

STUDIEN ÜBER JUGLANDACEEN UND JULIANIACEEN

von

STEPHANIE HERZFELD.

AUS DEM BOTANISCHEN INSTITUT DER K. K. UNIVERSITÄT IN WIEN.

Mit 1 Textfigur und 7 Tafeln.

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 3. JULI 1913.

Einleitung.

Im Jahre 1907 erschien Hemsley's Arbeit »On the *Julianiaceae*«, in der er aus den morphologischen Ähnlichkeiten auf Verwandtschaft mit den Juglandaceen und Cupuliferae schloß und vorschlug, diese neu abgegrenzte Gruppe zwischen die genannten Ordnungen zu stellen. Die Untersuchung der anatomischen Merkmale überließ er Fritsch. Dieser Autor betont in seiner Abhandlung »The anatomy of *Julianiaceae*« die Ähnlichkeit zwischen ihnen und den Terebinthaceen. Hierauf erschien Hallier's »Über die Julianiaceen, eine Terebinthaceen-Gattung, und die wahren Stammeltern der Kätzchenblütler,« eine Schrift, in welcher auf der Basis der angenommenen nahen Beziehungen zu den Terebinthaceen ein neues System aufgestellt wurde, das die Kätzchenblütler als sehr abgeleitete Pflanzen erscheinen ließ. Auf diesem Hallier'schen System fußt Lotsy's Stammesgeschichte, soweit sie bis heute veröffentlicht ist; doch scheint der Autor selbst die Empfindung zu haben, daß sich der eingeschlagene Weg nur schwierig werde bis zu Ende verfolgen lassen.

So hatten die Julianiaceen und mit ihnen die Juglandaceen eine große Bedeutung in der Systematik erhalten, woraus sich das Bedürfnis erklärt, die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte von *Juglans regia* L. neuerdings zu untersuchen.

Methode.

Es wurden von Anfang Jänner bis Ende Mai 1911 in ziemlich regelmäßigen Zeiträumen erst Knospen, dann Blüten von *Juglans regia* in Alkohol-Eisessig fixiert und nach der Mikrotommethode behandelt. Bei der Färbung stellte es sich heraus, daß *Juglans* nur schwierig Safranin, hingegen rasch Hämatoxylan annimmt. Bald zeigte es sich, daß die *Juglans*-Blüte morphologisch nur zu deuten ist, wenn die Untersuchung auf beide Geschlechter und auf alle Gattungen der Ordnung sowie auf die Julianiaceen ausgedehnt wird.

Ich studierte daher *Juglans Sieboldiana* Maxim. (die Blüten stammen aus Lunz¹ und Albern), die mit ihren vielblütigen weiblichen Kätzchen eine relativ ursprüngliche Gattung ist, dann *Pterocarya fraxinifolia* Kunth aus dem Botanischen Garten in Wien, endlich spärliches Herbarmaterial von *Platycaria strobilacea* Sieb. et Zucc., *Carya alba* Nutt., *Engelhardtia spicata* Blume und *parvifolia* C. D. C. sowie *Juliania adstringens* Schl. Die getrockneten Pflanzen wurden in destilliertem Wasser mit etwas Kalilauge auf dem Wasserbad 10' bis $\frac{1}{4}$ h aufgekocht, dann mit Alkohol-Eisessig wie frisches Material behandelt; sie lieferten oft ganz brauchbare Mikrotomserien. Da ich fand, daß die Krystalle, welche die meisten der untersuchten Blüten in großer Menge besaßen, nach dem Einschließen nicht mehr sichtbar waren, wenn die Schnitte in Nelkenöl gelegen hatten — die Krystalle besitzen offenbar den gleichen Brechungsexponenten wie dieses Medium —, benützte ich später mit gutem Erfolg Xylol statt Nelkenöl vor dem Kanadabalsam.

¹ Nach Abschluß der Untersuchung haben sich Anzeichen dafür ergeben, daß die Figuren 30 bis 36 in Tafel I möglicherweise zwei verschiedenen Formen angehören. Doch ändert dies nichts an den gewonnenen Resultaten.

Juglans regia L., weibliche Blüte.

a) Entwicklungsgeschichte und Morphologie.

Zum besseren Verständnis der Verhältnisse bringe ich erst die Abbildung eines jungen Blütenprosses von *Juglans regia* (Taf. I, Fig. 1). Wir sehen zwei große Blätter, die einander gegenüberstehen; das vordere wurde abgelöst; seine Stellung ist durch die Narbe (N V S) erkennbar. Sie unterscheiden sich durch ihre Ganzrandigkeit und Dicke von den assimilierenden Blättern; es sind die Vorblätter des ganzen Sprosses (V S). Dieser trägt bis zu vier Blüten, welche akropetale Aufblühfolge besitzen; die zwei untersten verkümmern meistens (1). Die junge Blüte zeigt im untern Teile ihrer Kugelgestalt eine schwache Einschnürung, die sich später vertieft und scheinbar hinaufwandert, indem offenbar der unter ihr befindliche axile Teil stärker wächst als der obere. Verhältnismäßig weit oben auf der Blüte 1 sitzt eine Braktee (B), die auf der Blüte 2 vom Beschauer abgewendet ist. Deutlich sind zweierlei Hüllkreise der Blüte zu erkennen, die innere, vierzipflige, ist noch eingerollt, die äußere Hülle hat ebenfalls vier Zipfeln.

Taf. I, Fig. 2 zeigt die zwei Sproßvorblätter (V S) und zwei Blütenanlagen; an der jüngeren von beiden (a) ist ein Ringwulst um einen stumpfen Vegetationskegel angedeutet, bei der älteren (b) ist er schon bis zur Höhe der Kegelspitze herangewachsen. Der Ring entwickelt sich weiter und differenziert sich in Blättchen (Taf. I, Fig. 3 a). Nun bildet sich ein zweiter innerer Wulst, der sich bis zur Spitze des Kegels erstreckt und sich ebenfalls in Blättchen differenziert (Taf. I, Fig. 4). Symmetrisch verlaufende Gefäßbündel gehen in die äußere Hülle. Die Braktee (B), welche sehr hoch an der Blüte inseriert scheint, ist offenbar durch Rekauleszenz mit der Achse verwachsen. Indem die Spitze des Vegetationskegels im Wachstum zurückbleibt, erscheint sie als Einsenkung in der Mitte der Blüte (Taf. I, Fig. 5). Dieser ehemaligen Spitze ist eine wichtige Rolle vorbehalten, indem auf ihr später das Ovulum entsteht.

Nun bilden sich um diesen Punkt zwei einander gegenüberstehende Erhebungen: die beiden Karpiden. Taf. 1, Fig. 5 belehrt uns über das Aussehen derselben in der Jugend, Fig. 6 über die zentral gelegene Zelle, welche durch ihre Größe und Reichtum an Protoplasma auffällt. Fig. 7 zeigt das Heranwachsen der Karpiden und den Verlauf der Gefäßbündel, die vollkommen getrennt in die beiden Blütenhüllen und in den Fruchtknoten gehen. Über die Blättchenzahl beider Hüllkreise geben die Querschnitte (Fig. 8 und 9) Aufschluß. Wir sehen in der Mitte die zwei Karpiden und in dekussierter Stellung vier innere Hüllblätter, die wir als Perianth bezeichnen, sowie vier äußere Blättchen, welche wir mit dem allgemein üblichen Ausdruck »Vorblätter« benennen. Es ist auffallend, daß fast alle Autoren, die bisher die Juglansblüte bearbeiteten, von nur zwei Vorblättern sprechen und doch hat mir jede Querschnittserie deren vier ergeben, wenn sie auch nicht immer auf demselben Schnitt als vier getrennte Blättchen erschienen (in Fig. 8 sind zwei derselben bereits vereinigt). Nur ältere Autoren, Duhamel 1755, Berg und Schmidt 1863, De Candolle im Prodromus 1874, Koch in seiner Dendrologie 1869 erwähnen drei bis mehrere Zähne der äußeren Hülle.

Die Braktee steht so, daß ihre Mittellinie durch den Spalt zwischen den Karpiden verläuft, also rechtwinklig zur Mediane der letzteren. Längsschnitte, welche durch die Mitte der Narben und Karpiden gehen, treffen die Braktee nicht (Taf. I, Fig. 5 und 7); wurde hingegen die Braktee durchschnitten, so konnte auf dem Bild nur eines der beiden Karpiden sichtbar werden (Taf. I, Fig. 10). Es scheint, daß manchmal eines der vier Vorblätter die Rolle der Braktee übernimmt oder die Braktee so hoch hinaufrückt, daß eines der vier Vorblätter ausfallen muß (Taf. I, Fig. 11). An ganz reifen Blüten sowie an Früchten ist sie nie mehr zu sehen, sie scheint zu vertrocknen und abzufallen.

Gehen wir auf einer Querschnittserie in die Tiefe der Blüte, so sehen wir die Vorblätter zu einer ringförmigen Hülle vereint in einer Höhe, in der die Perianthblätter noch getrennt sind (Taf. I, Fig. 12).

Bei ganz jungen Blüten, die kaum die erste Anlage eines Ovulums besitzen, kann man in Querschnittsserien (Taf. I, Fig. 13 bis 20) am Grunde der beiden noch getrennten Karpiden zwischen ihren benachbarten Rändern je einen 7 bis 14 μ hohen Zapfen beobachten (Taf. I, Fig. 17); auf dem tieferen Schnitt, der die ringsförmige, möglicherweise axile Basis der Karpiden zeigt (Taf. I, Fig. 19), ist die Anlage der Scheidewand zu sehen, welche die beiden einander gegenüberliegenden Zapfen verbindet und das Ovarium an der Basis halbiert. Es ist nicht unmöglich, daß diese Zapfen ein reduziertes zweites Karpidenpaar vorstellen. In der Mitte dieser Scheidewand, welche median zur Abstammungssachse verläuft, entsteht das Ovulum (Taf. I, Fig. 20).

An der Basis sowohl der Karpiden wie des Perianths und der Vorblätter beobachten wir eine Meristemzone. Diese gibt nicht nur nach aufwärts Zellen ab und bewirkt so das Heranwachsen des Griffels sowie der Blütenhüllblätter; es scheinen auch eifrig Zellagen nach abwärts, an den Basalteil des Ovariums abgegeben zu werden, denn der Fruchtknoten wächst rasch ringförmig heran (ohne irgend eine Verwachungsstelle zu zeigen!) und hebt die auf ihm sitzenden Blütenhüllen empor, während das Ovulum und die Scheidewand in der Tiefe der Höhlung bleiben. Der Ovarialraum bleibt in der Regel offen und durch die Mitte des Griffels mit der Außenwelt in Verbindung (Taf. I, Fig. 21), ein Verhalten, welches die Blüte fast gymnosperm erscheinen läßt; ab und zu findet man in älteren Blüten einen geschlossenen Ovarialraum — bei *Juglans Sieboldiana* Maxim. ist dies stets der Fall (Taf. VI, Fig. 149).

Die erste kegelförmige Anlage des Ovulums umgibt sich mit einem Ringwall, dem inneren Integument (Taf. I, Fig. 22), das langsam heranwächst (Taf. I, Fig. 23) und sich schließlich, eine Mikropyle bildend, über dem Nucellus schließt (Taf. I, Fig. 24). Indessen begann tief unten am Ovulum ein zweiter Wall sich zu bilden (Taf. I, Fig. 25 und 23), der den Nucellus nicht ringförmig umgeben kann, weil die Scheidewand ihn daran hindert (Taf. I, Fig. 26). Er ist daher auf radialen Längsschnitten nur dann zu sehen, wenn sie in der Mediane der quer zur Abstammungssachse stehenden Karpiden und Narben geführt werden, da die rechtwinklig zu dieser Linie laufenden Schnitte durch die Scheidewand gehen.

Dieser in zwei getrennten Blättern heranwachsende Wall wird von den meisten Autoren als funikulare Bildung bezeichnet; nur Karsten erklärt sie für ein äußeres Integument.

Ich bin zur selben Auffassung gelangt, bevor mir Karsten's Arbeit bekannt war, und freute mich der Übereinstimmung mit diesem Gelehrten. Dem sitzenden Ovulum fehlt ein Funikulus, wie kann daher eine »flügelartige Wucherung« desselben bestehen? Der Wall wird, wie jedes äußere Integument, später angelegt wie das innere, wächst nach der Befruchtung rasch heran, indem sich die Zellen bei gleichzeitiger lebhafter Teilung in radialer Richtung strecken und den Ovarialraum derart vollständig ausfüllen, daß sie sich innig an die Fruchtknotenwand anschmiegen und einen zentrifugalen Druck auszuüben scheinen (Taf. I, Fig. 24 und 27, Taf. VII, Fig. 155). Daß Nicoloff's Beschreibung sowie seine Zeichnungen ein solches Anschmiegen leugnen, dürfte auf Schrumpfung des Materials beim Fixieren zurückzuführen sein. Karsten spricht diesem äußeren Integument die Funktion zu, den Ovarialraum für die Kotyledonen der jungen Nuß vorzubereiten und auszuweiten; es zerfällt unmittelbar vor dem Heranwachsen der letzteren. Nach Nawaschin dringt außerdem der Pollenschlauch bei der Befruchtung durch dieses Gewebe, bevor er die Chalaza erreicht.

Sehr spät, möglicherweise erst nach der Bestäubung, erfolgt die Anlage des Gametophyten, dessen Entwicklungsgeschichte Karsten und Nawaschin bearbeitet haben. Im Gegensatz zu Nicoloff, der Karsten's Angabe über das Vorhandensein eines sporogenen Gewebes leugnet, glaube ich, ein solches gesehen zu haben (Taf. VII, Fig. 155). Vom Befruchtungsvorgang dünkt mir aus phylogenetischen Gründen Nawaschin's Fund sehr wichtig, daß der zweikernige männliche Gamet sein Cytoplasma bis in den Embryosack mitnimmt — ein Vorgang, den er als »altes, von den Gymnospermenvorfahren stammendes Merkmal« bezeichnet.

Bemerkenswert scheint mir ferner, daß Karsten in drei Fällen bei *Juglans regia* L. sowie stets bei *Juglans nigra* L. die beiden Polkerne zur Zeit der Befruchtung noch getrennt vorfand, so daß der zweite

Spermakern sich mit nur einem Polkern vereinigen konnte; trotzdem wurde auch der zweite, unbefruchtete Polkern zur Teilung und Endosperm Bildung angeregt, was vielleicht auch als ursprüngliches Merkmal zu bezeichnen ist.

