentliche Vorkommen von Zwischenformen von Korollblättern und Staubgefäßen darf gewiß nicht unbeachtet bleiben. Es muß in dieser Beziehung aber vor allem daran erinnert werden, daß sich derartige Gebilde meist dadurch von echten Staminodien (wie zum Beispiel von den sterilen Staubgefäßen von *Pulsatilla nigricans*) unterscheiden, daß nicht der ganze distale Teil derselben histologisch intermediär zwischen Korollblattlamina und Anthere, sondern, daß beispielsweise die linke Längshälfte eine halbe, histologisch typische Anthere, die rechte aber eine halbe, histologisch typische Lamina eines Petalums ist. Zufällig abnormer Raummangel mag nicht selten Ursache des Auftretens derartiger „Chimären“-artiger Abnormitäten gewesen sein. Diese Verminderung des zur Verfügung stehenden Raumes könnte nämlich verursacht haben, daß die Anlage eines Stamens mit der eines benachbarten Korollblattes gemeinsam emporwuchs; diejenigen Längshälften dieser beiden Organe, welchen die miteinander verschmelzenden Seiten dieser Organe zugehören, konnten nun infolge der gegenseitigen Behinderung dieser beiden benachbarten Organe nicht zur Ausbildung gelangen. Für diese Erklärung spricht die Tatsache, daß hierbei die Gesamtzahl der in Betracht kommenden Blütenorgane (das ist also Stamina + Petala), soviel ich wenigstens beobachtete, in der Regel vermindert<sup>1)</sup> wird. Jedenfalls sind derartige Mißbildungen nur

<sup>1)</sup> In folgendem Falle fehlte sogar noch ein weiteres Staubgefäß. Es bestand nämlich eine von mir (ohne daß ich schon vorher von dem Abnormalen ihrer Organe eine Ahnung hatte) in Serienschnitte zerlegte Knospe von *Silene vulgaris* aus fünf Kelchblättern, vier normal ausgebildeten Korollblättern, einem Gebilde, dessen distaler Teil zur einen Hälfte als (halbe) Anthere, zur anderen aber als (halbe) Lamina eines Petalum ausgebildet war, nur acht normal entwickelten Staubgefäßen und einem trimeren Gynöceum.

als vereinzelt auftretende, wahrscheinlich zumeist durch irgendwelche Entwicklungs-Beeinträchtigungen hervorgerufene Vorkommnisse, welche in organophyletischer Beziehung belanglos sind, zu bewerten.

Was nun aber das häufige Auftreten von Zwischenformen von Petalen und Staubgefäßen (wie überhaupt von Zwischenformen physiologisch und morphologisch verschiedenartiger Organe) in zweifellosen Zoocecidien anbelangt, mag dies wohl dadurch zu erklären sein, daß die direkte mechanische Wirkung der tierischen Verletzungen topographische Verschiebungen hervorgerufen hat; infolgedessen wurde eine Mischung der physikalisch-chemischen Vorbedingungen für die voneinander wesentlich verschiedenen Organanlagen und mithin eine Mischung der Organanlagen selbst bewirkt, was natürlich die Entstehung derartiger Zwischenformen zur Folge haben mußte, ohne daß man deshalb schon annehmen müßte, daß Petalen von Staubgefäßen abzuleiten wären.

Auch die „Parakorollar“-Bildungen der Silenoideen können nicht als Beweismittel für eine Ableitung der Korollblätter der Caryophyllaceen von Staubgefäßen herangezogen werden; schon ihr ausschließliches Vorkommen bei den abgeleiteten Typen dieser Familie spricht gegen eine größere organophyletische Bedeutung dieser Gebilde. Es würden nach einer derartigen Hypothese die beiden „Appendices“ des Korollblattes einer *Silene nutans* inneren Pollensäcken, die beiden Zipfel der Lamina aber äußeren entsprechen. Meines Erachtens sind diese „Parakorollar“-Bildungen hingegen nur als sekundär entstandene Emergenzen von Androphyllen zu deuten; hinsichtlich der Vorbedingungen für die Entstehung von zwei Appendices ist aber zu beachten, daß die vierflügelige Form des Nagels des Petalums bei vielen Silenoideen auf die Form des Raumes<sup>1)</sup>, in welchem die Anlage des Petalums zur Entwicklung kommen muß, zurückzuführen ist; die Vierteiligkeit des distalen Teiles des Korollblattes in frühen Stadien der Ontogenese (welche durch das Vorhandensein der Anlagen von zwei Zipfeln der Lamina und zwei Appendices zustande kommt) steht aber in direktem plastischen Zusammenhang mit jener Vierflügeligkeit des Nagels des Korollblattes.

Es ist in diesem Zusammenhang auch der sogenannten gefüllten Blüten Erwähnung zu tun, zumal da für dieselben die Umwandlung von Stamina in petaloide Gebilde als charakteristisch bezeichnet wird. Wiewohl es kaum zweifelhaft sein kann, daß bei manchen gefüllten Blüten eine Metamorphose von Androkladien wirklich die Ursache des Auftretens petaloider Gebilde, welche außer der normalen Anzahl der Petalen entstanden sind, gewesen ist, muß doch auch darauf hingewiesen werden, daß zum Beispiel gerade bei *Dianthus* nicht selten neben der normalen Zahl der (meist sterilen) Stamina weit mehr als fünf Korollblätter zu finden sind. Will man nicht doch diese petaloiden Gebilde für neu

<sup>1)</sup> Vgl. diesbezüglich auch: A. Günthart, 85. Versammlung deutscher Naturforscher u. Ärzte, 1913, 2. T., 1. Hälfte, S. 625.

entstandene Blattorgane halten, müßte man also eine Vermehrung der Stamina und hernach erst Petalisierung eines Teiles derselben annehmen; dagegen würde aber der Umstand sprechen, daß gefüllte Blüten von *Dianthus* mit nur wenig vermehrter Zahl der Petalen keine entsprechend größere Zahl von Staubgefäßen aufweisen, so daß also das zu postulierende Bindeglied mit zahlreichen Staubgefäßen und nur geringer Zahl von Petalen fehlen würde. Nicht ernst zu nehmen wäre aber auch in diesem Fall die Hypothese, daß neu entstandene petaloide Organe neue Stamina seien, welche sich sofort bei ihrem ersten Auftreten petaloid entwickelt haben.

*Sterilität des Pollens und der Ovula, Durchwachsen der Blüten, Ausbildung von Seitensprossen innerhalb der Blüten, „Verlaubung“ der Ovula und andere abnorm zu nennende Veränderungen, welche manchen gefülltblütigen „Rassen“ von Kulturpflanzen sogar mehr oder weniger konstant zukommen, scheinen hingegen auch<sup>1)</sup> meines Erachtens nur darauf hinzudeuten, daß das Auftreten gefüllter Blüten in der Regel als eine pathologische Erscheinung (die zuweilen auch erblich festgehalten werden konnte) anzusehen ist. Die Vermehrung der Kronblatt-ähnlichen Organe dürfte hierbei wenigstens in vielen Fällen durch Vergrößerung der Zahl der Androphylle zustande gekommen sein. Jedenfalls darf man die überzähligen Blütenorgane, welche sich in gefüllten Blüten im Vergleich zu noch ungefüllten zeigen, sowie diejenigen Gewebe, durch welche sich Organe gefüllter Blüten von jenen ungefüllter unterscheiden, nur als Neubildungen, beziehungsweise als sekundäre Umbildungen, nicht aber als Rückschläge oder „Atavismen“ auffassen.*

Mit Ausnahme der Nektar absondernden Stamina, beziehungsweise Staminodien einiger Arten von *Clematis* und von *Pulsatilla* glaube ich auch alle als „Honigblätter“ bezeichneten Organe der Ranunculaceen und Berberidaceen als sekundär entstandene Androphylle deuten zu können.

Gemeinsames Merkmal derselben ist, daß sie zwar in frühen Stadien der Ontogenese der Blüte meist viel kleiner oder höchstens ebenso groß wie die Staubgefäße sind, daß sich später aber das Längenwachstum fast stets sehr bedeutend zugunsten der Honigblätter ändert. Es messen beispielsweise die Honigblätter von *Epimedium hexandrum* in frühen Stadien nur ein Drittel der Länge der Stamina; im Endstadium der Ontogenese erreichen aber diese Nektarorgane die Länge der Staubgefäße. Die Nektar sezernierenden Korollblätter von *Ranunculus acer* sind in sehr jungen Knospen etwa halb so lang als die Stamina, während der Anthese aber ungefähr doppelt so groß als dieselben. Unter der Annahme, daß die Honigblätter von *Epimedium* und *Ranunculus* organophyletisch junge, in Aufwärtsentwicklung befindliche Organe seien, ist diese ontogenetisch späte, dann aber relativ starke Entwicklung derselben ohne weiteres zu verstehen. (Eine ähnliche Änderung der Längenverhältnisse

<sup>1)</sup> Vgl. auch: H. Molisch, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei, III. Aufl. (1920), S. 271ff., sowie die dortselbst zitierte Literatur.

neuentstandener Androphylle zu den Staubgefäßen zeigt sich übrigens auch hinsichtlich der Korollblätter von *Saponaria officinalis*.)

Anders verhalten sich hingegen echte Staminodien, wie zum Beispiel die Nektarien von *Pulsatilla nigricans*. Auch diese Honigorgane sind in frühen Stadien der Ontogenese kürzer als die fertilen Stamina; doch ändert sich dies auch späterhin nicht wesentlich; denn vollständig entwickelte sterile Androkladien von *Pulsatilla nigricans* reichen nur etwa bis zu einem Drittel der Länge der fertilen und erweisen sich demgemäß als reduzierte Organe.

Während Stamina und Staminodien von *Pulsatilla* und ebenso auch von *Clematis alpina* durch alle möglichen Übergänge miteinander verbunden sind (wobei man nicht behaupten kann, daß diese, zweifellos organophyletischen Zwischenglieder als pathologische Mißbildungen bezeichnet werden können), sind die Nektarorgane von *Trollius*, *Helleborus*, *Ranunculus*, *Mahonia* oder *Epimedium* auch in sehr frühen Stadien der Entwicklung stets sehr leicht von den Staubgefäßen zu unterscheiden; ich wenigstens konnte bei diesen Gattungen niemals zwischen beiderlei Organen intermediäre Gebilde beobachten, wenn ich von ganz vereinzelt Vorkommnissen von „Chimären“-artig zur Hälfte als Anthere ausgebildeten Korollblättern von *Ranunculus* absehe. Andererseits sind die Honigblätter von *Mahonia* vor Entwicklung ihrer erst in späteren Stadien auftretenden Nektardrüsen ihrer Plastik nach in keiner Weise von den (nicht sezernierenden) Korollblättern und nur sehr wenig von den Kelchblättern verschieden.

Die Honigblätter von *Trollius* besitzen trotz ihrer Schmalheit stets drei parallele Längsbündel, ebenso wie dies bei Ranunculaceen auch sonst von Androphyllen, ja sogar von unterhalb der Blüte befindlichen Blättern der Blütenregion gilt. In den, wiewohl verhältnismäßig breiten, Staminodien von *Clematis alpina* findet man hingegen nur ein Längsbündel oder höchstens noch ein (mit dem Hauptnerv ungefähr paralleles) Seitenbündel.

Auch muß darauf hingewiesen werden, daß sich innerhalb der Gruppe der *Polycarpicae* zwischen Sepalen, zwar nektarlosen, aber distaler als die Sepalen inserierten Blütenhüllblättern, Sepalen-ähnlichen Nektarien und von Sepalen völlig verschiedenen Nektarien alle theoretisch denkbaren organophyletischen Bindeglieder vorweisen lassen, so daß mir schon deshalb eine Homologie dieser Organe wahrscheinlicher erscheint als eine verschiedene Herkunft derselben. Jedoch fehlen Übergänge von Staubgefäßen zu Honigblättern innerhalb der Gattung *Trollius*, wiewohl gerade innerhalb dieser Gattung Arten mit und Arten ohne Honigblätter aufgetreten sind, so daß man also gewiß organophyletische Zwischenglieder finden müßte, wenn diese Nektarorgane aus Staubgefäßen entstanden und nicht eben doch ganz neue Organe wären.

All dies spricht also meines Erachtens nur dafür, daß die „Honigblätter“ und „Korollblätter“ der *Polycarpicae* — mit nur wenigen Ausnahmen, wie *Clematis alpina* und *Pulsatilla* — sekundär entstandene, zwar den bisherigen Androphyllen wesensgleiche, jedoch vermutlich eigener Achsel-

produkte entbehrende Blattgebilde, nicht aber steril gewordene Androkladien sind.<sup>1)</sup>

Ich halte aber schon deshalb kein einziges der Staubgefäße für ein Achselprodukt eines dieser neuentstandenen Androphylle, weil ich keinen rechten Grund habe anzunehmen, daß ein Teil der Stamina der betreffenden Blüten erst gleichzeitig mit oder gar nach Entstehung dieser sekundären Androphylle aufgetreten ist; es erscheint mir aber auch in diesem Falle unwahrscheinlich, daß historisch viel später entstandene Androphylle als etwa jene von *Ulmus* oder *Celosia* noch die Fähigkeit haben, eigene Achselprodukte zu entwickeln.

Einer Erörterung bedürfen allerdings noch die Korollblätter einiger Arten der Gattung *Nymphaea* und von *Victoria regia*<sup>2)</sup>, welche angeblich durch zahlreiche Übergänge mit den Staubgefäßen verbunden sein sollen. Es unterliegt gewiß keinem Zweifel, daß sich die äußersten Stamina von *Nymphaea alba* von den innersten Petalen nur durch das Vorhandensein der im Vergleich zu jenen der inneren Antheren etwas kleineren Pollensäcke unterscheiden lassen; im Falle des Sterilwerdens der proximalsten Staubgefäße würden also tatsächlich Androkladien zu petaloiden Gebilden geworden sein.

Vor allem möchte ich hiezu bemerken, daß ich keineswegs in jeder der von mir untersuchten Blüten von *Nymphaea alba* Antheren mit verkümmerten Pollensäcken fand, und, wenn wirklich, dann nur an einem oder zwei Staubgefäßen. Weiters verdient auch die Tatsache Beachtung, daß eine Anzahl von *Nymphaea*-Arten<sup>2)</sup>, ebenso wie die der Gattung *Victoria* zweifellos nahestehende *Euryale ferox*<sup>2)</sup>, der Übergänge zwischen Staubgefäßen und Petalen entbehren. Was aber *Nymphaea alba*, sowie *Victoria regia* anbelangt, glaube ich vermuten zu dürfen, daß die proximalsten von den bis in die Zone der Korollblätter hinab in großer Zahl entwickelten Androkladien, sowie vielleicht auch die distalsten der bis in die Zone der Androkladien hinauf ebenfalls in sehr großer Anzahl auftretenden Korollblätter physiologisch und hiedurch bezüglich ihrer Merkmale von den Organen der Nachbarzone beeinflusst wurden; auf diese Weise entstanden also sekundäre Annäherungsformen, nicht aber organophyletische Bindeglieder von Korollblättern zu Androkladien, beziehungsweise von Androkladien zu Korollblättern. Auch ist das gelegentliche Auftreten von „Chimären“-ähnlichen, durch Verschmelzung eines Stamens mit einem Korollblatte entstandenen Gebilden nicht undenkbar, da ja infolge der großen Zahl der Blütenorgane leicht Raummangel eintreten kann.

Mit Ausnahme von einem oder dem anderen der innersten der als Korollblätter bezeichneten Organe besteht also meines Erachtens auch die Gesamtheit der Hüllblätter einer Blüte von *Nymphaea alba* und *Victoria regia* aus Androphyllen.

<sup>1)</sup> Von größter Wichtigkeit für die Beurteilung dieser Frage ist auch das in R. Schrödinger, Der Blütenbau der zygomorphen Ranunculaceen und seine Bedeutung für die Stammesgeschichte der Helleboreen (in „Abhandlungen der Zoolog.-Botan. Gesellschaft“, IV. Bd., Heft 5) mitgeteilte Tatsachenmaterial.

<sup>2)</sup> R. Caspary in Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien, III, 2, S. 6ff.

Ich hatte Gelegenheit, die vollständig apopetal gewordene Rasse von *Capsella Bursa-pastoris* zu untersuchen. Doch kann ich das Auftreten von überzähligen [das ist die Normal-Zahl sechs überschreitenden<sup>1)</sup>] Staubgefäßen an jenen Stellen der Blüten, wo bei der gewöhnlichen, Korollblätter entwickelnden Rasse von *Capsella Bursa-pastoris* die Korollblätter waren, nur als eine physiologisch interessante Neuentstehung, nicht aber als Beweis dafür ansehen, daß bei den Ahnen der Cruciferen an der Stelle, wo heute die Petalen stehen, Stamina gestanden, und, daß die Petalen der Cruciferen auf diese Stamina zurückzuführen sind. Ich möchte vielmehr annehmen, daß der (vielleicht durch ungünstige Lebensbedingungen verursachte) Ausfall der Fähigkeit, Petalen auszubilden, die Verstärkung der Fähigkeit, männliche Geschlechtsorgane hervorzubringen direkt verursachte, was begreiflicherweise in den durch den Abort der Petalen freigewordenen Räumen<sup>2)</sup> geschehen mußte. Daß starkes Beschneiden vegetativer Organe bekanntlich schon oft Kulturpflanzen, die lange nicht blühhfähig waren, zum Blühen brachte, ist eine hiemit vergleichbare Erscheinung; ja, auch der umgekehrte Fall, Förderung der vegetativen Organe bei Sterilität der generativen, wie dies bekanntlich bei vielen Hybriden vorkommt, darf meines Erachtens hier zum Vergleiche herangezogen werden.

Fälle von Vergrößerung eines Organes als direkte Folge der Rückbildung eines anderen sind ja doch überhaupt nicht selten. Ich möchte vor allem auf die Vergrößerung der Endfieder nach Rückbildung der Seitenfiedern an den Blättern von *Onobrychis Plantago* im Vergleich zu den anderen *Onobrychis*-Arten und von *Fraxinus excelsior* var. *monophylla* im Vergleich zur Esche mit typischen gefiederten Blättern, sowie der Blattstiele (*Citrus Hystrix*, *Lathyrus Nissolia*) und Nebenblätter (*Lathyrus Aphaca*) nach mehr oder weniger weitgehender Rückbildung der Blattspreite hinweisen; auch die Verbreiterung von Stengelorganen (*Muehlenbeckia platyclados*, *Gemista sagittalis*) nach Reduktion der Blattorgane möchte ich in diesem Sinne deuten. Es vikariieren ja Dimensionen von Organen oft auch innerhalb einer und derselben Sippe<sup>3)</sup>.

Demgemäß glaube ich auch bezüglich des Auftretens von Korollblattartigen Organen an Stelle von Staubgefäßen in gefüllten Blüten meist an ein Vikariieren der generativen mit den vegetativen Organen denken zu dürfen (was ja auch mit der verminderten Fertilität in den Gynöceen der meisten gefüllten Blüten im Einklange steht), in der Regel aber eben nicht an eine Entstehung von petaloiden Organen aus Staubgefäßen.

Es scheint mir hingegen zweifellos, daß Petalen des öfteren an Teilen des Blütenbodens auftreten, welche die Fähigkeit der Ausbildung von Staubgefäßen noch nicht

<sup>1)</sup> Die Zahl der Stamina war übrigens an nicht wenigen der von mir gesehenen aller Petalen entbehrenden *Capsella*-Blüten nur auf sieben, acht oder neun vermehrt.

<sup>2)</sup> Ähnlich wie die apopetale Rasse von *Capsella Bursa-pastoris* verhält sich vielleicht auch die Rosaceen-Gattung *Neviusia* zu *Kerria* (vgl. auch: Sv. Murbeck, Über staminale Pseudopetalie und deren Bedeutung für die Frage nach der Herkunft der Blütenkrone, Lunds Universitets Arskrift, N. F., Avd. 2, Bd. 14, Nr. 25 (1918), S. 6ff.).