An einer reifen Frucht, deren grüne Hülle in vier Teilen aufgesprungen war (Taf. V, Fig. 129), konnte festgestellt werden, daß der Griffel mit den Narben nur auf dem Holzteil der Schale sitzt; außen zogen in den Furchen des Holzes die vertrockneten, von der grünen Hülle bloßgelegten Gefäßbündel; es war daher — wie es auch Karsten angibt — nur der innerhalb der Gefäßbündel liegende Teil des Fruchtknotens verholzt; die grüne Hülle hatte sich deutlich in zwei parallel verlaufende Schichten gespalten, deren innere noch die Perianthzipfeln, deren äußere die Vorblätter trug. In der Holzschale sieht man apikal — am spitzen Ende — einen kurzen Spalt, der so lang ist wie die Dicke des Holzes (Taf. V, Fig. 130); er wird von den Rändern der beiden Karpiden gebildet. Die meridional verlaufende Linie, in der sich die Holzschale öffnet, liegt in der Mediane der Karpiden und Narben. Dieser Spalt ist schon im jugendlichen Fruchtknoten vorgebildet. Bei schwacher Vergrößerung fallen auf Querschnitten stets zwei dunkler angefärbte gerade Linien auf (Taf. I, Fig. 26 und 31, Taf. VII, Fig. 156), welche radial von der Innenwand des Fruchtknotens bis zu dem innersten kräftigen Gefäßbündel ziehen, das später die Verholzung der Schale nach außen zu begrenzt. Diese gerade Linie erscheint bei stärkerer Vergrößerung (Taf. I, Fig. 28) aus vier bis sechs Reihen von Zellen gebildet, die viel reicher an Protoplasma, großkerniger und zartwandiger sind als ihre Umgebung und sich von dieser auch durch die große Regelmäßigkeit in der Anordnung unterscheiden. Diese Zellen strecken sich zwar später (Taf. I, Fig. 29), bleiben aber dünnwandig und behalten Kern wie Protoplasma zu einer Zeit, wo die ganze Nachbarschaft bereits verholzt ist und ihren Inhalt eingebüßt hat. Dieser Umstand erklärt das Aufgesprengtwerden der Samenschalen durch den Keimling in der vorgebildeten meridionalen Linie. Daß diese Dehiszenzlinie nicht die Verwachungsstelle der Karpiden ist, wie häufig angegeben wird, ergibt sich aus ihrer Lage.

In dieser Spaltebene entsteht nach der Befruchtung in der untern Hälfte der Nuß eine zweite verholzende Scheidewand (Taf. V, Fig. 130), die rechtwinklig steht zur ursprünglich angelegten, durch fast die ganze Frucht verlaufenden Haupttrennungswand, welche das äußere Integument halbiert. In der primären Scheidewand verlaufen die zum Ovulum führenden Bündel (Karsten verlegt sie irrtümlicherweise in die jüngere Wand). Die sekundäre Scheidewand halbiert die heranwachsenden Kotyledonen in ihrer unteren Hälfte.

b) Anatomisches.

Sehr lehrreich für die Morphologie der Blüte ist der Gefäßbündelverlauf (Taf. II, Fig. 37 bis 44 inkl.); wir sehen vollkommen getrennt zu äußerst die Bündel in die Vorblatthülle, zunächst in die Perianthblätter, zu innerst in den Fruchtknoten ziehen. (Benson und Welsford lassen die Bündel von Perianth und Vorblättern vereint verlaufen.) Vom Fruchtknoten-Gefäßbündelkreis zweigt je ein mächtiger Strang in die Scheidewand zwischen den Hälften des äußeren Integuments und verläuft in einem nach auswärts gekrümmten Bogen empor, erreicht nicht ganz die Höhe des Nucellusscheitels, biegt dann in derselben Ebene nach abwärts, indem es sich in mehrere Bündel teilt, um — immer noch in der Scheidewand streichend — unterhalb des Ovulums abermals umzubiegen und aufsteigend in das innere Integument zu gelangen; er hat indessen seinen Xylemteil ganz verloren und besteht nur aus sehr engen, langgestreckten, prosenchymatischen Zellen, die offenbar Assimilate führen. Sowie das innere Integument erreicht ist, vereinigen sich die Bündel zu einem Ring, der sich sehr rasch in zahllose kleine Stränge auflöst, welche aufwärts führen, aber nicht die Höhe erreichen, zu welcher die Gefäße in der Scheidewand geführt hatten (Taf. II, Fig. 37).

Die Hauptgefäßbündel besitzen Holzparenchym. Die Blüten sind sehr reich an Harz, das sie in großen Zellen, nicht aber in Gängen führen. (Solereder bezeichnet die Juglandaceen als eine Familie, der alle inneren Sekretzellen fehlen!). Äußerst mannigfaltig sind die Haare und Drüsen gestaltet, welche die Blüten bedecken.

Wir sehen:

1. lange, einzellige, zugespitzte Haare (Taf. II, Fig. 45);
2. einzellige Büschelhaare (Taf. II, Fig. 46);
3. mehrzellige Haare (Taf. II, Fig. 47 und 48);
4. Drüsenhaare, welche einen kleinen, einzelligen Kopf auf einem kurzen Stiel tragen (Taf. II, Fig. 49);
5. Drüsenhaare mit größerem, durch Vertikalwände geteilten Kopf auf kurzem Stiel (Taf. II, Fig. 50);
6. Drüsenhaare mit ebensolchem Kopf auf langem Stiel (Taf. II, Fig. 51);
7. Drüsenhaare mit kurzem Stiel, deren Kopf vertikale und horizontale Wände besitzt (Taf. II, Fig. 52);
- endlich 8. Schilddrüsen auf kurzem Stiel (Taf. II, Fig. 54) zeigt sie von außen, Fig. 53 im radialem Längsschnitt).

Auffallend ist die Stellung des Protoplasmas in der Mitte der Stielzellen. (Solereder zählt nur 1., 2., 5. und 8. als Trichomformen auf.)

Sehr interessant sind die Spaltöffnungen gebaut, von denen häufig zwei eine gemeinsame Atemhöhle besitzen (Taf. III, Fig. 62). Sie sind erhaben gebaut, ähnlich wie die von *Cucurbita Pepo*. Je fünf bis sieben kreisförmig angeordnete Zellen (Taf. III, Fig. 63) erheben sich in Reihen, deren Zahl 1 bis 7 beträgt, übereinander zu einem von den Schließzellen abgeschlossenen Kamin (Taf. III, Fig. 64, 65, 66 und 67). (Solereder zählt die Juglandaceen zu den Ordnungen, welche Spaltöffnungen ohne Nebenzellen haben; allerdings sind bisher die Spaltöffnungen an den Blüten nicht untersucht worden.) An den Schließzellen selbst beobachtet man alle Übergänge, von kräftigster Entwicklung der Vor- und Hinterhofleisten bis zu deren Verkümmерung.

Haberlandt meint, daß sich kaum ein plausibler Grund für das Vorhandensein erhöhter Spaltöffnungen an behaarten Pflanzenteilen angeben lasse. Ich glaube aber, einen solchen gefunden zu haben; es mag wohl das Bedürfnis entstanden sein, die durch das dichte Haarkleid gehinderte Verdunstung durch Erheben der Spaltöffnungen zu fördern. Gleichzeitig sehen wir, daß häufig mit Hilfe eines Ppropfes, der die Stomata verschließt, die Wasserabgabe reguliert wird, sicher ein xerophiles Verhalten.

Juglans Sieboldiana Maxim., weibliche Blüte.

Die 12 bis 14 cm langen Kätzchen besitzen an ihrer Basis zwei gegenständige Sproßvorblätter wie *Juglans regia*. Die zahlreichen Blüten mit ihren stark rotgefärbten Narben unterscheiden sich nur in geringem Maß von denen der Walnuß. Auffallend ist die fast regelmäßige dichotome Spaltung der beiden Griffel, so daß wir vier Narbenschenkel sehen (was zuweilen auch bei *Juglans regia* der Fall ist), das tiefere Sitzen der Braktee (Taf. I, Fig. 30), welche auch noch bei älteren Blüten erhalten bleibt und sich unterhalb ihrer Insertion noch lange als blattstielartige Erhöhung abwärts verfolgen läßt (Taf. I, Fig. 31), der Verschluß der Ovarialhöhle (Taf. VII, Fig. 149), endlich die Vorblatthülle, welche die Blüte viel lockerer einschließt als es bei *Juglans regia* der Fall ist (Taf. I, Fig. 36), und welche meist drei größere, mehrfach gezähnte Zipfel besitzt (Fig. 32, 33, 34 und 35).

War schon bei *Juglans regia* L. das Vorhandensein von vier Vorblättern bei nur einer Blüte nicht zu deuten, so bereiten uns die drei Vorblattzipfel und die lockere Hülle hier noch mehr Schwierigkeiten. Diese lassen sich hinwegräumen, wenn wir zum Vergleich die Blüten der Julianiaceen heranziehen.

Juliania adstringens Schl., weibliche Blüte.

Morphologie und Deutung.

Die in Mexiko in nur beschränkter Zahl lebenden Julianiaceen, diöcische Bäume oder Sträucher, sind im Habitus den Eichen und Nußbäumen außerordentlich ähnlich, besitzen wie letztere wechselständige, nebenblattlose, unpaarig gefiederte Blätter und überraschen bei genauer Untersuchung durch die Übereinstimmung der Blüten sowohl in morphologischer als anatomischer Hinsicht.

Am Ende der Zweige sitzen die Blütenstände, welche dicht behaart sind, die Farbe der haarigen Blattstiele besitzen und als zusammen gesetzte Infloreszenzen bezeichnet werden müssen, da jede scheinbare Blüte selbst ein Blütenstand ist. Jede solche einfache Infloreszenz sitzt in der Achsel einer behaarten Braktee (Tafel V, Fig. 128), hat eine lange flachgedrückte Achse, die sich unterhalb der Blüten wie bei *Juglans* etwas einzieht. Oberhalb dieser Verschmälerung des Stieles sehen wir eine kugelig erweiterte Hülle, von Hemsley Involucrum genannt, welche mehrere, in einer Ebene flach nebeneinander stehende Blüten umschließt; dadurch erhält die Infloreszenz zwei verschieden lange Querachsen. *Orthopterygium Huancui* Hemsl. besitzt drei Blüten, *Juliania* vier (ich habe eine junge Frucht mit sechs Blüten beobachtet, Taf. VII, Fig. 157). Die Hülle besitzt mehrere Zipfel; Hemsley gibt als häufigste Zahl deren fünf an, ich fand mehrmals drei wie bei *Juglans Sieboldiana* Maxim.

Aus dem Involucrum ragen die behaarten Griffel der Blüten heraus, jedoch meist nur die beiden mittleren, da die äußersten Blüten häufig verkümmern. Von jeder Blüte steigt ein Stylus auf, der sich spaltet; Hemsley erklärt ihn für dreiteilig, doch sind häufig zwei der Äste noch längere Zeit miteinander verbunden (Taf. III, Fig. 68). Eine nicht zu erkennende dreieckige Anordnung der Gewebe des Griffels gestattet vielleicht einen Rückschluß auf die Zusammensetzung des Fruchtknotens aus drei Karpiden (Taf. VII, Fig. 160); doch läßt sich in den Querschnittserien durch das Ovarium nirgends eine Verwachsungsstelle der Karpiden erkennen, ebensowenig wie bei *Juglans*. Nur die ersten Stadien der Blütenentwicklung, die mir nicht zu Gebote standen, könnten über diese Frage sicherer Aufschluß gewähren. Weder Hemsley noch Fritsch haben die erste Anlage der Karpiden gesehen.

Ein Längsschnitt durch die Infloreszenz (Taf. VII, Fig. 161) zeigt drei Blüten getroffen; eine vierte ist erst auf den nächsten Schnitten der Serie rechts sichtbar. Von den tief in die Achse eingesenkten Blüten sind die äußersten seitlich mit dem Involucrum verwachsen. Ein Querschnitt (Taf. VI, Fig. 150) belehrt uns darüber, daß in der kürzeren der beiden Querachsen sämtliche Blüten mit der äußeren Hülle verwachsen, jedoch untereinander frei sind. Ein ähnliches Bild zeigt ein Querschnitt durch eine Blüte von *Juglans Sieboldiana* Maxim., wo die äußere Hülle stellenweise frei ist (Taf. VI, Fig. 149).

Hemsley erklärt die Blüten für nackt, also ohne Perigon, nur aus einem Fruchtknoten bestehend. Ich bin zur Auffassung gelangt, daß eine mit der Ovarialwand innig verwachsene Perianthhülle existiert. Am Längsschnitt (Taf. VII, Fig. 159) sehen wir links eine Vorwölbung am Involucrum, welche ich für eines der Perianthblätter halte, die aus Raummangel außen mit dem Involucrum verwachsen sind. An der Querschnittsreihe sehen wir neben zwei Blüten, die an der kürzeren Querachse mit der Infloreszenz zusammenhängen, eine dritte Blüte, deren Griffel durchquert ist (Taf. VI, Fig. 150). In dieser Höhe ist er noch ringsum frei; doch beachte man die Vorwölbungen am Involucrum, die ich für reduzierte Perianthblätter dieser dritten Blüte halte. Auf dem nächsten Bild (Taf. VI, Fig. 151) sehen wir, daß sich eines derselben mit dem Griffel bereits vereinigt hat; tiefer unten (Taf. VI, Fig. 152) wird diese Umwallung inniger und von der Gegenseite kommen zwei Blättchen entgegen; auf dem nächsten Bild (Taf. VI, Fig. 153) sehen wir auch diese Vereinigung vollzogen. In meiner Vermutung, daß wir an jeder Blüte eine Verwachsung von Ovarium und Perianth zu sehen haben, wurde ich durch den Umstand bestärkt, daß die reifen Fruchtschalen sich in zwei parallele Schichten spalten, deren innere zum Griffel gehört, also Fruchtknoten ist, während die äußere Schichte gewiß dem Perianth entspricht, wie dies bei der Frucht von *Juglans* der Fall ist (Tafel V, Fig. 129).

Die Ovarialhöhle ist wie bei *Juglans* häufig offen (Taf. II, Fig. 58, Taf. VI, Fig. 153, Taf. VII, Fig. 158).

Der Fruchtknoten ist einfacherig und zeigt keine Verwachsungsstelle der Karpiden, auch keine Dehiszenzlinie, da die Samen die Schalen nicht zersprengen. Er enthält ein Ovulum von sehr interessantem Bau.