<sup>3)</sup> H. Neumayer, Einige Fragen der speziellen Systematik, erläutert an einer Gruppe der Gattung *Silene*, in Österreich. Bot. Zeitschr., 72. Jg. (1923), S. 284ff. (Wettstein-Festnummer).

ganz verloren haben; von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, können aber dann jene Fälle eine Erklärung finden, bei welchen Basalteile petaloider Gebilde Antherenfächer<sup>1)</sup> tragen.

Wenn in manchen Fällen nicht nur zwischen dem primären Androphyllkreise und dem Andröceum, sondern auch unterhalb des primären Androphyllkreises neue Blattorgane entstanden sind, ist dies wohl nicht zu verwundern. Und so glaube ich berechtigt zu sein, die bei Malvaceen, sowie anderseits bei den meisten *Potentillinae* und *Dryadinae* auftretenden „Außenkelchblätter“ für sekundär entstandene, den bisherigen Androphyllen wesensgleiche Organe (ohne eigene Achselprodukte) zu halten — nicht aber für Hochblätter, welche der Blüte durch Verkürzung des Blütenstiels genähert wurden. Maßgebend für eine derartige Beantwortung dieser Frage war mir vor allem das Fehlen wesentlicher Unterschiede der „Außenkelchblätter“ von den „Kelchblättern“ bei den erwähnten Gruppen.

Was nun die Entstehung der Unterschiede zwischen „Kelch“ und „Korolle“ anbelangt, muß zunächst darauf hingewiesen werden, daß ungeschützt vor den Unbilden der Außenwelt sich entwickelnde Organe jedenfalls ein ganz anderes Aussehen haben müssen als jene, welche umhüllt den größten Teil ihrer Ontogenese durchmachen und mithin unter ganz anderen Lebensbedingungen heranwachsen. So unterscheiden sich zuweilen sogar die zwei inneren der fünf Sepalen einer und derselben Blüte von den drei äußeren zum Beispiel dadurch, daß die inneren insbesondere an ihren Rändern Chlorophyll- und Interzellularen-arm und infolgedessen durchsichtig, die äußeren aber ihrer ganzen Breite nach grün und undurchsichtig sind — wiewohl selbstverständlich alle fünf Sepalen der betreffenden Blüte organophyletisch gleichwertig sind.

Doch möchte ich insbesondere jene physikalisch-chemischen Vorbedingungen, welche an den Gonokladien-tragenden Sprossen die Bildung dieser Gonokladien ermöglichten, auch dafür verantwortlich machen, wenn in der Umgebung der Gonokladien Anthokyan-Reichtum und Fehlen des Chlorophylls so oft zu beobachten sind. Lebhaft purpurrot sind ja schließlich auch die Empfängnisorgane von *Corylus Avellana* und *Juglans Sieboldiana*, ohne daß diese beiden Arten der Insekten-Anlockung bedürftig wären.

Auch ist es gewiß begreiflich, wenn schon in frühen Stadien der Ontogenese der Belichtung ausgesetzte äußere Blütenhüllblätter Chlorophyll enthalten, lange des Lichtgenusses entbehrende innere hingegen nicht so viel oder sogar kein Chlorophyll ausbilden. Wie sehr aber das Vorhandensein von Chlorophyll

<sup>1)</sup> Vgl. Sv. Murbeck, l. c., S. 25, Fig. 5; meines Erachtens sind die proximalen Teile der abgebildeten, mehr oder weniger petaloid aussehenden Gebilde bis zu den distalen Enden der Antherenfächer, welche an diesen Gebilden entwickelt werden, als Stamina aufzufassen, welche, auf einem zur Bildung von Staubgefäßen noch befähigten Teile des Blütenbodens entstanden, an ihren distalen Enden mehr oder weniger deutliche Blattorgane, „Petalen“, tragen.

durch die Lichtmenge, welche die betreffenden Organe erhalten, beeinflusst wird, konnte ich unter anderem auch aus der Beobachtung ersehen, daß (nahe der Zentralachse befindliche!) Teile der Gynobathrien von *Begonia*-Arten, deren Ovarwände aus verhältnismäßig stark lichtdurchlässigem Wassergewebe bestehen, reichlich Chlorophyll enthalten, was bei Gynobathrien im übrigen nur selten der Fall ist.

Natürlich kann auch nach Verlust der Möglichkeit einer entsprechenden Belichtung die Fähigkeit, Chlorophyll auszubilden, eine zeitlang noch erblich festgehalten werden, wie ja die reichliche Menge von Chlorophyll in den Prothallien von *Ginkgo* und *Taxus* beweist.

Auch gibt es an jeder grünen Pflanze viele gut belichtete Organe, welche kein Chlorophyll enthalten, wie zum Beispiel die Schuppen vieler Winterknospen, sowie in der Regel alle älteren Stammteile; chemische Veränderungen in den Membranen der Epidermis haben vielleicht die Belichtung und mithin die Ausbildung oder die Erhaltung des Chlorophylls unmöglich gemacht — was ja auch nicht gegen meine Erklärung der Unterschiede von „Kelch“ und „Korolle“ spricht.

Prävalieren aber die mit der Bildung von Gonokladien selbst im Zusammenhange stehenden Vorbedingungen gegenüber den eben erwähnten äußeren Einflüssen auch in den äußeren Teilen der Anthokormen, dann sind eben alle Blütenhüllblätter mehr oder weniger auffallend gefärbt und nicht bloß die inneren. Die für den Gonokladien-tragenden Teil des Anthokormus charakteristischen physikalisch-chemischen Verhältnisse, welche sich von jenen der vegetativen Organe wesentlich unterscheiden müssen, beeinflussen also entweder die Färbung aller Perianthblätter, wie etwa bei Polygonaceen, bei *Tulipa* oder bei *Narcissus*, oder nur die der distaleren, wie bei *Alisma* oder bei Bromeliaceen, oder dieser physikalisch-chemische Einfluß hatte, auf unbekannt Weise daran behindert, in dieser Beziehung keine äußerlich wahrnehmbare Bedeutung, wie dies bei den durchaus grün gefärbten Perianthblättern von Juglandaceen oder Ulmaceen der Fall ist. Andererseits sind in vielen Fällen, wie bei *Euphorbia* oder bei Labiaten, auch Blattorgane außerhalb der Anthokormen, wenn auch immerhin in der nächsten Nähe derselben, von der Einwirkung der mit der Bildung der Gonokladien zusammenhängenden Vorbedingungen betroffen und demgemäß wie Korollblätter auffallend gefärbt.

Inbesondere die histologische Beschaffenheit der distaleren, Korollblätter genannten Androphylls ist von jener der Kelchblätter gänzlich verschieden. Vor allem muß hiebei darauf verwiesen werden, daß abgeschlossen und infolgedessen (unter sonst gleichen Umständen) in verhältnismäßig größerer Feuchtigkeit sich entwickelnde Organe nicht selten auch in anderen Fällen dünnere Membranen, sowie relativ geringere Gesamtzahl aller Zellen<sup>1)</sup> und vor allem

<sup>1)</sup> Diese geringe Gesamtzahl der Zellen in den Korollblättern im Vergleiche zu jenen in den Kelchblättern kommt bald durch relativ größere Dimensionen der Zellen selbst, bald aber durch geräumige, von verhältnismäßig kleinen Zellen umgebene Interzellularen zustande.

größeren Flüssigkeitsgehalt besitzen. Merkmale, welche also direkt durch das feuchtere Medium hervorgerufen sein könnten. Dieser verhältnismäßig große Wassergehalt der Kronblätter steht ebenso wie ihr Mangel an Assimilationsgewebe in bestem Einklange mit der dürftigen Entwicklung der Leptomim Vergleiche zu den Hadromteilen, während das Leptom-Gewebe der grün gefärbten Kelchblätter begreiflicherweise jenem rein vegetativer Blätter nicht nachsteht. Die geringe Dicke und demgemäß geringere Steife der Außenwände der Epidermiszellen von Korollblättern hat nun sehr oft papillenartige Vorwölbungen dieser Zellen zur Folge — entsprechend der Tendenz des Inhaltes derselben, sich wie ein Flüssigkeitstropfen allseits und somit auch auf der Außenseite abzurunden, was natürlich an verdickten Außenwänden von Epidermiszellen anderer Organe keineswegs möglich sein kann. Wie sehr diese Erklärung der histologischen Beschaffenheit der Blumenkronblätter berechtigt ist, scheint mir insbesondere auch daraus hervorzugehen, daß sich nicht nur die Innenseite eines Gliedes des einzigen, niemals Korolle genannten Kreises der Blütenhülle von *Anemone silvestris*<sup>1)</sup>, sondern auch die der „Spatha“ genannten Umhüllung der Infloreszenz von *Calla palustris*<sup>1)</sup> von den Außenseiten dieser beiden recht verschiedenartigen Organe durch das Vorhandensein typischer Korollblatt-Papillen auszeichnen.

Auch den Umstand, daß überhaupt alle Gonophylle stets recht wesentliche Unterschiede im Vergleiche zu den Laubblättern aufweisen, könnte man vielleicht auf nichts anderes als auf die in physikalisch-chemischer Hinsicht von jenen vegetativer Sprosse verschiedenen Verhältnisse in den Anthokormen zurückführen. Eine histologische und gestaltliche Verschiedenheit der Gonophylle von den Laubblättern findet sich ja schon bei den meisten Gymnospermen, ohne daß diese Gonophylle besser von den Einwirkungen der Außenwelt geschützt wären, als dies bei den Blättern der rein vegetativen Sprosse der Fall ist. Es scheint aber meine Auffassung, daß jene physikalisch-chemischen Eigentümlichkeiten der zur Produktion von Gonokladien befähigten Sprosse, welche die Bildung der Genitalorgane hervorgerufen haben, in vielen Fällen selbst als die wichtigsten Faktoren bei der Verminderung der Chlorophyllmenge und der Vermehrung des Anthokyangehalts, sowie bei der Entstehung der anderen charakteristischen Merkmale zu bezeichnen sind, auch durch die Tatsache gestützt zu sein, daß durch Infektion hervorgerufene Sterilität der Anthokormen sehr oft mit Vergrünungserscheinungen wie überhaupt mit einem Verlust von charakterischen Merkmalen der Gonophylle verbunden ist; bekanntlich handelt es sich hiebei zuweilen um so weitgehende Veränderungen dieser Gonophylle, daß sie in jeder Beziehung den Laubblättern der betreffenden Arten außerordentlich ähnlich werden. Der ursächliche Zusammenhang der Sexualität mit den Merkmalen der Androphylle und Gynophylle im Gegensatze zu den

<sup>1)</sup> W. Schoenichen, Mikroskopische Studien über den Schauapparat insektenblütiger Pflanzen in „Aus der Natur“, 1921, S. 105.

Eigenschaften vegetativer Blattorgane erscheint mir aber eben dadurch gleichsam experimentell bewiesen, daß bei Verlust der Fertilität die Merkmale von Laubblättern auftreten.

Ich will aber mit diesen Worten nicht etwa der Meinung Ausdruck verleihen, daß durch Infektion hervorgerufene Veränderungen als Rückschläge oder „Atavismen“, welche für die Beurteilung von Fragen nach der Herkunft von Organen von denkbar größter Bedeutung wären, bezeichnet werden könnten. Meines Erachtens dürfen derartige „teratologische“ Bildungen stets nur als Neubildungen aufgefaßt werden, die allerdings von entwicklungsmechanischem Interesse sind. Im Vergleich zum Normalfall müssen ja Abnormitäten immer als etwas Neuentstandenes bezeichnet werden und können daher doch nicht den Bau der vor Jahrtausenden lebend gewesenen Ahnen der normal gebauten Pflanzen wiederholen — es sei denn, daß Anlagen nicht mehr funktionierender Organe auch an den normal gebauten Pflanzen dieser Art noch vorhanden sind, bei der Bildung des betreffenden, abnorm gebauten Organ-Komplexes Verwendung finden und infolgedessen zu Gebilden werden, welche zufällig Organen von Vorfahren ähnlich sehen<sup>1)</sup>.

Was nun andere, für die Arterhaltung vorteilhafte Merkmale von Blütenhüllblättern anlangt, möchte ich noch die allbekannte Grellrot-, beziehungsweise Grünfärbigkeit von vielen ornithophilen Blüten erwähnen. Diesbezüglich muß ich vor allem darauf hinweisen, daß zufällig in dieser Weise gefärbte Blüten wegen der Rotgrünblindheit<sup>2)</sup> mindestens eines Teiles der Insekten von diesen nicht sonderlich beachtet werden können. Die Möglichkeit, daß derartige, für Insekten uninteressante Farben auf rein physikalisch-chemischem Wege zustande kamen, ist gewiß nicht zu leugnen; hatten aber Blütenhüllblätter eine derartige, für das Insektenauge nicht auffällige Färbung einmal angenommen, so starben die betreffenden Arten nur dann nicht aus, wenn ihre Blüten zufällig auch noch andere, den Vögeln angenehme Eigenschaften besaßen. Im letzteren Falle konnten aber die Blüten gegebenenfalls auch bestäubt, die Fortpflanzung hiedurch gesichert und die Selektion hierauf fortgesetzt werden: und heute muß man die Blüten der Nachkommen mit vollem Rechte Vogelblumen nennen.

Es ist nicht daran zu zweifeln, daß die eine Blütenfärbung verursachenden physiologisch-histologischen Merkmale auch von der phyletischen Zugehörigkeit der betreffenden Typen abhängig sein können. So lernte ich bisher wenigstens keine Centrosperme kennen, bei welcher in inneren Perianthblättern die Farbe der Chromatophoren von optisch-wesentlicher Bedeutung wäre — wiewohl bestäubungsphysiologisch sehr verschiedenartige Typen und zwar insbesondere auch soviel als möglich Arten mit gelben

<sup>1)</sup> Vgl. diesbezüglich insbesondere die im Wesentlichen ähnliche Auffassung O. Abels (u. a. l. c.).

<sup>2)</sup> Vgl. diesbezüglich die Arbeiten K. v. Frisch<sup>1)</sup> (eine kurze zusammenfassende Darstellung findet sich in den „Naturwissenschaften“, Jg. 1923, S. 470ff.) und F. Knolls; von letzterem erschien in diesen „Abhandlungen“ (Bd. XII): „Insekten und Blumen. Experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnisse über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren.“

inneren Blütenhüllblättern untersucht habe; im Zellsaft<sup>1)</sup> gelöste Farbstoffe scheinen hingegen bei allen Centrospermen mit farbigen inneren Perianthblättern maßgebend zu sein. Es ist eben das Merkmal des Fehlens von Chromatophoren in inneren Kreisen der Blütenhülle bereits in allen Entwicklungsreihen dieser vielgestaltigen Gruppe der Protangiospermen erblich festgehalten und somit zu verhältnismäßig großer phyletischer Bedeutung gelangt.

Gemäß dem Gesagten wäre es meines Erachtens gut, die Ausdrücke Kelchblatt (Sepalum) und Korollblatt (Blumenkronblatt, Petalum) fürderhin nicht mehr im organophyletischen Sinne, sondern nur mehr als topographisch definierte Begriffe und auch dann nur im Falle von wesentlicheren Unterschieden zwischen äußeren und inneren Perianthblättern zu gebrauchen. In jenen nicht allzu zahlreichen Fällen aber, in welchen die Herkunft der einzelnen Teile der Blütenhülle schon klargestellt ist, muß man vor allem gegebenenfalls vorhandene sterile Androkladien von Androphyllen unterscheiden. Durch Verkürzung des Blütenstiels (*Pulsatilla*, *Hepatica*; zuweilen unter Verminderung der Zahl der Blüten eines Blütenstandes auf eins: *Mirabilis Jalapa*) sekundär an die Blüte herangerückte rein vegetative Blattorgane mögen wie überhaupt alle Nicht-Gonophylle als **Agonophylle** bezeichnet werden.

Was das gemeinsame Emporwachsen von Gliedern der Blütenhülle, das ist also die Entstehung der Synsepalie und Sympetalie, betrifft, möchte ich auch in dieser Beziehung die Ansicht aussprechen, daß nicht etwa bestäubungsphysiologische Vorteile, sondern vielmehr rein mechanische Ursachen die erste Veranlassung hierfür gewesen sein dürften; es könnte sich vielleicht auch hier um eine Verringerung des zur Verfügung stehenden Raumes gehandelt haben.

Auch das Auftreten zygomorpher Blüten kann bekanntlich<sup>2)</sup> auf andere Weise erklärt werden als durch ausschließliche Berücksichtigung der Frage der Anpassung an die Bestäuber: Änderungen der Lage der Blüte haben hierbei gewiß recht oft eine wichtige Rolle gespielt.

Daß beispielsweise die Verschiebung eines Organs aus der Vertikal- in die Horizontal-Lage wesentliche Veränderungen in diesem Organ hervorrufen kann, scheint meines Erachtens auch sonst nicht selten zu sein. Es kann zum Beispiel keinem Zweifel unterliegen, daß aus aufrechten Hauptachsen von Bäumen die liegenden Grundachsen (Rhizome) mehrjähriger krautiger Gewächse hervorgegangen sind. Meiner Ansicht nach war es aber eben gar nichts anderes als die [wahrscheinlich durch klimatische<sup>3)</sup> Verhältnisse bedingte] liegende Entwicklung des Stammes und

<sup>1)</sup> Hinsichtlich der gelben, Anthochlor genannten Farbstoffe siehe insbesondere: H. Molisch, Mikrochemie der Pflanze, II. Aufl. (1921), S. 268ff., und G. Klein, Studien über das Anthochlor, in Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, Math.-Nat. Kl., 129. Bd., S. 1–55, u. 130. Bd., S. 237–252.

<sup>2)</sup> Vgl. diesbezüglich: K. Goebel, Organographie der Pflanzen, II. Aufl., I. T., S. 299ff. (1913), sowie die dort zitierte Literatur.

<sup>3)</sup> Vielleicht hat eine Veränderung der chemischen Beschaffenheit der Membranen der die Biegefestigkeit bedingenden mechanischen Gewebe das aufrechte Wachsen der betreffenden Baumstämme unmöglich gemacht.

infolgedessen der mindestens unterseitige Kontakt mit dem feuchten, an Fäulnisstoffen reichen Erdboden im Verein mit dem unvermeidlichen Lichtmangel an der dem Erdboden zugewandten Seite der nunmehr liegenden Stämme, sowie insbesondere die hierauf unter ganz anderen physikalischen Bedingungen vor sich gehende Nahrungsaufnahme aus dem Substrate, welche das wichtigste Merkmal der Rhizome tragenden Gewächse hervorrief: Das frühe Absterben der Hauptwurzel und des der Hauptwurzel zunächst gelegenen Rhizom-Stückes, worauf dann bekanntlich stets der proximalste Teil des Rhizoms alljährlich dem Untergang geweiht ist. Einmal erblich fixiert, erhielt sich dieses Merkmal auch dann, wenn so günstige klimatische Verhältnisse eingetreten waren, daß dieses Merkmal nicht mehr erworben werden würde, wenn es nicht schon geschehen wäre. — Natürlich sind Korollblätter etwas ganz anderes, aber dessenungeachtet gewiß auch beeinflubar durch äußere Einwirkungen.

Wohl die meisten der in der Literatur als „Diskus-Bildungen“ erwähnten Organe sind neuentstandene Gewebe der Achse des Anthokormus. Oft werden an denselben zuckerhältige Sekrete ausgeschieden.