Es ist oft schief im Ovarium gelagert, daher die Schnitte die verschiedensten Bilder liefern. Es sitzt meist zentral, manchmal ein wenig an der Wand des Fruchtknotens hinaufgerückt. An herauspräparierten Samenanlagen sehen wir (Taf. III, Fig. 69), daß ein Funiculus von wechselnder Länge das Ovulum trägt, welches sich dann halbkreisförmig dreht und seinen Nucellus samt dem inneren Integument halb in ein vom Funiculus ausgehendes Gewebe eingräbt, von dem es einseitig umhüllt wird. Dieses Gewebe, welches

Hemsley für einen Appendix des Funiculus hält, möchte ich für ein einseitig entwickeltes äußeres Integument ansprechen. Ich sah bei einer *Juglans Sieboldiana* Maxim. ein solches einseitig entwickeltes Integument (Taf. I, Fig. 31); denken wir uns das von unten aufsteigende Ovulum um 90° gedreht, so hätte der Querschnitt den Nucellus längs getroffen und ein ähnliches Bild wäre entstanden, wie es bei *Juliania* zu sehen ist. Auch bei *Juliania* sehen wir wie bei *Juglans* Gefäße nur ins innere Integument verlaufen (Taf. III, Fig. 70, 71, 72).

Die hartschaligen Einzelfrüchte werden durch den Zerfall der gemeinsamen Hülle frei.

Vergleichende Anatomie der weiblichen Blüten von *Juglans* und *Juliania*.

Fritsch betont in seiner Arbeit die anatomischen Verschiedenheiten zwischen *Juglans* und *Juliania*. Ich glaube aber zeigen zu können, daß diese gegenüber den morphologischen und anatomischen Ähnlichkeiten keine große Wichtigkeit besitzen.

Haare, Drüsen (Taf. II, Fig. 55, 56, 57, 61) und Spaltöffnungen (Taf. III, Fig. 73) sind identisch gebaut; nur Schilddrüsen fehlen der *Juliania*. Holzparenchym besitzt sowie *Juglans* auch das primäre Holz von *Juliania* (Taf. II, Fig. 59), das bei phylogenetischen Fragen von größerer Bedeutung ist als das sekundäre, in welchem nach Fritsch das Holzparenchym fast ganz fehlt; ebenso spielt das Fehlen der Spiralverdickungen im sekundären Holz keine Rolle gegenüber dem Vorhandensein desselben im primären (Taf. II, Fig. 59); *Juglans* besitzt zwar nicht treppenförmige Tüpfel an Gefäßen so wie *Juliania*, wohl aber hat deren die nah verwandte *Engelhardtia*; die unregelmäßige Anordnung der Gefäße, die oft isoliert oder zu zwei bis drei stehen, ist beiden verglichenen Gattungen gemeinschaftlich; Krystalle sind so wie in der *Juliania*-Blüte auch in jener von *Juglans*, in größter Menge bei *Carya* vorhanden; der einzige wesentliche anatomische Unterschied liegt im gänzlichen Fehlen von Harzkanälen bei *Juglans* gegenüber dem Überfluß an solchen bei *Juliania*; aber auch *Juglans* besitzt einen enormen Reichtum an Harz, das in zahlreichen Drüsen und in großen Zellen statt in Schläuchen entsteht — ist diese Differenz groß genug; zwei in jeder anderen Hinsicht ähnliche Gattungen zu trennen? Müßte man nach diesem Gesichtspunkt nicht sowohl *Juliania adstringens* Schl. als auch *Orthopterygium Huaucni* Hemsl., denen Harzkanäle im Mark fehlen, von den übrigen Julianiaceen abgliedern, die solche im Mark besitzen?

Ich halte mich aus morphologischen und anatomischen Gründen für berechtigt, *Juliania* zur Deutung der *Juglans*-Blüte heranzuziehen.

Deutung der weiblichen Blüte von *Juglans*.

Ich sehe in der *Juglans*-Blüte eine durch Reduktion aus der *Juliania*-Teilinfloreszenz entstandene verarmte Infloreszenz. Möglicherweise hatten die Vorfahren der *Juliania*, welche heute ihre Blüten in die verbreiterte Achse der Teilinfloreszenz hineinzwängt, in vergangenen Zeiten nicht gestauchte Blütenstände; vielleicht waren es einst cymöse Infloreszenzen, jedes Blütchen mit zwei Vorblättern versehen. Bei der Stauchung könnten sich diese zum Involucrum vereinigt haben. Bei *Juglans* ist wohl die Blütenzahl durch Reduktion innerhalb des Involucrums auf eins reduziert worden. So wird die auf andere Weise unerklärliche Vierzahl der Vorblätter von *Juglans regia* L. begreiflich, ebenso die Drei- oder Mehrzahl der Vorblätter von *Juglans Sieboldiana* Maxim., sowie die Involucrumsähnlichkeit von deren Vorblätter; die Infloreszenzbraktee von *Juliania* ist zu homologisieren mit der Braktee der *Juglans*-Blüte, die mehr oder minder auf die Achse hinaufgerückt ist.

Juglans, Teratologisches.

Selbstverständlich würde die Annahme, daß die *Juglans*-Blüte als verarmte Infloreszenz aufzufassen sei, durch das Auffinden mehrerer Blüten in gemeinsamem Involucrum wesentlich unterstützt werden.

Prüfen wir nun die verschiedenen bekannten Anomalien dieser Art. Karsten erzählt, er habe in einer Blüte von *Juglans cordiformis* Maxim. einen Fruchtknoten gesehen, der einfacherig war und zwei wohl ausgebildete Nucellen mit je einem normalen Embryosack besaß. Dies scheint mir wenig beweisend für die Infloreszenztheorie.

Besser verwendbar sind die Doppelnüsse. Kronfeld beschreibt in seiner verdienstvollen Juglansarbeit die häufig im Handel vorkommenden, einseitig abgeplatteten Nüsse, die er Kuchennüsse benennt und welche offenbar zu zweit, die Abplattungsstelle einander zugewendet, in gemeinsamer Hülle saßen. Einem solchen Typus im Jugendstadium entspricht eine von mir beobachtete Anomalie, die äußerlich den Eindruck zweier oberflächlich verwachsener Blüten machte (Taf. V, Fig. 131). Der Querschnitt (Taf. III, Fig. 74) zeigte zwei getrennte Stempel mit je einem befruchteten Ovulum in gemeinsamer grüner Hülle; die inneren Blütenhüllen um die zwei Fruchtknoten waren infolge von Raummangel seitlich verwachsen, die Vorblatthülle bildete das gemeinsame Involucrum. Hierbei ist es für die Frage gleichgültig, ob letzteres wie bei einer *Juliania* die beiden Blüten lose umgab oder ob es gewohnheitsmäßig wie bei *Juglans regia* L. auch die getrennt herausragenden Teile der zwei Blüten innig umwuchs.

Hieher sind auch jene Doppelnüsse zu zählen, die „The Gardeners Chronicle“ 1876, II. Bd., p. 561 mit Bezugnahme auf den „Almanach du Jardinier“ 1875 beschreibt und abbildet (Taf. III, Fig. 75); hier wird von zwei Nußbäumen — deren einer dem Aussehen nach hybrid ist — berichtet, die alljährlich nur solche Doppelnüsse trugen, welche seitlich mit ihren Holzschalen ein wenig verwachsen waren. Der Almanach hält es für möglich, eine Varietät mit solchen Nüssen zu ziehen. (Kronfeld glaubt, es gäbe bereits eine solche und hält irrtümlich die in Decandolle's Prodromus „*Juglans bifera*“ Nouv. Duh. genannte Varietät für eine Art mit Doppelnüssen; Duhamel, von dem diese Varietät ursprünglich als „*Nux bifera*“ beschrieben ist, erklärt die Abart als „Noyer, qui donne ses fruits deux fois l'année“).

Hieher gehört auch die Doppelfrucht Taf. 5, Fig. 126; die Nuß, welche der rechten Blüte entstammt, ist herausgenommen; die Trennungswand zwischen beiden, welche ordnungsgemäß von *d* nach *b* laufen sollte — diese beiden Stellen zeigen tiefe Furchen — setzt zwar in *d*, aber etwas rechts von *b*, in *e* an. In der Mitte dieser Trennungswand sollte der zweite Schalenpalt sowohl für den linken Kern, gegenüber von *a*, als auch für den rechten hier fehlenden Kern, gegenüber von *c*, verlaufen. Die beiden Schalenstücke, welche der linken Frucht zugehören, 1 und 4, beginnen in *a* und enden in der Mitte der Trennungswand *d e*, die Hauptscheidewand geht vom Schalenstück 1 zur Schale 4, ist ein wenig verschoben, sonst aber ganz normal, wie es auch der Kern ist. In der zweiten Frucht verläuft die Scheidewand unregelmäßig, auch der Kern war nicht wohl ausgebildet. Wir können auch hier von gemeinsamem Involucrum sprechen und eine Rückschlagserscheinung zum Julianiatypus annehmen.

Männliche Blüten.

a) Juglans.

Die männlichen Blüten von *Juglans* stehen in dichten, hängenden Kätzchen. Jede Blüte zeigt eine schwach dreilappige Braktee, die mit der Achse in Rekauleszenz hoch hinauf verwachsen ist, und eine außen haarige, meist sechsblättrige Blütenhülle, die aber auch ein oder zwei Blätter reduzieren kann; sie hat bei *Juglans regia* L. (Taf. V, Fig. 132) und *Sieboldiana* Maxim. eine längliche (Taf. III, Fig. 76), bei *Juglans nigra* L. eine fast kreisförmige Gestalt (Taf. V, Fig. 133). In der Seiten- und Rückenlage der Blüte sehen wir bei *Juglans Sieboldiana* Maxim. wenig deutlich, daß drei Blätter tiefer inseriert sind, also vielleicht zwei Wirtel vorhanden sind; bei *Juglans regia* L. und *nigra* L. stehen sie in einem sechsblättrigen Wirtel. Das Diagramm macht die Stellungsverhältnisse klar (Textfig. p. 16 [316]). Die Zahl der Antheren, die stets vor den Perianthblättern stehen, schwankt; bei *Juglans Sieboldiana* Maxim. (Fig. 76 und 77) habe ich am häufigsten deren 13 gesehen, die — in zwei Kreisen angeordnet — eine der Trimerie der männlichen Blüte entsprechende Stellung einnahmen: vor den vier breiteren Perigonblättern war eine Verdoppelung der Staubblätter eingetreten, was dem Bedürfnis des Windblütlers nach großer Pollenmenge

entspricht. Bei *Juglans regia* L. sind häufig 15 Antheren in zwei Kreisen zu sehen, indem vor jedem Perianthblatt zwei Staubblätter, also zwölf im äußeren Wirtel stehen, während drei im inneren angeordnet sind (Textfig. p. 16 [316]). Das kurze Filament entwickelt stets ein über die Pollensäcke hinausragendes Konnektiv und ist häufig selbst blattartig verbreitert mit deutlichen Zähnen am Rand (Fig. 79).

b) Juliania.

Die Blüten bilden mehrfach zusammengesetzte, lockere Kätzchen mit langen dünnen Stielen. Die Teilinfloreszenzen besitzen ein Tragblatt, den Einzelblüten fehlt ein solches. Letztere haben 3 bis 5 mm Durchmesser, sind gelblich-grün, außen haarig und von einem vier- bis neunteiligen, schmalblättrigen, regelmäßigen Perianth umgeben (Fig. 80). Hemsley findet die Stamina in der Zahl mit den Perianthblättern übereinstimmend und mit diesen abwechselnd inseriert; nach meinen Beobachtungen sind sie, wenn die Zahlenverhältnisse übereinstimmen, vor den Perianthblättern eingefügt wie bei *Juglans*; häufig aber sind sie in größerer Anzahl vorhanden.

Eichler bezeichnet bei *Juglans* zwei der Blütenhüllblätter als Vorblätter, eine Deutung, die allgemein akzeptiert wurde, auch von Nicoloff. Diese Auffassung erschien mir als anfechtbar durch den Umstand, daß die Stamina vor sämtlichen Blütenhüllblättern auf gleiche Weise inseriert waren; mir schienen letztere bei *Juglans* sowie bei *Juliania* in morphologischer Hinsicht gleichwertig. Volle Sicherheit brachte mir aber erst die Untersuchung der sehr ähnlichen *Pterocarya*-Blüten und ihrer Übergangsformen von den weiblichen zu Zwitterblüten sowie von diesen zu normalen männlichen Blüten, die ich an androgynen Kätzchen beobachten konnte.

Pterocarya fraxinifolia Kunth.

a) Weibliche Blüten.

Ein sehr schönes Exemplar von *Pterocarya fraxinifolia* Kunth im Botanischen Garten lieferte mir reichliches Material, sowohl rein männliche und rein weibliche als auch sehr interessante androgynie Kätzchen.

Die langen, hängenden, weiblichen Kätzchen tragen zahlreiche Blüten mit auffallend rot gefärbten Narben. Jede der schwach zygomorphen Blüten (Taf. V, Fig. 135) besitzt eine der Achse opponierte Braktee, zwei seitlich stehende, mit dem Perigon nicht verwachsene Vorblätter und ein vierteiliges Perianth mit ungleich langen Zipfeln, das höher als bis zur Hälfte hinauf mit dem Fruchtknoten verwachsen ist. Querschnitte zeigen (Taf. III, Fig. 93, 94, 95, 96, 97), daß die Perianthzipfeln mit den Rändern voneinander und vom Ovarium schon in einer Höhe getrennt sind, da sie median noch mit letzterem zusammenhängen. Von den zwei median stehenden Griffeln ist jener, welcher der Rhachis abgewendet ist, der längere. Der Ovarialraum ist meist geschlossen; die Zahl der Karpiden dürfte wohl der Griffelzahl entsprechen. Auch hier sieht man im Fruchtknoten keinerlei Verwachungsstelle der Karpiden. Eine Dehiszenzlinie ist angedeutet, doch sprengt der Samen die Schale nicht. Das Ovulum liefert in Längs- und Querschnitten (Taf. III, Fig. 90, 91) dieselben Bilder wie *Juglans*, da es ein ebensolches inneres und äußeres Integument besitzt, welch letzteres durch eine transversal zur Abstammungssachse verlaufende Scheidewand halbiert wird (Taf. III, Fig. 97). Die Narben sitzen wie bei *Juglans carinal*, d. h. in der Mitte der Karpiden, aber vermöge der medianen Stellung der letzteren ebenfalls median, während sie bei *Juglans* quer stehen.

b) Übergangsformen, zwittrige und männliche Blüten.