Hinsichtlich der Nektar sezernierenden Gewebe glaube ich in vielen Fällen annehmen zu dürfen, daß diese, nunmehr für die Sicherstellung der sexuellen Vermehrung so überaus wichtig gewordenen Organe von transitorischen, insbesondere der Versorgung der generativen Teile der Blüte dienenden Speichergeweben herzuleiten seien; doch dürfte dieses organophyletische Vorstadium kein lange dauerndes gewesen sein. Falls sich nun in derartigen Speichergeweben in größerer Menge Zucker angesammelt haben sollte, wofür ja gewiß oft die Möglichkeit gegeben war, hätte die osmotische Wirkung des Zuckers eine Flüssigkeitsentnahme aus benachbarten Geweben und infolgedessen eine Flüssigkeitszunahme im Speichergewebe selbst verursacht, was unter sonst günstigen Umständen Ausscheidung eines zuckerhältigen Sekretes zur Folge gehabt haben könnte. Dieses wäre aber die für Insekten willkommene Nahrung: der Nektar. Zweifellos hat dann auch Selektion eine große Rolle gespielt.

Ebenso wie zu Beginn der Zeiten der Bedecktsamigkeit nur durch die osmotische Wirkung von irgendwelchen Zuckerarten die Entwicklung des Keimlings der Mikrosporen ermöglicht wurde und auf diese Weise also jenes krisenhafte Stadium in der Vorgeschichte der Angiospermen überwunden werden konnte, hätten demnach ähnliche physikalisch-chemische Grundlagen auch in späteren Epochen der Entwicklung der Angiospermen eine entscheidende Bedeutung erlangt; die Wahrscheinlichkeit für das Zustandekommen von Fremdbestäubungen und mithin von wichtigen Vorbedingungen für den unendlichen Individuen- und Artenreichtum der höheren Blütenpflanzen ist ja erst durch die Entstehung der Nektarien in ausschlaggebendem Maße vergrößert worden.

Es unterliegt aber jedenfalls keinem Zweifel, daß nektarsezernierende Gewebe zu wiederholten Malen unabhängig voneinander entstanden sind. An der Basis der generativen Organe befindliche Nektarien dürften

übrigens in einigen Fällen auch heute noch, insbesondere in frühen Stadien der Ontogenese, als Speichergewebe funktionieren.

Ich möchte nicht die Bemerkung unterlassen, daß die Nektarorgane der relativ primitiven Typen keinesfalls immer als Sekretionsorgane histologisch deutlich zu erkennen sind, wie etwa durch das Vorhandensein von Stomata, welche als Wasserspalten ausgebildet sind; ja auch Trichomhydathoden fehlen. Nährstoffreichtum der Gewebe und die natürlich nicht immer ohne weiteres erkennbare Permeabilität der Außenmembran der Epidermis sind oft die einzigen Merkmale, durch welche sich diese Gewebe als Sekretionsorgane auszeichnen; dies gilt beispielsweise von den Nektarien von Silenoideen. In diesen Fällen wären also wesentliche Unterschiede der nektarsezernierenden Gewebe gegenüber histologisch nicht speziell differenzierten Speichergeweben, wie solche ja nicht selten auch sonst zu finden sind, nicht zu konstatieren.

Von Nektarien der Blütenachse sind meiner Ansicht nach auch jene Honigdrüsen, welche sich am proximalen Teile der Filamente von *Silene*-Arten befinden, abzuleiten, da sie wohl durch gemeinsames Emporwachsen des sezernierenden Gewebes des Blütenbodens mit den Filamenten auf diese hinaufrückten. Während sich die Nektarien der Silenoideen meist noch nicht sehr deutlich vom Blütenboden, beziehungsweise von Basalteilen der Stamina abheben, sind sie bei vielen Alsineen, wie zum Beispiel bei der (meist apopetalen) *Minuartia sedoides*, schon etwa ebenso hoch als breit und als Diskus-Schuppen ausgebildet. Sie sind bei Alsineen ohne Zweifel eine von der Blütenachse ausgehende Neubildung. Es zeigt aber die oben erwähnte unrichtige Deutung der Diskus-Schuppen der mit *Minuartia* verwandten Gattung *Queria*, daß vielleicht auch bei anderen Familien Neubildungen der Blütenachse irrtümlicherweise für Staminodien gehalten werden.

Die bekanntlich vielen Monokotylen<sup>1)</sup> zukommenden Septaldrüsen sind höchstwahrscheinlich ebenfalls als Nektarien, welche sich ursprünglich am Blütenboden selbst befanden, aufzufassen. Sie sind wohl erst bei Entstehung der sekundären Synkarpie gemeinsam mit den Außenflächen der Seitenwände der bei den meisten *Polycarpicae* und bei primitiven Monokotylen noch freien Karpiden einheitlich emporgewachsen. Die Septen, in welche diese Nektarien eingeschlossen erscheinen, entstanden ja erst durch Verschmelzung dieser Seitenwände; es entspricht hiebei selbstverständlich der von den sezernierenden Zellen des Septal-Nektariums umkleidete, die Septen einen großen Teil ihrer Länge durchziehende Hohlraum einem zwischen der Peripherie des Gynöceums und der Zentralachse (insbesondere im mittleren Drittel des Radius) befindlichen Teil des Raumes zwischen zwei freien Karpiden eines (einwirteligen) apokarpen Gynöceums.

<sup>1)</sup> Hinsichtlich der Nektarien der *Polycarpicae* und Monokotylen vgl.: O. Porsch, Die Abstammung der Monokotylen und die Blütennektarien, in 85. Vers. deutscher Naturforscher und Ärzte, 1913, 2. T., 1. Hälfte, S. 677, und in Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXXI. Bd., 1913, S. 580ff.

Ein Beweis für die Berechtigung meiner Ableitung der Septaldrüsen von Achsen-Nektarien scheint mir die Tatsache zu sein, daß sich die Nektarien von *Alisma Plantago*, dessen Blüten ein beinahe noch apokarpes Gynöceum haben, fast an der Basis der Außenseiten der freien Seitenwände der Karpiden befinden. Auch bei *Butomus umbellatus*<sup>1)</sup> soll am Grunde des Gynöceums die Nektar-Sekretion erfolgen.

Ja, auch bei einigen (noch apokarpen) Ranunculaceen finden sich an der Blütenachse selbst oder nahe derselben Nektar sezernierende oder wenigstens nährstoffreiche Gewebe. Vor allem enthält der Blütenboden von *Trautvetteria palmata* an der Basis der Stamina reichliche Nährstoff-Ansammlungen. Die Arten der Sektion *Enemion* der Gattung *Isopyrum* besitzen (im Gegensatz zu den Arten der Sektion *Euisopyrum*) keine honigausscheidenden Blütenblätter, wohl aber wird bei *Isopyrum biternatum*<sup>2)</sup> am Filament-Grunde Nektar sezerniert. Auch für einige *Clematis*-Arten<sup>1)</sup> wird Nektar-Sekretion an der Basis der Staubgefäße angegeben. Andererseits glaube ich vermuten zu dürfen, daß es nicht wenige Typen mit Achsen-Nektarien gibt, welche zwar mit den Ranunculaceen außerordentlich nahe verwandt sind (und demnach ebenso wie die Nährstoff-Speicherung am Grunde der Staubgefäße von *Trautvetteria* für die Richtigkeit obiger Ansicht über die Herkunft der Septaldrüsen sprechen würden), welche aber in einem linearen System begreiflicherweise von den *Polycarpicae* abgetrennt werden. Ich denke hiebei an *Rosales* und möchte an *Waldsteinia geoides* erinnern, deren nektarlose Korollblätter den Taschen-Nektarien von *Ranunculus* sehr ähnlich sind, während der (schüsselförmige) Blütenboden dieser Rosacee Honig ausscheidet.

Die in der Literatur als Nektarien bezeichneten, mit Drüsenhaaren besetzten Zonen zu beiden Seiten der noch freien Karpiden von *Calltha*<sup>3)</sup> *palustris* (sens. lat.) sind ziemlich weit oberhalb der Basis derselben zu finden; sie haben demnach schon vor Entstehung der sekundären Synkarpie den Blütenboden verlassen. An direkte organophyletische Beziehungen der Septaldrüsen der Monokotylen mit den Drüsenhaaren des Gynöceums dieser Ranunculacee kann daher schon unter Berücksichtigung der oben erwähnten Tatsache, daß sich die Nektarien der relativ primitiven Monokotylen-Gattung *Alisma*, deren direkte, genetische Beziehungen zu den übrigen Monokotylen wohl außer Zweifel stehen dürften, noch an Basalteilen der Karpiden befinden, keinesfalls gedacht werden.

Bezüglich der Nektar sezernierenden neuentstandenen Blattorgane in der Blüte der Ranunculaceen hat es den Anschein, als ob sie bei ihrer Entwicklung die im Blütenboden befindlichen Nährstoffe übernommen hätten. Während sich die Nektarien von *Isopyrum biternatum* an der Blütenachse befinden, fehlen ja beispielsweise schon dem zur Sektion *Euisopyrum* gehörigen *Isopyrum thalictroides*, sowie dem nahe verwandten *Leptopyrum fumarioides* irgendwelche

<sup>1)</sup> Vgl. O. Porsch, l. c.

<sup>2)</sup> Nach Charles Robertson, *Flowers and insects*, VIII, p. 173f. (nicht gelesen; zitiert aus Knuth, *Handbuch d. Blütenbiologie*, III, 1, S. 292).

<sup>3)</sup> Vgl. auch A. Schulz in *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, XXXV. Bd. (1917), S. 555.

deutlichere Nährstoff-Ansammlungen in der Blütenachse; das gleiche gilt ja auch von anderen oder vielleicht sogar von allen Ranunculaceen mit Nektar sezernierenden Blütenhüllblättern. Es handelt sich also eigentlich auch in diesen Fällen um ein Vikariieren der Merkmale von Organen<sup>1)</sup>.

Eine direkte Verwandtschaft jener Liliaceen, deren Perianthblätter Honig ausscheiden, mit Ranunculaceen, deren Blätter der Blütenhülle Nektarien sind, möchte ich hingegen nicht für wahrscheinlich halten; es sind ja auch die Nektarorgane dieser Ranunculaceen sekundär entstandene Blattorgane der Blüte, während alle Perianthblätter der Liliaceen primäre Androphylle sein dürften.