Sehr häufig findet man Kätzchen, welche den Übergang von weiblichen zu zwittrigen und von diesen zu männlichen Blüten zeigen. Wir wollen ein solches untersuchen, und zwar von der Basis der Infloreszenz ausgehend, die Stempelblüten trug.

Oberhalb der normalen weiblichen Blüten konnte an denselben eine allmähliche tiefere Spaltung des Perigons und gleichzeitige Loslösung desselben vom Fruchtknoten beobachtet werden (Taf. V, Fig. 136, 137). Die Vorblätter verkleinerten sich und vereinigten sich seitlich mit der Braktee, um schließlich als zwei seitliche Zipfel derselben zu erscheinen (Fig. 140, 141). Sowie der Fruchtknoten vom Perianth frei geworden, entstand die erste Zwitterblüte (Fig. 138, 142); abwechselnd mit den Perigonblättern traten vier Antheren auf, die ein lang geschwanztes Konnektiv besaßen (Fig. 139). Nun begann eine Vermehrung der Staubblätter; zuerst wurde eines der vier Perigonblätter durch ein Staubblatt ersetzt, so daß drei Perianthteile und fünf Antheren vorhanden waren. Als wenn dies ein fälschlich eingeschlagener Weg zur Vermehrung der Staubblätter gewesen wäre, sehen wir in den nächsthöheren Blüten wieder vier Perianthblätter, aber einen zweiten Staminalkreis abwechselnd zum früheren inseriert (Fig. 143). Nun wird die Blüte allmählich aus einer Zwitterblüte zu einer männlichen; der Stempel in der Mitte beginnt zu verkümmern und alle denkbaren Übergangs-, Durchwachungs- und Verwachungsstadien mit einem Staminum zu zeigen (Fig. 145, 146, 147), bis er schließlich durch ein normales, aber sonderbarerweise zentralständiges Staubblatt vertreten ist.

Bisher war immer noch die Zahl der Perigonblätter wie bei der weiblichen Blüte vier geblieben, aber die mit der Braktee verwachsenen Vorblätter waren stetig reduziert worden (Fig. 143), schließlich nur mehr als eine leichte Schwellung zu beiden Seiten des Tragblattes (Fig. 147) und endlich überhaupt nicht mehr zu erkennen (Fig. 148).

Jetzt verliert die Blüte ihre Regelmäßigkeit (Fig. 148), die Achse verlängert sich, indem sie die Braktee emporhebt, es entstehen noch zwei Perianthblätter durch Umwandlung von zwei Antheren, die Stamina im Innern vermehren sich — und die normale zygomorphe, männliche Blüte der *Pterocarya* ist ausgebildet (Taf. III, Fig. 92); sie ist der von *Juglans Sieboldiana* sehr ähnlich, kann wie diese auch die Perianthblattzahl reduzieren (Textfig. p. 16 [316]).

Deutung der männlichen Blüte von *Juglans*, *Julania* und *Pterocarya*.

Bei der Umwandlung der *Pterocarya*-Stempelblüte in die Staubblüte beobachteten wir die allmähliche Reduktion der Vorblätter bis zu ihrem gänzlichen Verschwinden; der männlichen *Pterocarya*-Blüte fehlen also die Vorblätter. Ich bin der Auffassung, daß auch die analog gebauten männlichen Blüten von *Juglans* und *Julania* keine Vorblätter besitzen und ihre Blütenhüllblätter sämtlich als Perianthblätter bezeichnet werden müssen. Die *Julania*-Blüte, welche in einem zusammengesetzten Blütenstand sitzt, hat nur an den Teilinfloreszenzen Tragblätter; sowie wir die weibliche *Juglans*-Blüte als eine verarmte *Julania*-Teilinfloreszenz auffaßten, so können wir uns denken, daß auch die männlichen Blüten von *Juglans* und *Pterocarya* auf dem Wege der Ableitung von julianiaähnlichen Vorfahren den Blütenstand vereinfachten, so daß wir die Braktee der Teilinfloreszenz von *Julania* mit dem Tragblatt der Einzelblüte von *Juglans* und *Pterocarya* homologisieren können, wie wir es auch bei den weiblichen Blüten getan haben.

Engelhardtia spicata Blume.

Leider stand mir nur spärliches Herbarmaterial in schon vorgeschrittenem Stadium zur Verfügung, das dem Schneideverfahren bedeutenden Widerstand entgegensezte.

Die Blüten beiderlei Geschlechts stehen in langen, hängenden Kätzchen.

Die weibliche Blüte besitzt eine doppelte Blütenhülle; die äußere besteht aus einer sehr langen, der Achse opponierten Braktee, die mit zwei größeren und einem kurzen mehrzipfligen Vorblatt zu einem lockeren Involucrum vereinigt ist (Taf. IV, Fig. 113). Das Perianth ist nicht nur mit dem Fruchtknoten sondern auch mit dem langen Griffel bis zu dessen Hälfte verwachsen (Fig. 112) und spaltet sich dann in vier Zipfel. Der Griffel teilt sich in zwei transversal zur Achse stehende Äste, welche je zwei Narben tragen. Die Ovarialhöhle ist offen und besitzt am Grunde eine median gestellte Scheidewand, so daß sich die

Fruchtblätter als transversal gestellt erweisen (Taf. III, Fig. 89, 105). Die Narben sitzen carinal, daher entsprechend der Karpidenstellung quer zur Achse. Inmitten der Scheidewand sitzt das orthotrope Ovulum mit zwei Integumenten, von denen das äußere in mehreren getrennten Lappen heranwächst, welche an ihrer Außenseite und ihrem oberen Ende mit der Fruchtknotenwand verwachsen (Taf. III, Fig. 88). Letztere selbst zeigt keine Verwachungsstellen der Karpiden.

Die männliche Blüte besitzt eine mit zwei Vorblättern verwachsene kurze Braktee (Taf. IV, Fig. 111), die sich manchmal analog jener der Fruchtblüten sehr verlängert (Taf. IV, Fig. 110). Die Perianthblätter sind auf drei reduziert, eines sitzt median, je eines lateral (Tafel III, Fig. 104); meist konnte ich fünf Antheren beobachten, von denen eine vor dem mittleren, je zwei vor den seitlichen Perianthblättern saßen.

Bei Zwitterblüten, die ich sah, hatte sich der Fruchtknoten vom Perianth losgelöst unter gleichzeitiger Trennung der vier Perigonblätter, so daß sich die Antheren zwischen das Pistill und die Blütenhüllblätter — und zwar vor dieselben — einschieben konnten. Der Pollen schien normal.

Carya alba Nutt.

Während *Engelhardtia* in den Blüten beiderlei Geschlechts sowohl Perianth wie Vorblätter besitzt, zeigt *Juglans*, *Juliania* und *Pterocarya* eine Reduktion zuerst in der männlichen Blütenhülle, die nur einen Kreis aufweist, indem sie vorblattlos geworden ist.

Bei *Carya* sehen wir diese Vereinfachung auch auf die weibliche Blüte sich erstrecken. Sie steht in einer verarmten, aufrechten Infloreszenz von juglansähnlichem Charakter, ist außen stark behaart und mit eigenartigen Drüsen bedeckt. Diese sind eine interessante Kombination von Schilddrüsen mit Büschelhaaren (Taf. II, Fig. 60), welche an der unteren der beiden Stielzellen im Kreise inseriert sind. Die Sekretbildung findet unterhalb der Kutikula statt, bewirkt deren kugelige Aufreibung und ihr Einsinken nach der Entleerung des Sekrets.

Die unscheinbare, einfache, grünliche Hülle (Taf. IV, Fig. 114, 115) ist in vier ungleiche Zipfel gespalten, deren größter der Achse opponiert, tiefer inseriert ist als die anderen und als Braktee bezeichnet werden kann. Querschnitte zeigen (Taf. III, Fig. 101, 102), daß die drei Blütenhüllblätter einem einzigen Kreise angehören; vermutlich ist das vierte Blatt, welches oberhalb der Braktee sitzen sollte, ausgefallen. Da wir bisher beim Wegfallen eines Hüllkreises gesehen haben, daß es die Vorblätter waren, welche verschwanden, sehe ich keinen Grund, bei *Carya* etwas anderes anzunehmen.

Die zweiteilige Narbe ist mächtig entwickelt und median gestellt. Das Ovulum ist orthotrop (Taf. III, Fig. 100), sitzt aufrecht inmitten einer median verlaufenden Scheidewand und hat wie die schon besprochenen Arten auch ein äußeres Integument, das erst nach der Befruchtung in mehreren Lappen heranwächst; diese sind mit der inneren Ovarialwand seitlich und — nach Karsten's Angabe — auch oben verwachsen; letzteres konnte ich nicht beobachten. Die Querschnitte ergeben mit jenen von *Engelhardtia* große Ähnlichkeit. Die Scheidewand sitzt wie bei allen Juglandaceen zwischen den Karpiden an ihren Vereinigungsstellen. Da die Narben ebenfalls median situiert sind, muß man sie als kommissural (Taf. III, Fig. 108) bezeichnen. Die Fruchtknotenwand zeigt in der Jugend keine Dehiszenzlinie, doch sprengt der Keimling die Schale.

Die männlichen Blüten bilden lockere, hängende Kätzchen; jede Blüte (Taf. IV, Fig. 116) weist eine Braktee und zwei seitliche Blütenhüllblätter auf, vor denen je ein Staubblatt inseriert ist, während ein drittes und vierstes Staminum ohne jede Hülle an der Achse steht; manchmal sind die Antheren auch zu je zwei vor den Blütenhüllblättern eingefügt, ein fünftes kann der Braktee opponiert stehen. Auch hier liegt kein Grund vor, die zwei Blätter anders zu deuten als in der weiblichen Blüte; ich sehe in ihnen Perianthblätter. Wir erklären also die Vorblätter bei *Carya* in beiden Geschlechtern für abortiert, das Perianth der weiblichen Blüte auf drei, das der männlichen auf zwei Blätter reduziert (Textfig. p. 16 [316]).

Die stärkste Vereinfachung zeigen die Blüten von

Platycarya strobilacea Sieb. et Zucc.

Hier sehen wir die männlichen Blüten in hängenden, die weiblichen in aufrechten Kätzchen.

Erstere reduzieren die zwei Perianthblätter der *Carya*-Blüten auf zwei seitliche Anhängsel der Braktee (Taf. III, Fig. 81, Taf. V, Fig. 125) und besitzen meist sechs Antheren, von denen ein Paar median, je eine vor den zwei Perianthzipfeln und je eine seitlich an der verbreiterten Achse steht (Textfig. p. 16).

Die weiblichen Blüten (Taf. IV, Fig. 117, 118) sitzen in den Achseln von Brakteen und haben einen anscheinend flachgedrückten Fruchtknoten mit meist zwei transversalstehenden Narben und zwei seitlichen, flügelartigen Anhängseln, die später zu Flugorganen der Frucht werden, welch letztere vom Samen nicht gesprengt wird. (Siebold berichtet in seiner »Flora japonica« von zwei, drei oder vier Narben.)

Die Längs- und Querschnitte durch den Fruchtknoten (Taf. III, Fig. 82, 83, 84, 85) zeigen die Verhältnisse von Ovulum und Integument wie bei *Carya*; doch trat deutlich eine Dreiecksform des Ovariums zutage; bei zweinarbigen Gynoecien konnte ich eine Scheidewand am Grunde des Fruchtknotens finden; sie stand median zur Abstammungssachse, so daß die transversal stehenden Narben als carinal zu bezeichnen sind.

Der dreieckige Fruchtknoten ließ auf eine versteckte Trimerie schließen, die ich tatsächlich an zwittrigen Blüten und Übergangsformen zu solchen nachweisen konnte, welche sich in den sehr häufigen androgynen Kätzchen vorfanden. Ich untersuchte Blüte für Blüte in solchen Kätzchen von unten, woselbst die normalen weiblichen Blüten saßen, nach oben vorschreitend.

Zuerst trat auf dem Ovarium an jener Seite, die der Rhachis zugewendet war, median ein Hautsaum auf (Taf. IV, Fig. 119) bei gleichzeitiger basaler Loslösung der seitlichen Lappen. Dann gab es Blüten mit drei Narben (Taf. IV, Fig. 120, 121) mit zunehmendem Freiwerden der zwei seitlichen und des medianen Anhangs; diese Anhänge wurden blattartig, wobei auf ihrer Innenseite Pollensäcke aufraten (Taf. IV, Fig. 121). Oberhalb dieser Blüten gab es wieder solche mit zwei Narben (Taf. IV, Fig. 122); es trat ein zweiter dreigliedriger Wirtel von Blättern auf, die innen Pollensäcke trugen (Taf. IV, Fig. 123; diese Pollensäcke fand ich zu viert in zwei Reihen übereinander angeordnet!); schließlich gab es sogar Blüten (Taf. IV, Fig. 124) mit einem dritten dreigliedrigen Wirtel von normalen Staubgefäßern.

Ich glaube daher von einer versteckten Trimerie der *Platycarya*-Blüte reden zu dürfen. Von den drei Blütenhüllblättern ist das mediane unterdrückt, wohl aber noch durch ein Gefäßbündel vertreten, die zwei lateralen Blätter sind mit dem Fruchtknoten verwachsen. Der Umstand, daß Übergänge derselben zu Antheren beobachtet werden, spricht dafür, daß wir es mit Perigonblättern und nicht mit Vorblättern zu tun haben.

Nachtrag.

Erst nach Vollendung der Korrektur erschien die deutsche Übersetzung der Arbeit von Nawaschin und Finn »Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen *Juglans regia* und *Juglans nigra*«, von der ich vorher nur die Zusammenfassung gesehen hatte, die in deutscher Sprache der russischen Veröffentlichung angehängt ist. In dieser prachtvollen Untersuchung nehmen die Autoren Stellung gegen Karsten's Deutung der »flügelartigen Wucherung« in der *Juglans*-Samenanlage als ein äußeres Integument — eine Auffassung, die ich in dieser Arbeit vertreten habe. Nawaschin erinnert daran, daß auch *Betula* infolge einer starken Wucherung in den inneren Zellschichten der Fruchtknotenwand ein solches »Füllgewebe« ausbildet, welches ebenfalls der Leitung des Pollenschlauches dient.

Hierauf möchte ich entgegnen, daß diese beiden Gewebe doch verschiedenen Ursprungs sind: Bei der Birke entsteht es in der Fruchtknotenwand, bei den Juglandaceen unterhalb des inneren Integuments; dürfen wir aus funktionellen Gründen bei so verschiedenem Entstehungsmodus eine morphologische Gleichwertigkeit annehmen? Ich glaube nicht.