Hinsichtlich der Nektarien besteht demnach das gemeinsame Merkmal vieler *Polycarpicae* und Monokotylen darin, daß die Nektar sezernierende Zone vom Blütengrunde weg in distalere Teile der Blüte verlagert wurde; doch sind nicht nur die Organe, auf welche diese Sekretionszone emporgehoben wurde, organophyletisch sehr verschiedenartig, sondern es ereigneten sich wohl auch Verschiebungen auf dieselbe Kategorie von Blütenorganen mehrmals im Verlaufe der Stammesgeschichte dieser beiden einander phylogenetisch sehr nahestehenden Entwicklungsreihen der Metangiospermen.

Selbstverständlich halte auch ich es nicht für notwendig, daß alle Nektarien mit Nektar-, beziehungsweise Sammelgeweben des Blütenbodens in Beziehung gebracht werden müssen. Auch kann es wohl möglich sein, daß nicht alle Achsen-Nektarien ehemals transitorische Sammelgewebe gewesen sind. Doch glaube ich genügend auf die Wahrscheinlichkeit hingewiesen zu haben, daß Anpassung an die Übertragung des Pollens durch Tiere gewiß nicht in allen Fällen die Ursache der Entstehung der organophyletisch ältesten Entwicklungsstadien der heute als Nektarien funktionierenden, nährstoffreichen Gewebe angesehen werden muß.

Vielleicht hat aber das Vorhandensein von Nährstoffen im Blütenboden die Bildung der selbständigen Nektar sezernierenden Organe sogar hervorgerufen — sei es, daß es sich hierbei um neuentstandene Gebilde der Anthokormus-Hauptachse, wie zum Beispiel jene Nektar sezernierenden Gebilde von *Minuartia sedoides* oder aber die vergrößerten „Blütenböden“ der *Rosales*, handelt, sei es, daß neue Androphylle, wie zum Beispiel die Honigblätter von *Isopyrum thalictroides*, *Ranunculus* u. a., aufgetreten sind. Ja, es könnte auch die Entstehung von neuen Androphyllen, welche niemals Honig sezernierten, wie zum Beispiel der Korollblätter von *Rosa*, durch das Vorhandensein von Baustoffansammlungen, beziehungsweise Nektarien des Blütenbodens begünstigt oder sogar bewirkt worden sein.

Auch die von den Bestäubern als angenehm empfundenen Düfte der meisten entomophilen Blüten sind gewiß nur zufälligen physikalisch-chemischen Einflüssen zuzuschreiben und nicht zwecks Anlockung von

<sup>1)</sup> Vgl. S. 96.

Bestäubern entstanden; können doch auch in ganz anderen Organen als in jenen der Blüte ähnliche Düfte wie in Blüten produziert werden, wie zum Beispiel in den Wurzeln von *Senecio silvaticus* oder in den Rhizomen von *Iris florentina*.

Berücksichtigt man nun, daß sich selbstverständlich gerade diejenigen Arten, welche jeweils zufällig die vorteilhaftesten Eigenschaften in bestäubungsphysiologischer Hinsicht besaßen, am meisten vermehrt haben müssen, dann ist es eben erklärlich, wenn in jeder Beziehung „blütenbiologisch zweckmäßig“ erscheinende Blüten-Typen überaus häufig zu finden sind; doch darf man deshalb die wohl ebenso zahlreichen in dieser Beziehung unzugewandten Typen nicht vernachlässigen, wie dies infolge der Unscheinbarkeit der meisten nicht „extrem angepaßten“ Blüten in der Regel der Fall ist. Zufällig allzu unvorteilhaft gebaute und daher nicht lebensfähige Typen mußten allerdings begreiflicherweise aussterben oder konnten doch nicht sehr individuenreich werden, wodurch auch die Möglichkeit einer Formenmannigfaltigkeit eine Einschränkung erfuhr. Was aber jene Entwicklungsprozesse anbelangt, bei welchen Eigenschaften von Organismen im Laufe der Stammesgeschichte immer mehr und mehr in gleicher Richtung verstärkt werden, können ja auch diese eine rein mechanistische Erklärung finden: Man braucht nur anzunehmen, daß die Einwirkung eines in- oder außerhalb eines Organismus befindlichen physikalisch-chemischen Agens durch viele Generationen ununterbrochen andauert, wobei immer die in einer Generation eingetretene Veränderung in der nächsten durch Einwirkung des gleichen Agens gleichsinnig gesteigert wird. Voraussetzung für diese Auffassung ist allerdings die Berechtigung der Annahme der Vererbung erworbener Eigenschaften, deren Bezweiflung jedoch gewiß nur als eine ganz unbegründete Erschwerung der Beantwortung der meisten biologischen Fragen zu bezeichnen ist.

Für mich steht aber demgemäß das eine fest, daß vorteilhafte Merkmale von Organismen nicht durch einen außerhalb der Organismen liegenden, einem Ziel zustrebenden Willen hervorgerufen wurden. Es ist aber auch nicht wahrscheinlich, daß pflanzliche Organismen befähigt sind, ihre Eigenschaften aus eigenem Willen nach Nützlichkeitsprinzipien zu ändern, was begreiflicherweise auch nur von sehr wenigen Forschern für möglich gehalten wird; es müßten ja dann doch Endglieder der abgeleiteten Entwicklungsreihen des Tierreiches noch viel eher als die sicherlich „unintelligentere“ Pflanze die Fähigkeit besitzen, ihre Organe nach Nützlichkeitsprinzipien umzugestalten oder gar ganz neue nützliche Organe zu produzieren — was leider nicht einmal der Mensch zuwege bringt. Und so meine ich denn sagen zu dürfen, daß auch vorteilhafte Eigenschaften nur durch physikalisch-chemische Momente bedingt werden — wie dies ja hinsichtlich indifferenter und schädlicher Merkmale in der Regel gar nicht bezweifelt wird.

## Zusammenfassende Bemerkungen.

Mit Angiospermen-Blüten des entsprechend gleichen Geschlechtes (ausschließlich der männlichen „Blüten“ von *Casuarina*!) sind insbesondere folgende zweiachsigen, stets Derivate von Sporophyllsprossen als Seitenachsen entwickelnden Sprosse homolog: die (unbegrenzt weiterwachsenden) „Blüten“ männlichen oder weiblichen Geschlechtes tragenden Kurzspresse von *Ginkgo*; die männliche „Blüten“ tragenden Sprosse aller Koniferen (mit Ausnahme von *Cephalotaxus*); die männliche „Blütenköpfchen“ tragenden Sprosse von *Cephalotaxus*; die in der Achsel von „Nadeln“ stehenden, weiblichen Sprosse von *Taxus*; die „Fruchtblätter“ tragenden Sprosse von *Podocarpus* und *Cephalotaxus*; die weiblichen Zapfen aller Pinaceen; die (männlichen) weiblichen und zwittrigen „Infloreszenzen“ von *Ephedra*; die männliche „Blüten“ tragenden Sprosse von *Gnetum*; die weiblichen Blüten von *Gnetum*; die Blüten beiderlei Geschlechtes von *Welwitschia*; die männliche „Blüten“ tragenden Sprosse (und die weiblichen Blüten) von *Casuarina*. Für alle diese, mit Angiospermen-Blüten des entsprechend gleichen Geschlechtes homologen Gymnospermen-Sprosse, sowie für die Angiospermen-Blüten selbst wird die Bezeichnung Anthokormen eingeführt.

Sporophyllsprosse und deren Derivate werden als Gonokladien bezeichnet, und zwar je nach ihrer Sexualität als Androkladien oder Gynokladien, Tragblätter von Gonokladien aber als Gonophylle, und zwar je nach dem Geschlechte ihrer Achselprodukte als Androphylle oder Gynophylle.

Androkladien sind: die männlichen „Blüten“ der Cycadeen, Ginkgoideen und Koniferen (ausschließlich *Cephalotaxus*), sowie von *Ephedra* und *Gnetum*; die männlichen „Blütenköpfchen“ von *Cephalotaxus*; die Staubgefäße von *Welwitschia*; die männlichen „Blüten“ von *Casuarina*; die Staubgefäße aller übrigen Angiospermen.

Gynokladien sind insbesondere: die weiblichen „Blüten“ der Zamiaceen und Ginkgoideen; die mit einem Ovulum abschließenden Seitensproßchen des Anthokormus von *Taxus*; die Ovula von *Podocarpus*, *Cephalotaxus* und allen Pinaceen; die Ovula von *Ephedra* (einschließlich des „Perianths“) und von *Gnetum* (ausschließlich des „Perianths“); die Ovula von *Welwitschia* (ausschließlich des „Blütenhülle“ oder „Fruchtblatt“ genannten Gebildes); die Ovula aller Angiospermen.

Androphylle sind insbesondere: die Tragblätter der männlichen „Blüten“ der Ginkgoideen, Koniferen (ausschließlich *Cephalotaxus*), von *Ephedra* und *Casuarina*, sowie der männlichen „Blütenköpfchen“ von *Cephalotaxus*; die blattähnlichen Organe der Blütenhülle mindestens sehr vieler (wenn nicht der meisten) Angiospermen.

Gynophylle sind insbesondere: die Tragblätter der weiblichen „Blüten“ von *Ginkgo*; die „Fruchtblätter“ von *Podocarpus* und *Cephalotaxus*; die Deckschuppen der *Pinaceen*; die Elemente der Hochblatthülle an der Basis der einzeln oder zu zweien stehenden weiblichen „Blüten“ von *Ephedra*; die Blattorgane, aus welchen das „Perianth“ von *Gnetum* und wenigstens Teile der Wand der Gynöceen der Angiospermen zusammengesetzt sind.

Die Blütenhülle der Angiospermen wird in sehr vielen Fällen ausschließlich von allerdings oft sekundär vermehrten Androphyllen gebildet. Bei größerer Zahl derselben sind sie meist in zwei oder mehreren Wirteln angeordnet, welche äußerlich und histologisch oft sehr wesentlich voneinander verschieden sein können. Diese Unterschiede fanden in der Literatur in der Unterscheidung von „Kelch“ und „Korolle“ ihren Ausdruck. Allerdings sind die inneren Blütenhüllblätter in vielen Fällen geschichtlich später aufgetreten als die äußeren und entbehren auch wohl oft eigener Achselprodukte, das ist eigener Androkladien.

Die Zwitterblüte der Angiospermen ist mithin stets ein seiner Vorgeschichte nach zweiachsiger, mit Blattorganen versehener Sproß von begrenztem Wachstum, dessen Seitenachsen, die Staubgefäße und Samenanlagen, als Derivate von Mikro-, beziehungsweise Makrosporophyllsprossen (männlichen, beziehungsweise weiblichen Gonokladien) aufzufassen sind.

Trotz der Homologie aller, ihrer Sexualität nach gleichen Anthokormen aller Gymnospermen mit jenen des entsprechend gleichen Geschlechtes aller Angiospermen möchte ich die Bezeichnung „Blüten“ auf die Anthokormen der Angiospermen, auf welche sich ja seit jeher das Wort Blüte in erster Linie bezog, und nur auf jene Anthokormen der Gymnospermen, welche bereits äußerlich einheitlich erscheinende Gebilde von begrenztem Wachstum sind, beschränken; so kann man die weiblichen Anthokormen von *Microcachrys* und *Cephalotaxus*, aller *Pinaceen*, weiters von *Ephedra* und *Gnetum*, sowie die Anthokormen beiderlei Geschlechtes von *Welwitschia* gewiß schon Blüten nennen. Als „Blütenstand“ oder „Infloreszenz“, welche Worte ja zunächst vor allem für Sprosse mit mehreren Angiospermen-Blüten, das ist also für Sprosse mit mehreren Anthokormen, verwendet worden sind, einen weiblichen Zapfen der *Pinaceen* oder einen zwittrigen Anthokormus von *Ephedra campylopoda* und somit einen einzigen Anthokormus zu bezeichnen, halte ich wenigstens nicht für berechtigt. Andererseits dürfen die Gonokladien beiderlei Geschlechtes von *Ginkgo* oder etwa die Androkladien von *Pinus*, welche ja nur Teile eines Anthokormus darstellen, meines Erachtens niemals „Blüten“ genannt werden.

Die Gesamtheit der sterilen Blattorgane des proximalen Teiles eines Gonokladiums nenne ich Amphigon. Dieses findet sich: an den Gonokladien beiderlei Geschlechtes von *Zamiaceen*; an den Androkladien der Ginkgoideen und Koniferen, von *Ephedra* und *Casuarina*; an den Gonokladien von *Taxus* und *Torreya*.

Das hier ausnahmslos Epimatium bezeichnete „äußere Integument“

der Taxaceen, sowie von *Ephedra* und *Gnetum*, und das hier Exogon genannte „äußere Integument“ der Angiospermen sind Neubildungen der Gynokladien.

Für das Integument der Cycadeen, Ginkgoen, Pinaceen, *Welwitschia* und derjenigen primitiven Angiospermen, welche „nur ein Integument“ haben, und für das „innere Integument“ von Taxaceen, *Ephedra*, *Gnetum* und denjenigen Angiospermen, welche „zwei Integumente“ entwickeln, wird die Bezeichnung Integument beibehalten. Das „einzige Integument“ vieler abgeleiteter Angiospermen, wie beispielsweise der meisten der bekanntlich in die (polyphyletische) Gruppe der „Sympetalen“ gestellten Familien, dürfte hingegen als Exogon zu deuten und daher auch so zu benennen sein.

Auch die Fruchtschuppe der Pinaceen und die zumeist „Septen“, beziehungsweise „zentrale Plazenta“ genannten, hier unter dem Namen Gynobathrium zusammengefaßten Gewebe im Inneren des Gynöceums der Angiospermen sind Neubildungen, welche jedoch im Gegensatz zu Epimatium und Exogon von Geweben des distalen Endes der Anthokormus-Hauptachse ihren Ausgang genommen haben.

Es besteht gewiß keine Berechtigung, Fruchtschuppe und Gynobathrium, sowie Epimatium und Exogon unter die Begriffe Blatt oder Stamm (Achse) einzureihen; wenn man aber wirklich eine Einreihung derselben für notwendig hält, dann müßte man diese vier Gebilde unter den „Emergenzen“ anführen.

Jener Nährstoffreichtum, welcher in der Gonokladien-erzeugenden Zone die Bildung und Weiterentwicklung der Gonokladien bedingte, mag wohl auch (im Falle einer zufälligen Vermehrung der Nährstoffmenge etwa unter zufällig günstigen Lebensbedingungen) die Hauptursache der oftmaligen Entstehung von Neubildungen mannigfaltigster Art in der nächsten Umgebung der Gonokladien gewesen sein.

Vielleicht ist der Umstand, daß die an verschiedenen Entwicklungsreihen der Angiospermen auftretende Ausbildung von Gynobathrium-Bildungen fast stets historisch-gleichzeitig mit der Vermehrung der Ovula im Gynöceum auf eine größere Zahl als eins stattfindet, darauf zurückzuführen, daß beide Entwicklungsschritte durch dieselben (eben angedeuteten) günstigen Vorbedingungen hervorgerufen worden sind.

Der Terminus Karpid ist auf den in erster Linie allgemein in dieser Weise bezeichneten, zwar oft ernährungsphysiologisch, jedoch durchaus nicht immer organophyletisch einheitlichen Organ-Komplex des Gynöceums der Angiospermen zu beschränken.

Bei Erwägung phylogenetischer Einzelfragen sei als Hauptgrundsatz hervorgehoben, daß alle Angiospermen mit nicht-basilärer „Plazentation“, mit mehreren Samenanlagen, mit septiertem oder gar durch Apokarpie in seine Karpiden zerfallenem Gynöceum unter sonst gleichen Umständen als verhältnismäßig abgeleitet aufzufassen sind im Vergleich zu jenen mit einfächerigem, synkarpem Gynöceum mit nur einem basilären Ovulum. Doch konnten auch apokarp gewordene Typen durch gemeinsames Emporwachsen der Karpiden neuerdings synkarp werden; diese sekundäre Synkarpie ist von der primären relativ primitiver Angiospermen in vielen Fällen noch morphologisch unterscheidbar.

Der achtkernige Embryosack der Angiospermen ist aus einer, nur aus zwei einkernigen Archegonien bestehenden Makrospore hervorgegangen. Wie so oft, trat auch in diesem Falle eine sekundäre Vervielfältigung eines rückgebildeten Organes ein: aus den zwei Kernen dieser Makrospore wurden acht. Ebenso wie die Ovula nach ihrer Vermehrung innerhalb eines und desselben Gynöceums in vielen Fällen aus Platzmangel nicht mehr gleichsinnig orientiert sein können, mag dieser auch die ungleichsinnige Orientierung der Archegoneikern-Paare veranlaßt haben.

Eine Besprechung nur fossil erhaltener Formen unterließ ich in dieser Arbeit; doch dürfte wohl aus meinen Ausführungen ersichtlich sein, daß auch meine Auffassung vom Wesen der Angiospermen-Blüte eine Ableitung der Bedecktsamigen von *Bennettitales*-ähnlichen Typen nicht zuläßt; auch ich homologisiere ja die Angiospermen-Blüte mit dem zwittrigen Sprosse von *Ephedra campylopoda*, welche Lehre bekanntlich R. Wettstein zum Urheber hat. Ich halte mich auch für berechtigt, Beziehungen der Angiospermen zu Ahnenformen der Gnetinen anzunehmen; doch möchte ich hierbei die Möglichkeit, daß diese Ahnentypen noch den Ginkgoïnen oder vielleicht primitiven Koniferen ähnlich waren, in Erwägung ziehen.

Abgesehen von dem Vorschlage einer Haupteinteilung der Angiospermen (mit Ausnahme von *Casuarina*) in die Klassen der *Protangiospermae* und *Metangiospermae*, welche letzteren die (von den *Polycarpicae* sehr früh abgezweigten) Monokotylen unterzuordnen wären, möchte ich jedoch im übrigen eine Erörterung phylogenetischer Einzelfragen vorläufig noch unterlassen. Doch sei schon jetzt darauf hingewiesen, daß die Metangiospermen allem Anscheine nach von verhältnismäßig primitiven Protangiospermen abzuleiten sind. — Apokarpie, beziehungsweise sekundäre Synkarpie charakterisiert die Klasse der Metangiospermen. Aber auch einige andere (wenn auch der Artenzahl nach kleinere) apokarpe Formengruppen entstanden an Ästen des Stammbaumes der Protangiospermen.

Auch die meisten übrigen bedeutsameren Entwicklungsschritte ereigneten sich nicht bloß ein einziges Mal im Laufe der Geschichte der Bedecktsamigen. Dies gilt nicht nur, wie erwähnt, von der Vermehrung der Zahl der Samenanlagen und der Bildung von Scheidewänden und Mittelsäulen im Gynöceum, sondern auch vom Auftreten von Zwitterblüten, von der Entstehung von Nektarien und der Zunahme der Zahl der Gonophylle und Gonokladien beiderlei Geschlechtes.

Allgemein gültig scheint aber der Lehrsatz zu sein, daß ontogenetisch spät entstehende Organe als organophyletisch jung zu bezeichnen sind.

## Inhalts-Übersicht.

	Seite
Vorwort . . . . .	3
I. Gymnospermen . . . . .	5
II. Angiospermen . . . . .	29
1. Das Gynöceum . . . . .	29
2. Das Andröceum und die übrigen Organe der Blüte . . .	80
Zusammenfassende Bemerkungen . . . . .	107

## Tafel-Erklärung.

### Tafel I.

- Fig. 1. Querschnitt durch die erste Anlage des Gynöceums von *Betula pendula* × *pubescens*.  
,, 2. Längsschnitt durch die erste Anlage des Gynöceums von *Betula pendula* × *pubescens*.  
,, 3. Querschnitt durch den Stylus von *Casuarina stricta*.  
,, 4. Querschnitt durch den Stylus von *Humulus Lupulus*.  
,, 5. Querschnitt durch den Stylus von *Heraclium Spondylium*.  
,, 6. Querschnitt durch den Stylus von *Rivina humilis*.  
,, 7. Querschnitt durch den Stylus von *Oriza japonica*.  
,, 8. Querschnitt durch den Stylus von *Leptopyrum fumarioides*.  
,, 9. Querschnitt durch den Stylus von *Tofieldia calyculata*.  
,, 10. Querschnitt durch das Systylium von *Celosia cristata*.  
,, 11. Querschnitt durch das Systylium von *Hedera Helix*.  
,, 12. Querschnitt durch das Systylium von *Ornithogalum umbellatum*.