Zusammenfassung.

Wenn wir die Resultate der vorliegenden Untersuchung überblicken, muß es uns klar werden, daß wir innerhalb der ganzen Reihe der Juglandales eine Tendenz zur fortschreitenden Vereinfachung der Blüten sowohl in der Anordnung als auch in ihrer Ausbildung beobachten können. (Man vergleiche die Diagramme p. 16 [316].)

Vermutlich besaßen die gemeinsamen Vorfahren der Juglandaceen und Julianiaceen in beiden Geschlechtern reich zusammengesetzte Infloreszenzen, weibliche Blüten etwa vom Urtypus der *Pterocarya*-Blüte mit vierteiligem Perianth und zwei Vorblättern, aber es fehlte wohl die Blütenbraktee, wie es auch heute noch im männlichen Geschlecht bei *Julania* der Fall ist; die Brakteen der Teilinfloreszenzen waren sicher vorhanden.

Die Vereinfachung begann im weiblichen Geschlecht und schlug möglicherweise zwei Wege ein.

Einerseits wurden bloß die Teilinfloreszenzen durch Einzelblüten ersetzt, die nun in der Achsel der Infloreszenzbraktee saßen und auf solche Weise zu einem Blütentragblatt kamen. So kann *Pterocarya* entstanden sein. Eine weitere Reduktion sehe ich in der innigen Verwachsung der Braktee mit der Vorblatthülle, wie sie *Engelhardtia* zeigt.

Der zweite Weg der Vereinfachung der weiblichen Blüten führte wohl zur Stauchung der Teilinfloreszenzen, so daß drei bis sechs Blüten in eine verbreiterte gemeinsame Achse zum Teil versenkt wurden, wobei sämtliche Vorblätter zu einem mehrzipfligen Involucrum verwuchsen; die Perianthblätter mußten aus Raummangel innig einerseits mit dem Pistill, außen mit der Vorblatthülle verschmelzen, so daß über Stellungs- und Zahlenverhältnisse mit Sicherheit nichts ausgesagt werden kann; die Infloreszenzbraktee blieb erhalten. Wir sind zur *Julania*-Blüte gelangt.

Die weitere Vereinfachung betrifft die Zahl der im Involucrum der Teilinfloreszenz eingeschlossenen Blüten; indem diese normalerweise auf eins herabsinkt, gewinnen die Perianthblätter wieder Platz und die Möglichkeit, sich frei zu machen; wir sehen die vier Perigonteile des Urtypus zurückkehren und nur die Vielzipfligkeit der äußeren Hülle, ihr gelegentlich loser Zusammenhang mit der Blüte, das teratologische Auftreten von zwei Blüten im Involucrum erinnern an *Julania*; so kann die *Juglans*-Blüte abgeleitet gedacht werden; die Infloreszenzbraktee ist auf die Achse durch Rekauleszenz hinaufgerückt.

Die weiter fortschreitende Vereinfachung macht nun die gemeinsame Vorblatthülle unnötig, da die Einzahl der Blüte in der Teilinfloreszenz fixiert ist; so sehen wir bei *Carya* die — wie bei *Juglans* — hoch auf die Achse gerückte Braktee mit den Perigonblättern die einzige Blütenhülle bilden; jener Perianthzipfel, welcher unmittelbar über dem Tragblatt saß, ist ausgefallen, so daß wir nur drei Perigonteile zählen.

Die hier schon sehr starke Verwachsung des Perianths mit dem Pistill steigert sich noch bei *Platycarya*; die Braktee hat sich von der Blüte frei gemacht und erweckt völlig den Eindruck eines Blütentragblattes. Die Blüte besitzt eine versteckte Trimerie; in der Regel sind nur zwei Perigonblätter entwickelt, die lateral stehen und so innig mit dem Pistill verwachsen sind, daß sie nur mehr wie seitliche Flügel desselben erscheinen.

Das Gynoecium ist stets unsterändig, innig mit den äußeren Hüllkreisen zu einem homogenen, axil scheinenden Gebilde verwachsen, das keinerlei Rückschlüsse auf eine Zusammensetzung aus Karpiden gestattet. Bei *Juglans* konnte die Anlage von zwei Karpiden beobachtet werden; es scheinen auch meistens — wenn die Narbenzahl Schluß gestattet — zwei Karpiden bei den anderen Gattungen vorhanden; die

Dreiecksform des Fruchtknotenquerschnittes von *Platycarya* und Griffelquerschnittes von *Juliania* läßt drei Karpiden vermuten. Die Ovarialhöhle ist bei allen Gattungen in manchen Fällen oben offen, in anderen geschlossen.

Der Fruchtknoten ist einfächerig und legt (mit Ausnahme des trimeren Pistills von *Juliania*) sehr früh eine Scheidewand an, die zwischen den Karpidenrändern zwei gegenüberliegende Zäpfchen verbindet, welche vielleicht ein reduziertes zweites Karpidenpaar vorstellen. Diese Scheidewand zieht nur bei *Pterocarya* quer zur Abstammungssachse, so daß deren Karpiden median, hingegen bei allen übrigen Gattungen transversal zur Achse liegen.

Meist sind zwei Griffel vorhanden, bei *Juliania* und oft bei *Platycarya* drei, was die Wahrscheinlichkeit für deren Trimerie erhöht. Der Griffel ist bei *Juliania* und in der Reihe *Pterocarya-Engelhardtia* wohl entwickelt, teilt sich in drei, respektive zwei Äste, die bei *Juliania* und *Engelhardtia* abermals spalten. In der zweiten Verwandtschaftsgruppe, *Juglans-Carya-Platycarya*, ist der Griffel sehr kurz und nur ursprüngliche *Juglans*-Arten (*Juglans Sieboldiana* Maxim.) besitzen fast immer eine doppelte Dichotomie desselben.

Die Narben sitzen bald median, bald transversal zur Achse, doch stimmt ihre Lage nicht immer mit jener der Karpiden überein, so daß drei Typen entstehen:

- I. mit carinalen Narben (Narbe in der Mitte des Karpids),
 a) sowohl Karpiden als Narben median: *Pterocarya* (Eichler zählt fälschlich auch *Juglans* hierher),
 b) sowohl Karpiden als Narben transversal: *Juglans*, *Platycarya*, *Engelhardtia* (für letztere hat Eichler irrtümlicherweise einen besonderen Typus angenommen);
- II. Narben kommissural (Narbe an den Vereinigungsstellen von je zwei Karpiden).
 c) Karpiden transversal, Narben median: *Carya*.

Zentral zum Fruchtknoten sitzt das einzige, orthotrope Ovulum, das bei *Juliania* statt von einer emporwachsenden Scheidewand — wie bei den anderen *Juglandales* — von einem Funikulus emporgehoben und umgedeutet wird; außer dem inneren Integument besitzt jedes Ovulum auch ein äußeres, das bei *Juliania* nur einseitig entwickelt ist, bei *Juglans* und *Pterocarya* in zwei Blättern, bei *Platycarya*, *Carya* und *Engelhardtia* in mehreren Lappen hinaufwächst, indem es bei den zwei letztgenannten Ordnungen mit der Innenwand des Ovariums seitlich und oben verwächst. Bei *Juglans* findet Chalazogamie statt — bei *Juliania* wird sie vermutet; der Pollenschlauch wächst durch das äußere Integument, das auch die Funktion hat, den Fruchtknoten für die Kotyledonen vorzuweiten.

Der Teil des Fruchtknotens, welcher innerhalb des Gefäßbündelkreises liegt, verholzt; bei *Juglans* und *Carya* werden die Schalenhälften durch den Keimling gesprengt; *Juglans* bildet zu diesem Zweck schon früh eine Dehiszenzlinie in der Mitte der Karpiden aus; bei *Pterocarya* ist eine solche angedeutet. Der außerhalb der Fruchtknotenbündel liegende Teil der Fruchthülle bleibt bei *Juliania*, *Juglans* und *Carya* fleischig.

Den Urtypus der männlichen Blüte können wir uns ähnlich wie den der heutigen *Juliania*-Blüte denken, in reich zusammengesetzten Infloreszenzen, jede Blüte mit vier- bis neunteiligem regelmäßigem Perianth und wechselnder Zahl der Antheren, die — wenn sie in der Zahl mit den Perigonten übereinstimmen — vor den Blütenzipfeln stehen. Vermutlich waren ursprünglich Vorblätter vorhanden, es fehlt voraussichtlich die Blütenbraktee, doch war auch hier ein Tragblatt der Teilinfloreszenz vorhanden.

Die Vorblätter sind wohl rasch verschwunden; sie fehlen den heutigen Julianiaceen, die sich nur durch diesen Umstand von dem angenommenen Urtypus unterscheiden; wir sehen bei Übergangsformen der *Pterocarya* ihr allmähliches Verschwinden und können in der ganzen Reihe nur bei *Engelhardtia* mit einiger Sicherheit annehmen, daß sie auch heute noch vorhanden sind, wenn auch mit der Braktee innig verwachsen.

Die Vereinfachung der männlichen Blüte beginnt mit dem Verschwinden der Teilinfloreszenz, so daß jede Blüte wieder in der Achsel der Braktee der Teilinfloreszenz sitzt. Mit der Verminderung der Zahl der Einzelblüten tritt anfangs eine Vermehrung der Stamina auf, deren Zahl bei *Juglans* und *Pterocarya* bis über

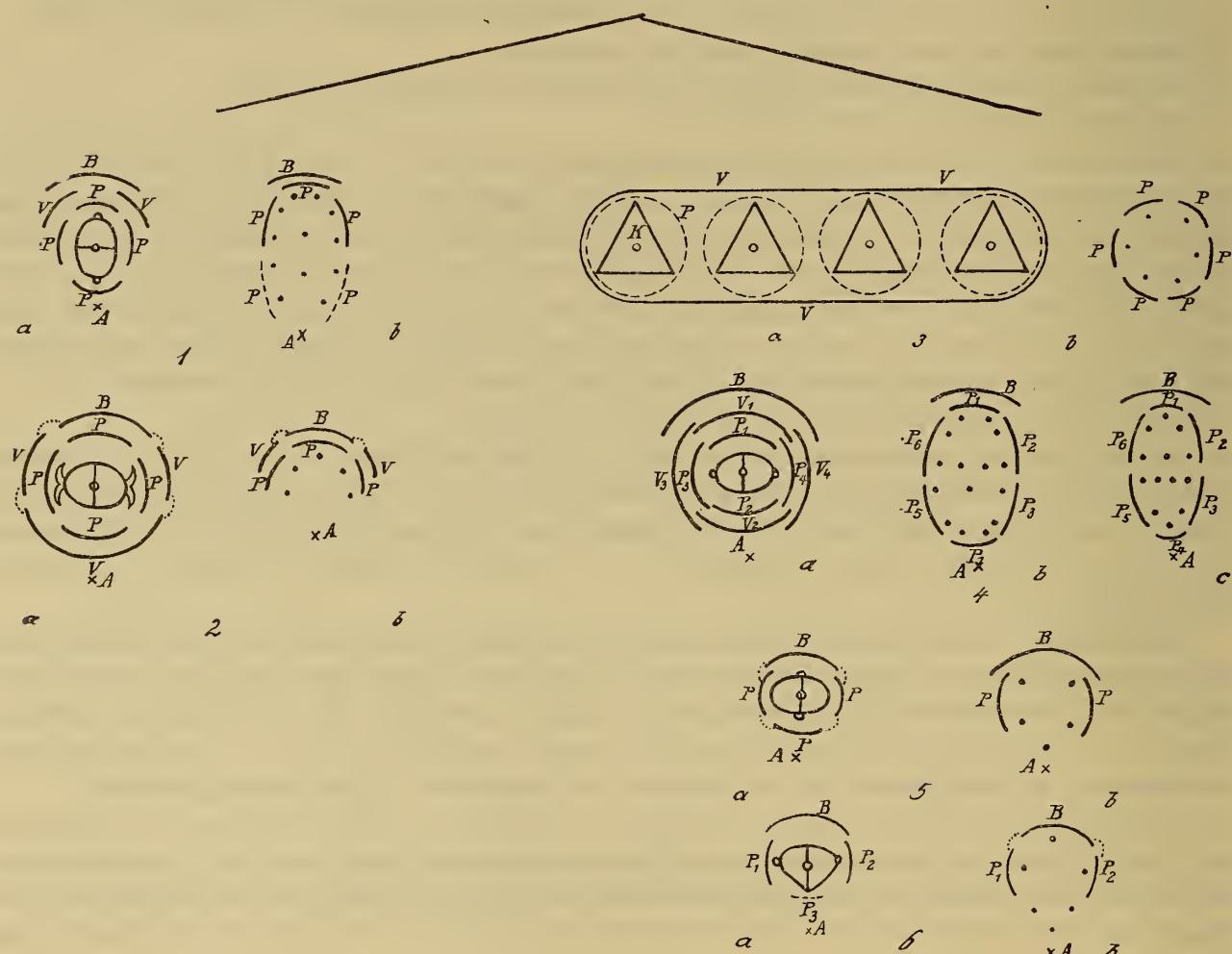
30 angegeben wird; sowie im weiblichen Geschlecht geht auch bei den männlichen Blüten nun einerseits in der Reihe *Pterocarya-Engelhardlia*, andrerseits in der Reihe *Juglans-Carya-Platycarya* eine stetige Vereinfachung in der Einzelblüte vor sich; die Blüte streckt sich, wird stark zygomorph, die ursprüngliche Sechszahl der Perigonblätter von *Juglans* und *Pterocarya* wird allmählich bis auf drei bei *Engelhardlia*, zwei bei *Carya*, auf zwei Anhängsel der Braktee bei *Platycarya* vermindert, ebenso sinkt die Antherenzahl bei *Engelhardlia* auf fünf, bei *Carya* sogar auf vier!

Die viel umstrittenen Verwandtschaftsverhältnisse der *Juglandales* scheinen mir durch obige Untersuchungen etwas klarer; zweifellos sind wohl die innigen Beziehungen der Julianiaceen zu den Juglandaceen geworden.

Die Julianiaceen weisen stets Zweihäusigkeit auf, ebenso gewisse Engelhardtiaarten, während alle anderen Gattungen einhäusig sind. Diözie scheint mir in dieser Reihe das Primäre, Monözie trat wohl später auf. Häufig beobachten wir Übergänge zur Zwittrigkeit — vielleicht sind wir heute Zeugen der Umwandlung in diesen Zustand, welcher sich möglicherweise fixieren wird. So ist wohl die Abstammung der Juglandales von Monochlamydeen etwa vom Typus der Fagales wahrscheinlich, und wenn wir auch verwandtschaftliche Beziehungen zu den Terebinthales konstatieren können, so überwiegen dennoch die Anzeichen dafür, daß die Juglandales ursprünglicher sind als jene.

Zum Schluß möge eine diagrammatische Übersicht die Blütenverhältnisse darstellen.

Hypothetischer Urtypus der Juglandales.



Diagrammatische Darstellung der mutmaßlichen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Reihe der Juglandales. In allen Figuren bedeutet: *A* = Abstammungssachse, *B* = Braktee, *P* = Perianth, *V* = Vorblatt, *a* = weibliche, *b* = männliche Blüte.

Fig. 1: *Pterocarya fraxinifolia* Kunth, Fig. 2: *Engelhardia spicata* Blume, Fig. 3: *Juliania adstringens* Hemsl., Fig. 4: *Juglans*: *a* und *b* = *J. regia* L., *c* = *J. Sieboldiana* Maxim., Fig. 5: *Carya alba* Nutt., Fig. 6: *Platycarya strobilacea* Sieb. et Zucc.

Literatur.

- M. Benson und E. J. Welsford. The Morphology of the Ovule etc. Annals of Bot., XXIII, 1909.
- O. C. Berg und C. F. Schmidt. Officinelle Gewächse. I., Leipzig, 1863.
- C. L. Blume. Flora Javae. Brüssel, 1828.
- D. Brandis. Indian Trees. London, 1906.
- A. Braun. Über den inneren Bau der Frucht der Jugl. Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde, Berlin, 19. XII. 1871 (Referat in der Bot. Zeitung, 1872).
- Alph. de Candolle. Prodromus. 1874.
- Casimir de Candolle. Mémoire sur la famille des Jugland. Ann. des sc. nat., 4. serie, t. XVIII, cah. 1.
- Anatomie comparée des feuilles chez quelques fam. de Dicotyl. Soc. de phys. et d'hist. nat., Genf, Bd. XXVI, 1879.
- M. Duhamel. Traité des arbres et arbustes etc. Paris, 1755.
- A. Eichler. Blütendiagramme. II., Leipzig, 1878.
- A. Engler in Engler u. Prantl. Die Natürl. Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894, III., 1.
- Nachträge III.
- F. E. Fritsch. The Anatomy of the Julianiaceae. Transact. Linn. Soc., London, 2. serie Bot., Vol. VII., part. 8, 1908.
- Graebener. Die in Deutschland winterharten Jugl. Mitt. d. Deutschen Dendrol. Ges., XX., 1912.
- J. Grimm. Entwicklungsgesch. Untersuchungen an Rhus u. Coriaria. Flora, Neue Folge, IV. Bd., Heft 4, 1912.
- G. Haberlandt. Physiolog. Pflanzenanatomie. Leipzig, 1904.
- H. Hallier. Über Juliania, eine Terebinthaceengattung. Beihefte d. Bot. Zentralbl., XXIII., 2. Abt., 1908.
- L'Origine et le système phylétique des Angiospermes. Archive Néerlandaise des sc. exactes et nat., Série III. B., t. I, 1912.
- G. Hempel u. K. Wilhelm. Bäume und Sträucher des Waldes. Wien, 1889.
- W. B. Hemsley. Diagn. Spec. Gen. Juliania. Annals of Bot., XVII., 1903.
- On the Julianiaceae, Trans. Roy. Soc. Series B., Vol. 199, 1908.
- G. Karsten. Über die Entwicklung der Blüten bei einigen Jugl. Flora, XC., 1902.
- E. M. Kershaw. Note on the Relationship of the Jul. Annals of Bot., XXIII., 1909.
- K. Koch. Dendrologie. Erlangen, 1869.
- M. Kronfeld. Beiträge zur Kenntnis der Walnuß. Leipzig, 1887.
- J. P. Lotsy. Vorträge über bot. Stammesgeschichte. III., 1., Jena, 1911.
- M. T. Masters. Pflanzenteratologie. Leipzig, 1886.
- S. Nawaschin. Über die selbständige Bewegung der Spermakerne. Öst. Bot. Zeitg., 1909.

- S. Nawaschin. Ein neues Beispiel der Chalazogamie. Bot. Zentralbl. 62, Nr. 12, 1895.
— Über die Befruchtung bei Jugl. Trav. de la soc. imp. des naturalistes de St. Petersbourg, XXVIII., 1.
— Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* u. *Fritillaria tenella*. Bull. de l'Acad. imp. des sc. de St. Petersbourg, 1898, IX., 4.
- S. Nawaschin u. O. Finn. Zur Entwicklungsgesch. d. Chalazogamen *Jugl. nigra* und *Jugl. regia*. Mém. de la soc. des nat. de Kiew, t. XXVII, 1912.
- Th. Nicoloff. Sur le type floral et le développement d. fruits des Jugl. Journal de Bot. XVIII. u. XIX., 1904 u. 5.
- O. Penzig. Pflanzenteratologie. Genua, 1904.
- O. Porsch. Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena, 1905.
- C. K. Schneider. Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. Jena, 1905.
- Ph. Siebold. Flora Japonica. Lugd. Bat., Bd. II, 1844.
- H. Solereder. Systemat. Anatomie d. Dicotyledonen. Stuttgart, 1899, Ergänzb. 1908.
- Ph. v. Tieghem. Anatomie de la fleur fem. et du fruit du Noyer. Bull. de la soc. bot. de France, Paris, 1869.
- W. Trelease. Jugland. of the United States. Rep. Missouri Bot. Garden, May 26., 1896.
- R. v. Wettstein. Handbuch d. Systemat. Botanik. 2. Aufl., Leipzig u. Wien, 1911.

Zeichenerklärung.

A = Abstammungsachse.
B = Braktee.
Bl = Blüte.
D = Dehiszenzlinie.
E = Embryosack.
Fr = Fruchtknoten.
F = Funiculus.
aG = aufsteigendes Gefäßbündel.
abG = absteigendes Gefäßbündel.
Gp = Grundparenchym.
Gr = Griffel.
Gz = Geleitzelle.
Hp = Holzparenchym.
I = Involucrum.
aI = äußeres Integument.
iI = inneres Integument.
K = Karpid, Konnektiv.
N = Nucellus.

Na = Narbe.
NVS = Narbe des Sproßvorblattes.
O = Ovulum.
P = Perianth.
R = Ringwulst, Ringgefäß.
iR = innerer Ring.
pS = primäre Scheidewand.
sS = sekundäre Scheidewand.
Sa = Samenanlage.
SCH = Scheidewand.
Sp = Spiralgefäß.
Sr = Siebröhre.
U = Umbiegestelle.
oU = obere Umbiegestelle.
V = Vorblatt.
Vk = Vegetationskegel.
VS = Sproßvorblatt.
Z = Zäpfchen.

Tafel I.

Tafel I.

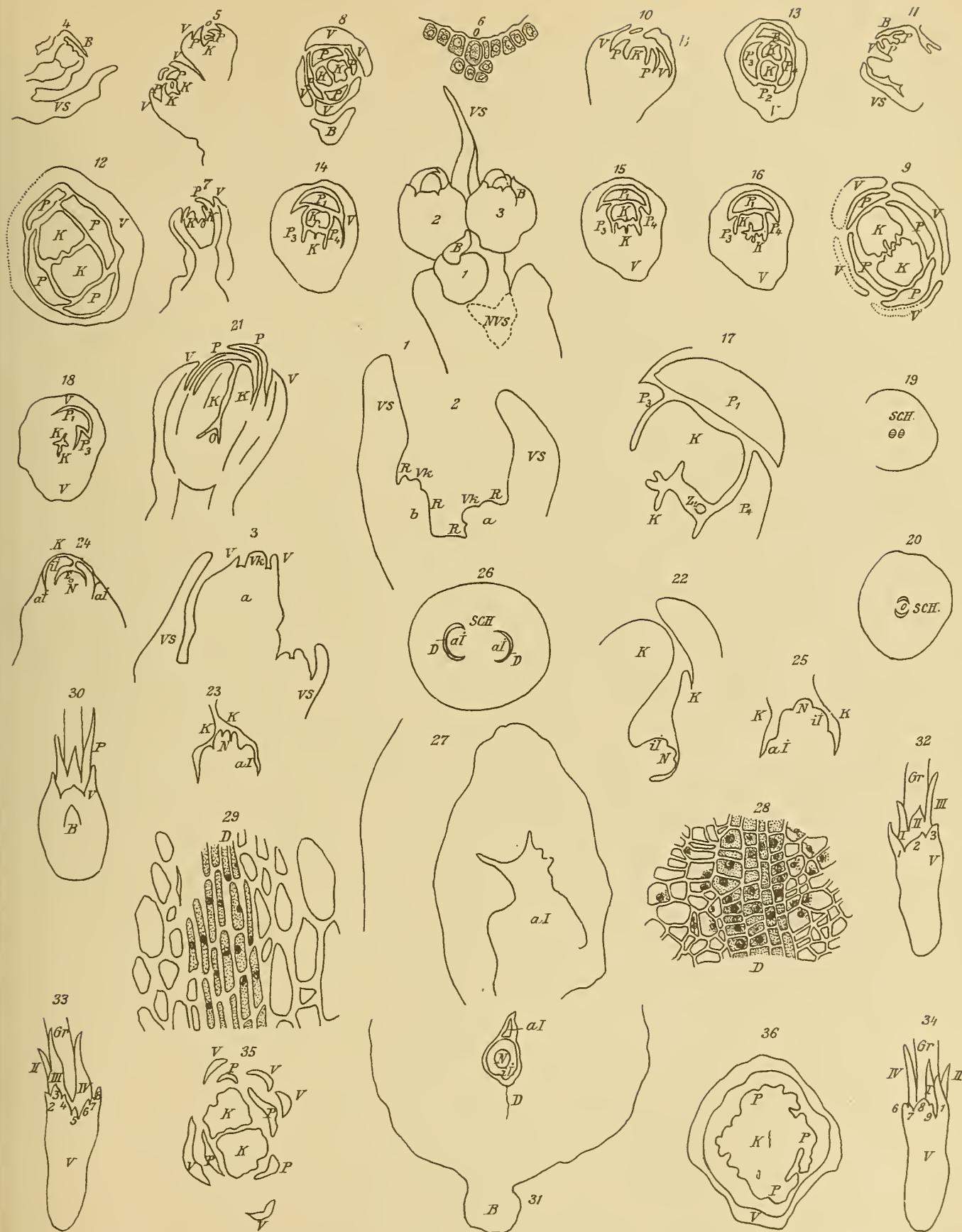
Fig. 1 bis 36 inklusive.

Juglans regia L., weibliche Blüte.

- Fig. 1. Blütensproß, drei Blüten sichtbar, (2), (3) entwickelt, (1) im Wachstum zurückgeblieben, die Braktee bei (1) und (3) deutlich sichtbar; von den zwei Sproßvorblättern ist das vordere abgetrennt.
- » 2. Zwei sehr junge Blüten mit Sproßvorblättern, (a) und (b) zeigen Vegetationskegel und erste Anlage eines Ringwulstes.
- » 3. Junger Sproß; der Ringwulst hat sich in Blättchen differenziert == die Vorblätter.
- » 4. Junge Blüte mit Braktee, Vorblattkreis, in den Gefäßbündel verlaufen, und Perianthkreis (radialer Längsschnitt).
- » 5. Zwei junge Blüten im Längsschnitt (tangential zur Achse), Vorblätter, Perianth und erste Anlage der Karpiden; mehrere Perianthzipfel sind quer getroffen.
- » 6. Die zentral gelegene größte Zelle zwischen den Karpiden der vorigen Blüte stark vergrößert; sie entwickelt das Ovulum.
- » 7. Tangentialer Längsschnitt, erste Anlage des Ovulum.
- » 8. Junge Blüte im Querschnitt, zwei der vier Vorblätter sind vereinigt.
- » 10. Radialer Längsschnitt, daher die Braktee getroffen, aber nur ein Karpid zu sehen.
- » 11. Junger Sproß im Längsschnitt, ein Vorblatt übernimmt die Rolle der Braktee.
- » 9. Etwas ältere Blüte quer geschnitten, von den vier Vorblättern sind drei teilweise ergänzt (= die punktierte Linie).
- » 12. Dieselbe Serie, tiefer unten gelegener Schnitt, die Vorblätter zu einer kreisförmigen Hülle verschmolzen.
- » 13 bis 18. Von oben nach unten aufeinanderfolgende Querschnittserie durch eine sehr junge Blüte. Man beobachte die allmähliche Verwachsung des Perianths mit den Karpiden und Vorblättern; in Fig. 16 sieht man in schwächer, in Fig. 17 in starker Vergrößerung rechts ein Zäpfchen, das oberhalb jenes Schnittes sichtbar ist, in welchem die Karpidenränder vereinigt sind. Das linke zweite Zäpfchen ist in dieser Höhe bereits mit den Karpiden verschmolzen.
- » 19. Etwas ältere Blüte, Anlage der Scheidewand, welche das Ovarium unten halbiert; die zwei Ovarialhälften sind schraffiert.
- » 20. Auf der Scheidewand erscheint die erste Anlage des Ovulum.
- » 21. Tangentialer Längsschnitt, daher Braktee nicht sichtbar; junges Ovulum, getrennter Gefäßbündelverlauf.
- » 22. Ovulum, das anormalerweise schief steht, inneres Integument tritt auf.
- » 23 und 25. Das äußere Integument, auf tangentialen Längsschnitten in beiden Blättern sichtbar, tritt auf.
- » 24. Das innere Integument schließt sich zur Mikropyle über dem Nucellus, das äußere wächst empor.
- » 26. Querschnitt durch den Fruchtknoten unterhalb des Ovulum, zeigt die Scheidewand zwischen den zwei Hälften des äußeren Integuments sowie die Dehiszenzlinie, in welcher später der Keimling die Holzschale der Nuß sprengt.
- » 27. Ein radialer Längsschnitt traf eine Hälfte des äußeren Integuments und zeigt das Eindringen desselben in das Gewebe des Fruchtknotens.
- » 28. Dehiszenzlinie in starker Vergrößerung (Querschnitt durch den jungen Fruchtknoten).
- » 29. Dehiszenzlinie in der jungen Nußschale.

Juglans Sieboldiana Maxim., weibliche Blüte.