### Tafel II.

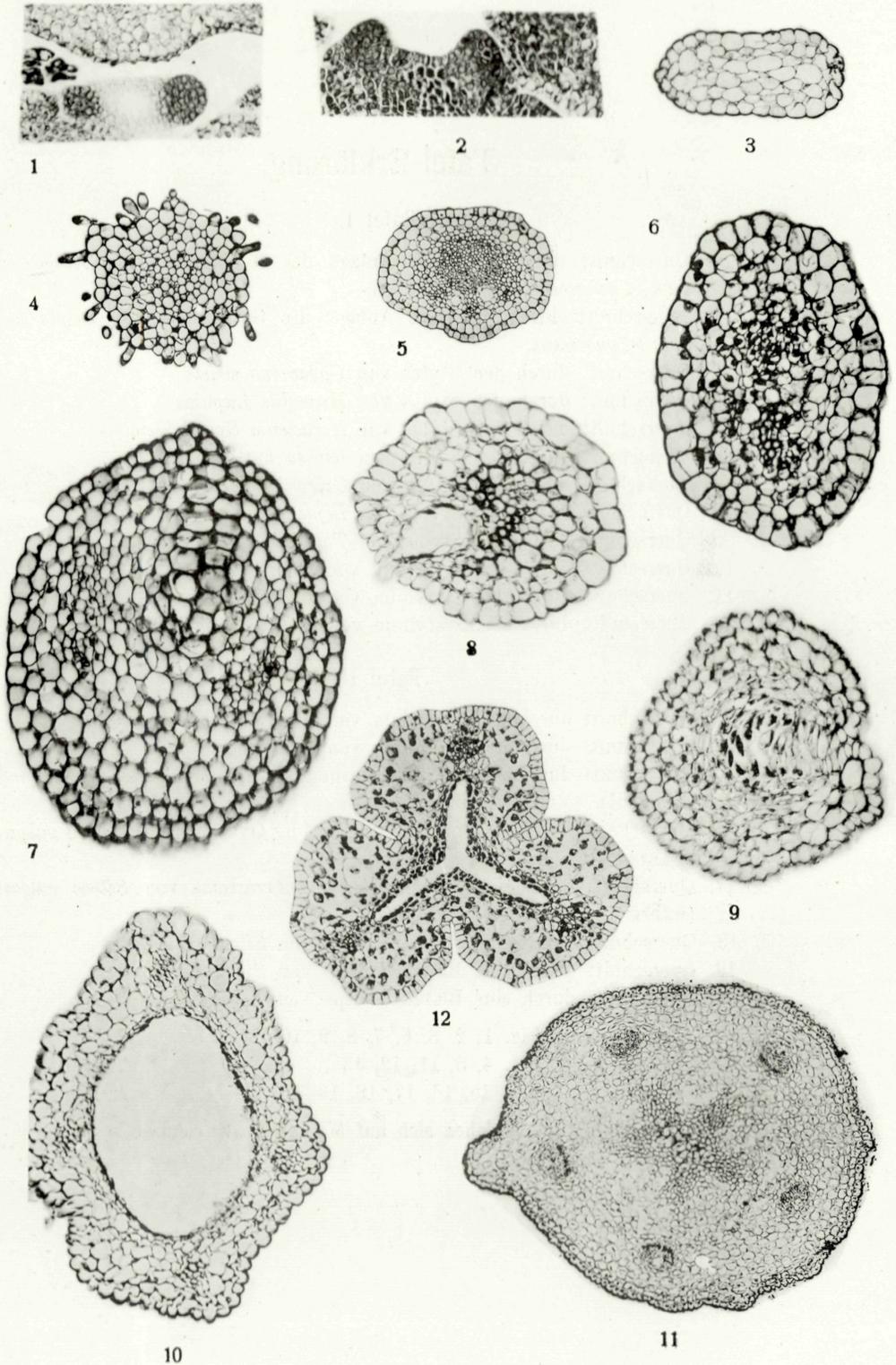
- Fig. 13. Querschnitt durch das Systylium von *Rhododendron ponticum*.  
,, 14. Querschnitt durch das Systylium von *Arisarum vulgare*.  
,, 15. Querschnitt durch eine Blüten-Knospe von *Silene vulgaris* (Kelch weggelassen!).  
,, 16. Querschnitt durch den proximalen Teil des Ovariums von *Silene vulgaris* (während der Anthese!).  
,, 17. Querschnitt durch den distalen Teil des Ovariums von *Silene vulgaris* (während der Anthese!).  
,, 18. Querschnitt durch eine Blüten-Knospe von *Silene dioica*.  
,, 19. Querschnitt durch eine Blüten-Knospe von *Silene Coronaria*.  
,, 20. Querschnitt durch eine Blüten-Knospe von *Agrostemma Githago*.

Vergrößerung: Fig. 1, 2, 3, 6, 7, 8, 9, 10, 14 . . . 225 ×

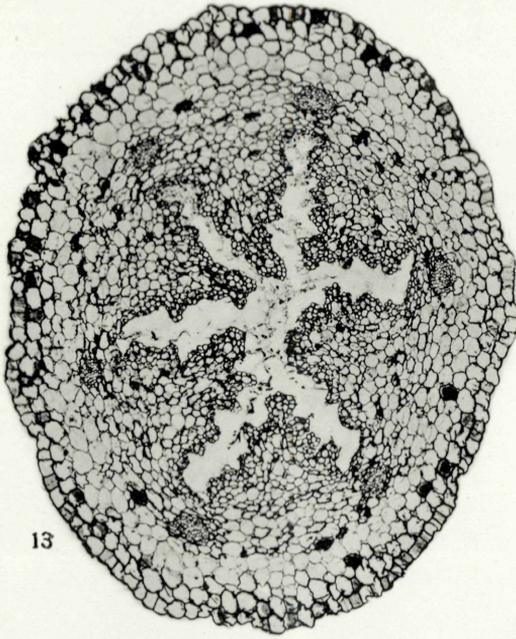
Fig. 4, 5, 11, 12, 13 . . . . . 75 ×

Fig. 15, 16, 17, 18, 19, 20 . . . . . 25 ×

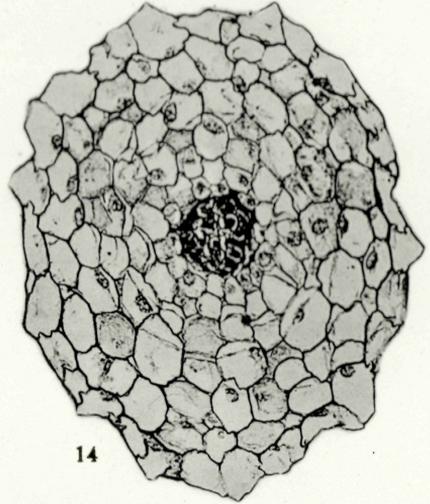
Nur Fig. 8, 9, 12, 13, 14 beziehen sich auf *Metangiospermen*.



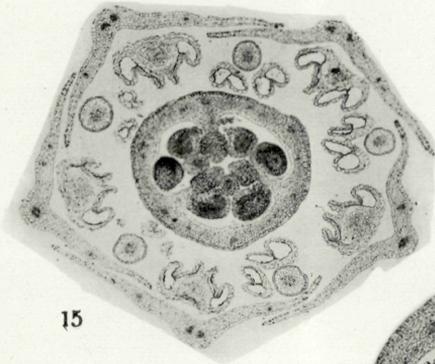




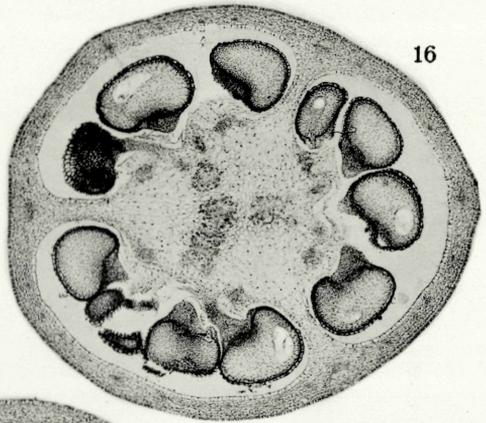
13



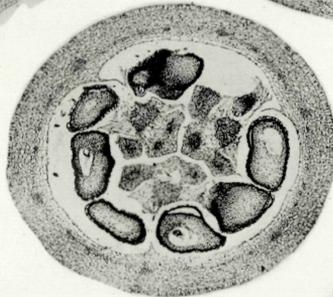
14



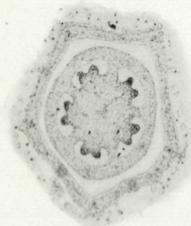
15



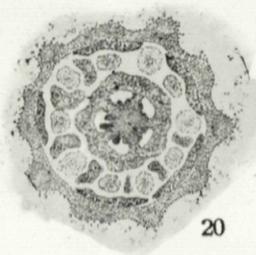
16



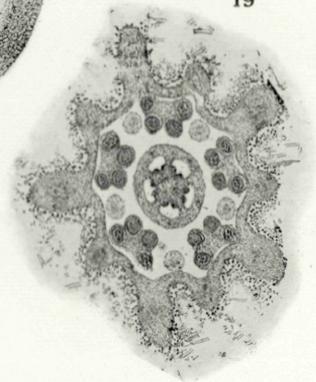
17



18



20



19