- Fig. 30. Die Braktee und lockere Vorblattähnlichkeit deutlich sichtbar. (Vergleiche hiezu die Anmerkung auf p. 2 [302].)
- » 31. Querschnitt, zeigt den Stiel der Braktee, Nucellus, inneres Integument und abnormalerweise einseitig entwickeltes äußeres Integument.
- » 32, 33, 34. Eine Blüte in drei Stellungen, um die Vorblattähnlichkeit deutlich zu zeigen.
- » 35. Querschnitt, fünf Vorblätter.
- » 36. Querschnitt; auffällig ist der lockere Vorblattkreis.



Tafel II.

Tafel II.

Fig. 37 bis 61 inklusive.

Juglans regia L., weibliche Blüte.

Fig. 37. Radialer Längsschnitt durch eine schon bestäubte weibliche Blüte, Gefäßbündelverlauf; die ins Perianth führenden Bündel punktiert; Beschreibung im Text (p. 5 [305]).

- » 38 bis 44. Querschritte, welche in der Höhe geführt wurden, die in Fig. 37 angegeben. Die punktierte Linie ist die Grenze, bis zu welcher die Verholzung der Schale eintritt. In den Fig. 43 und 44 bilden die äußeren aufsteigenden mit den inneren absteigenden Gefäßbündeln je einen Ring.

Haare und Drüsen von *Juglans regia*:

- » 45. Einzelliges Haar.
- » 46. Büschelhaare.
- » 47. Zweizelliges Haar mit langer Endzelle.
- » 48. Vielzelliges Haar.
- » 49. Kleines Drüsenhaar mit kurzem Stiel und einzelligem Köpfchen.
- » 50. Köpfchen durch Vertikalwände geteilt.
- » 51. Ebensolches Köpfchen auf langem Stiel.
- » 52. Kopf auch durch Horizontalwände geteilt.
- » 53. Schilddrüse im medianen Längsschnitt.
- » 54. Schilddrüse von außen getroffen.

Julania adstringens Schl.

Fig. 55. Einzelliges Haar (Typus von Fig. 45).

- » 56. Kleiner Drüsenkopf auf längerem Stiel (Typus von Fig. 51; der Stiel ist geschrumpft).
- » 57. und 61. Drüsenkopf mit Horizontalwänden (Typus von Fig. 52).
- » 58. Zellbegrenzung des Ovarialspaltes im Griffel.
- » 59. Primäres Gefäßbündel mit Ringgefäß, Spiralgefäß, Holzparenchym, Siebröhre, Geleitzelle, Grundparenchym.

Carya alba Nutt.

Fig. 60. Kombination von Schilddrüse mit Büschelhaaren, welche an der unteren der zwei Stielzellen im Kreise sitzen.

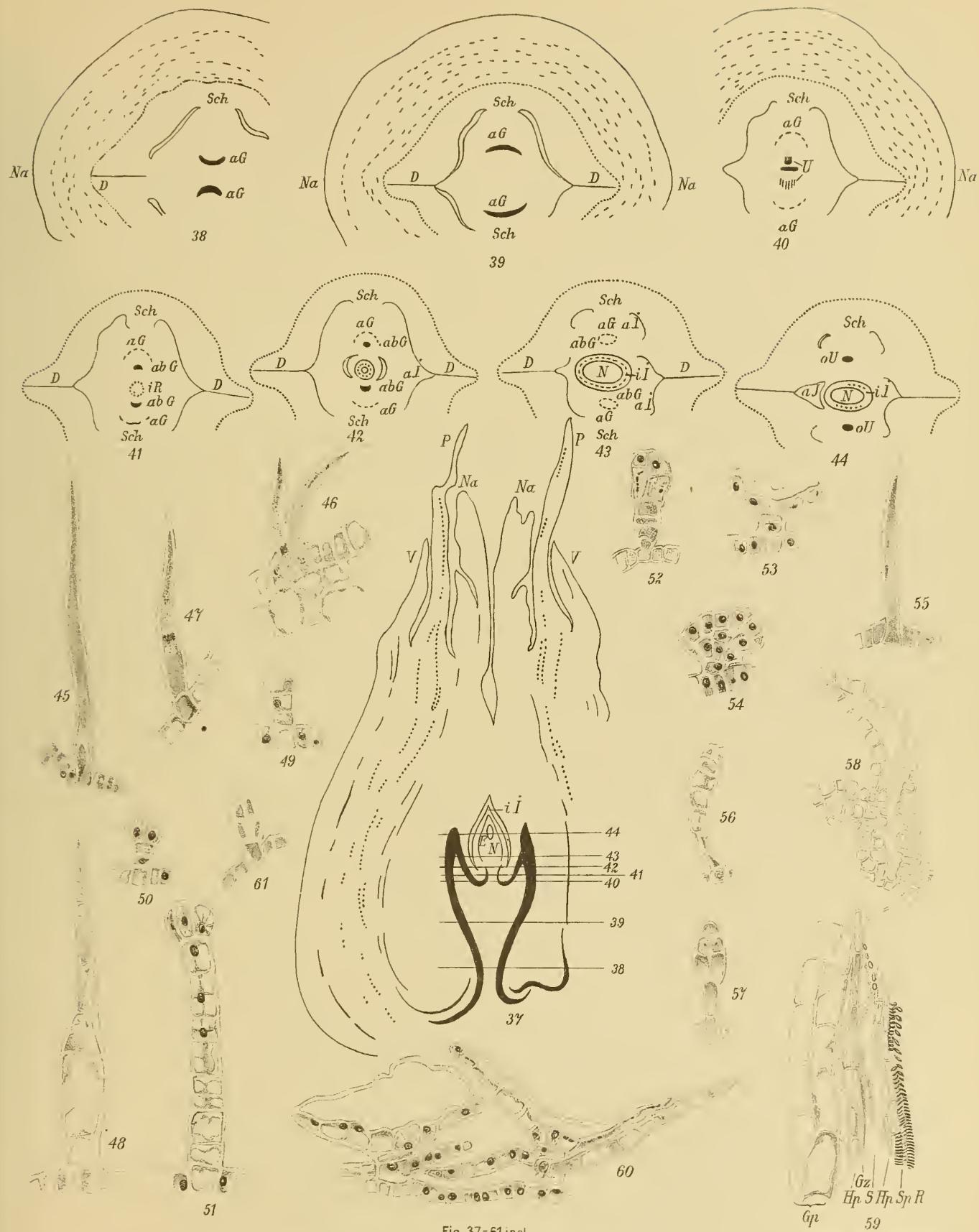


Fig. 37-61 incl.

Denkschriften d. kais. Akad. d. Wiss. math. naturw. Klasse Bd. XC.

Tafel III.

Tafel III.

Fig. 62 bis 109 inklusive.

Juglans regia L.

Fig. 62 bis 67. Erhabene Spaltöffnungen:

- Fig. 62. Doppelspaltöffnung; Schließzellen längs getroffen.
- » 64, 65, 66. Spaltöffnungen im Längsschnitt; Schließzellen im medianen Querschnitt.
- » 63. Querschnitt durch den Kamin.
- » 67. Flächenschnitt durch Schließzellen.
- » 74. Doppelblüte im Querschnitt: 2 Blüten in gemeinsamer Hülle.
- » 75. Doppelfrucht aus »The Gardeners Chronicle«.
- » 103. Diagramm der weiblichen Blüte.

Männliche Blüte:

- » 78. Diagramm.
- » 79. Anthere.

Juglans Sieboldiana Maxim.

Fig. 76. Männliche Blüte von innen gesehen, Antheren abgelöst.

- » 77. Diagramm.

Juliania adstringens Schl.

Weibliche Blüte:

Fig. 68. Griffel.

- » 69. Herauspräparierte Samenanlage in toto.
- » 70, 71, 72. Mikrotomserie durch die Samenanlage, zeigt den Verlauf des Gefäßbündels.
- » 106. Diagramm, vier Blüten in gemeinsamem Involucrum; die punktierte Linie ist das innig mit dem Fruchtknoten und dem Involucrum verwachsene Perianth.

Männliche Blüte:

- » 80. Von innen gesehen, Antheren losgelöst.
- » 107. Diagramm.

Platycarya strobilacea Sieb. et Zucc.

Männliche Blüte:

- Fig. 81. Von innen gesehen, Antheren losgelöst.
- » 87. Diagramm.

Weibliche Blüte:

- » 82. Tangentialer Längsschnitt; die punktierte Linie = das ergänzte zweite Gefäßbündel.
- » 83. Radialer Längsschnitt, trifft die Braktee und das dritte Bündel.
- » 84. Querschnitt unterhalb des Ovulum; Scheidewand und Lappen des äußeren Integuments.
- » 85. Querschnitt, durch das Ovulum gehend.
- » 86. Diagramm, das dritte Perianthblatt punktiert.

Engelhardtia spicata Blume.

Weibliche Blüte:

- Fig. 88. Längsschnitt, außen Vorblätter, Griffel mit Perianth verwachsen, Ovarialhöhle offen, Nucellus mit innerem Integument, äußeres Integument wächst in mehreren Lappen empor, ist mit der Fruchtknotenwand an der punktierten Linie verwachsen.
- » 89. Querschnitt unterhalb des Ovulum, Scheidewand und Lappen des äußeren Integuments.
 - » 105. Diagramm.

Männliche Blüte:

- Fig. 104. Diagramm.

Carya alba Nutt.

Weibliche Blüte:

- Fig. 100. Radialer Längsschnitt.
- » 101 und 102. Querschnitt, äußeres Integument in mehreren Lappen.
 - » 108. Diagramm.

Männliche Blüte:

- » 109. Diagramm.

Pterocarya fraxinifolia Kunth.

Männliche Blüte:

- Fig. 92. Von innen gesehen, es können auch sechs oder weniger Perianthblätter vorhanden sein.
- » 98. Diagramm.

Weibliche Blüte:

- » 90. Längsschnitt.
- » 91. Aus dem vorigen Schnitt; stärkere Vergrößerung des Ovulum.
- » 93 bis 97. Querschnittsreihe.
- » 93. Die vier ungleichen Perianthblätter quer und eine Narbe längs getroffen, man sieht die Ovarialpalte im Karpid.
- » 94. Die Perianthblätter verwachsen median mit dem Fruchtknoten, Ovarialhöhle geschlossen.
- » 95. Braktee getroffen, Ovarialraum wieder offen.
- » 96. Braktee ist schon verschmolzen, Vorblätter erscheinen, Ovulum getroffen.
- » 97. Ein Vorblatt ist verschmolzen, Scheidewand unterhalb des Ovulum halbiert das äußere Integument.
- » 99. Diagramm.

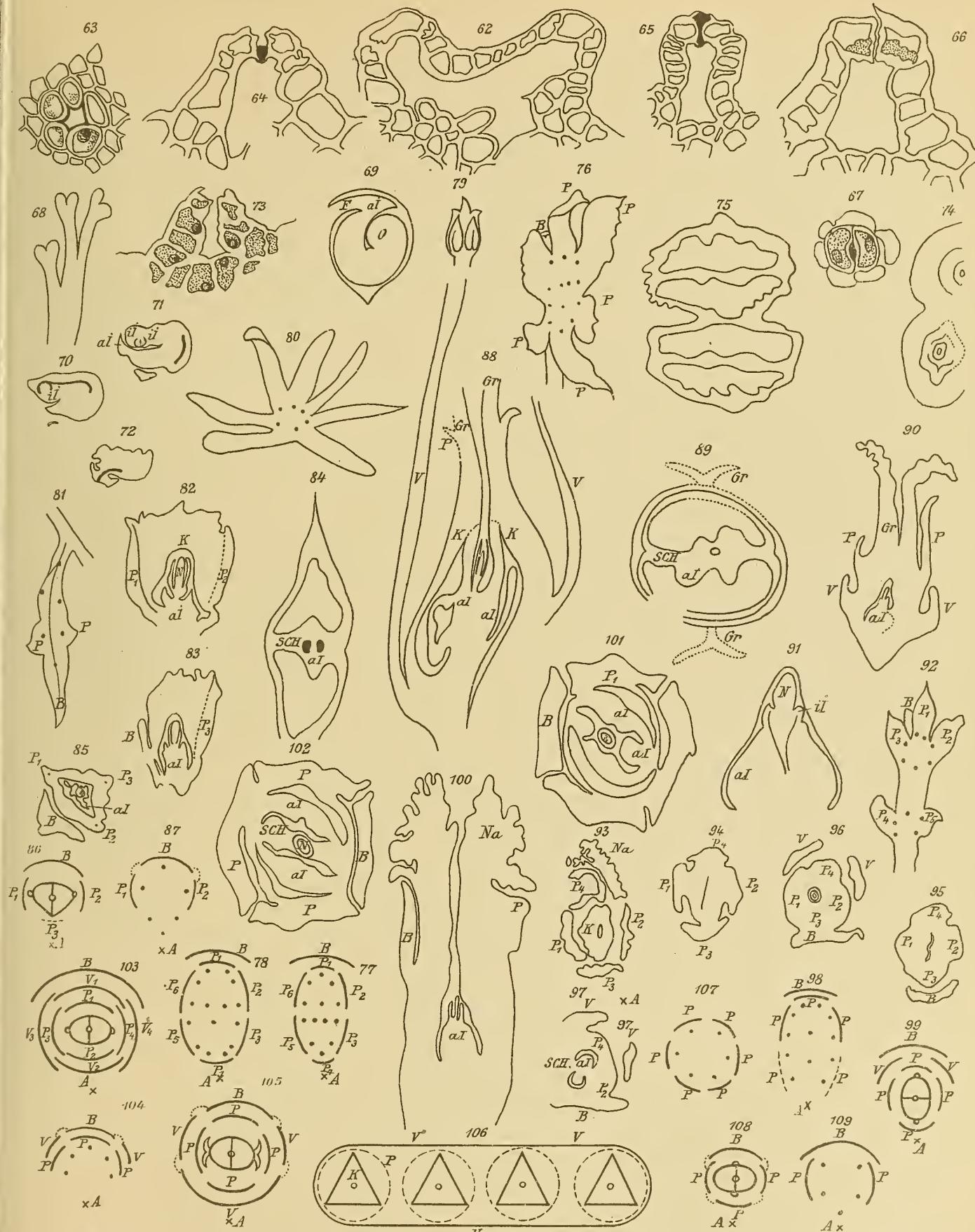


Fig. 62-109 incl..

Denkschriften d. kais. Akad. d. Wiss. math. naturw. Klasse, Bd. XC.

Lith. Anst. Th. Barth warth. W.

Herzfeld del..

Tafel IV.

Tafel IV.

Fig. 110 bis 125 inklusive.

Engelhardtia specata Blume.

Weibliche Blüte:

Fig. 112. Vorblätter und Braktee losgelöst, Perianth bis zur Hälfte des Griffels verwachsen.

- » 113. Blüte samt äußerer Hülle: Vorblätter mit Braktee verwachsen.

Männliche Blüte:

- » 111. Braktee mit zwei Vorblättern verwachsen; von den drei Perigonblättern sind nur zwei zu sehen.
- » 112. Ebenso mit verlängerter Braktee.

Carya alba Nutt.

Weibliche Blüte:

Fig. 114. Braktee tiefer inseriert als die Perigonblätter; Narbe mächtig; oberer Teil der Blüte.

- » 115. Ebenso, ganze Blüte.

Männliche Blüte:

- » 116. Braktee, zwei Perianthblätter und vier Antheren sind zu sehen.

Platycarya strobilacea Sieb. et Zucc.

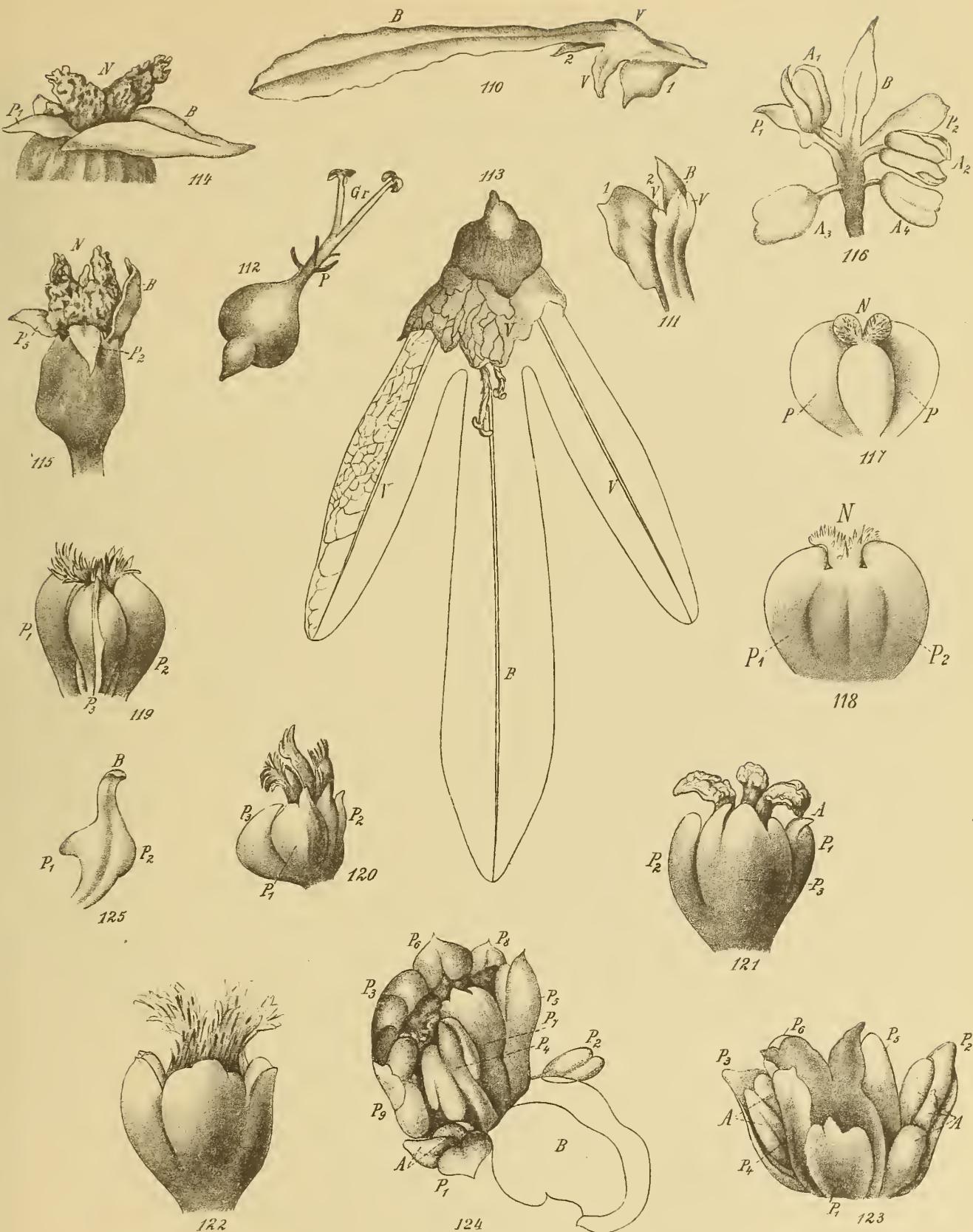
Männliche Blüte:

a) Normale Blüte:

- » 117. Von der Achse aus gesehen, zwei Perianthblätter innig mit dem Fruchtknoten verschmolzen.
- » 118. Von außen gesehen, Braktee losgelöst.

b) Sechs Übergangsformen zur Zwittrigkeit:

- » 119. Ein drittes Perianthblatt tritt als medianer Hautsaum auf.
- » 120. Von der Seite gesehen, drei Perianthblätter, drei Narben.
- » 121. Von innen gesehen, drei Perianthblätter, drei Narben, es beginnt die Bildung von Pollensäcken auf den Perianthblättern.
- » 122. Von innen gesehen.
- » 123. Ein zweiter Wirtel von drei Perianthblättern mit Antheren tritt auf.
- » 124. Ein dritter Wirtel von drei Perianthblättern ist vorhanden; die Braktee ist zurückgeschlagen.



Tafel V.

Tafel V.

Fig. 126 bis 148 inklusive.

Juliana adstringens Schl., weibliche Blüte.

Fig. 128. Infloreszenz; rechts eine Teilinfloreszenz, links eine zweite abgeschnitten, in der Mitte ein Rest der Sproßachse.

Juglans regia L.

Fig. 127. Doppelfrucht von außen.

- » 126. Dieselbe durchschnitten (Erklärung im Text).
- » 129. Normale Frucht, die äußere Hülle in zwei Schichten aufgesprungen, deren innere die Perianthzipfel, die äußere Vorblattzipfel trägt.
- » 134. Normale Frucht, oberer Teil.
- » 130. » » eine Schalenhälfte, zeigt die primäre und sekundäre Scheidewand.
- » 131. Doppelblüte.
- » 132. Männliche Blüte von außen.

Juglans nigra L.

Fig. 133. Männliche Blüte von außen.

Pterocarya fraxinifolia Kunth.

a) Normale weibliche Blüte :

Fig. 135. Sproß mit zwei Blüten.

b) Übergangsformen zur Zwittrigkeit:

- » 136 und 137. Tiefere Spaltung des Perianths, Freiwerden des Fruchtknotens.
- » 138. Zwitterblüte, Auftreten von Antheren zwischen Perianth und Fruchtknoten.
- » 139. Anthere mit langgeschwänztem Konnektiv.
- » 140, 141, 142, 144. Zwitterblüte von außen und von der Seite, zunehmende Verkümmерung der Vorblätter.
- » 143. Zwitterblüte mit zwei Staminalkreisen.
- » 145, 146, 147. Verwachsung und Durchwachsung von Anthere und Gynoecium.

c) Männliche Blüte.

- » 148. Von außen, Vorblätter fehlen.
-

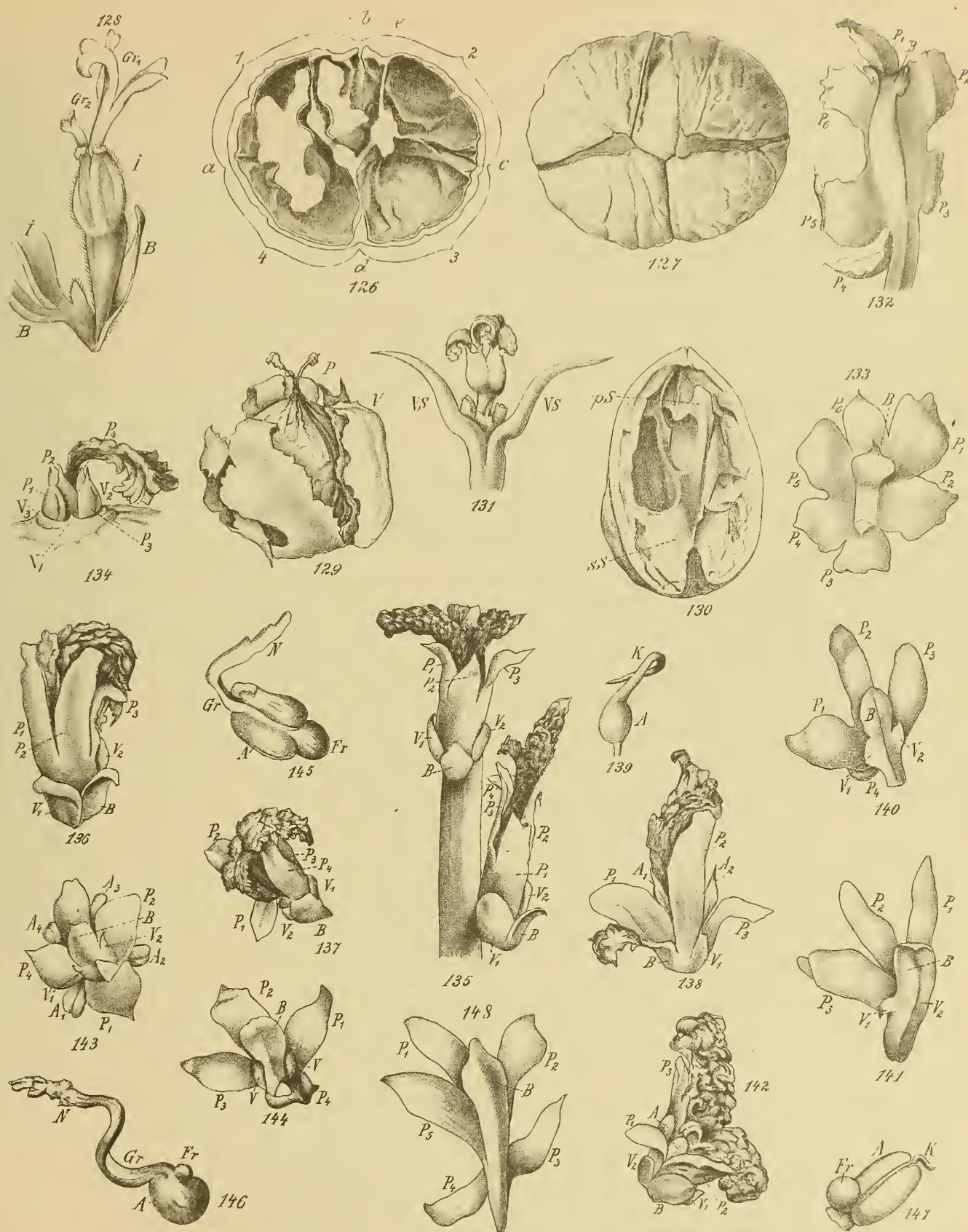


Fig. 126-148 incl..

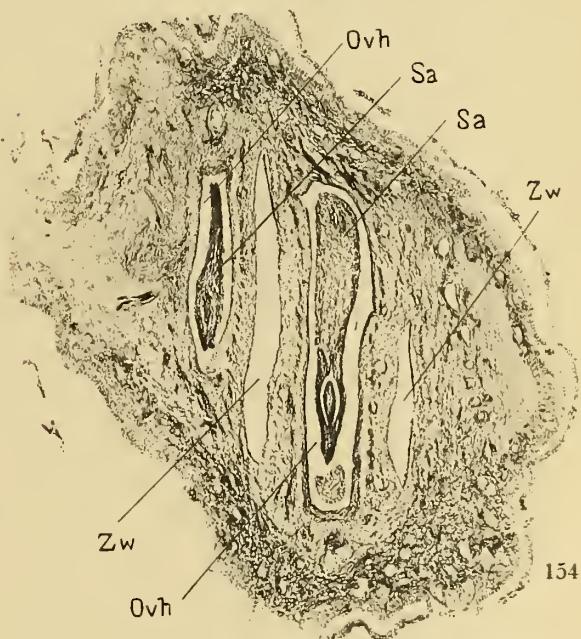
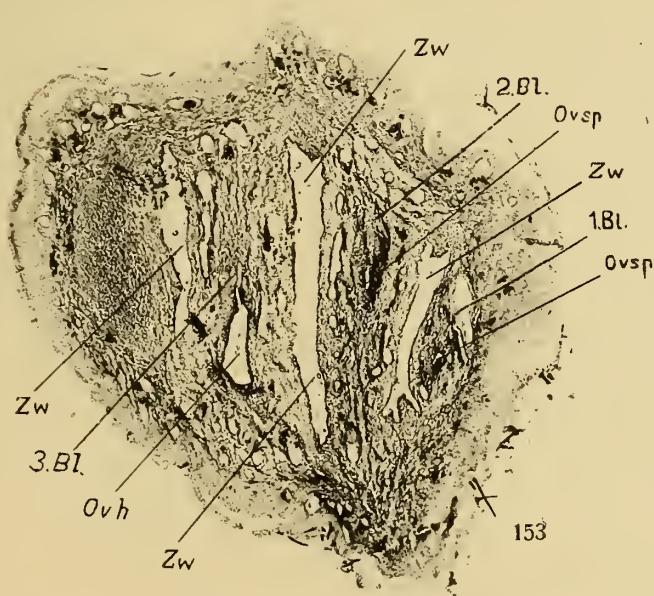
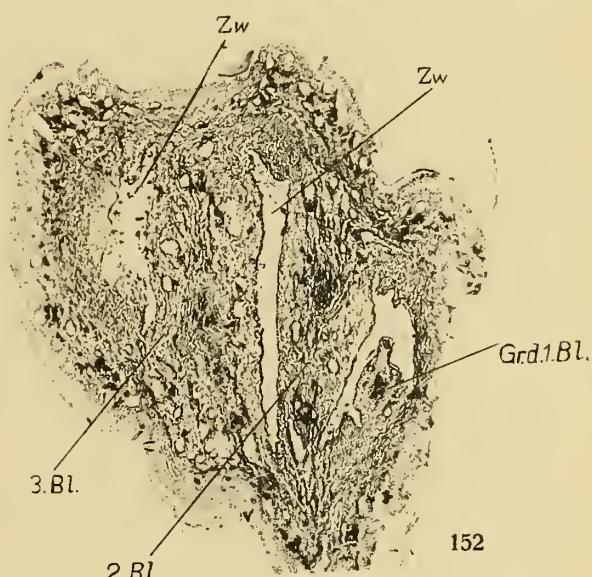
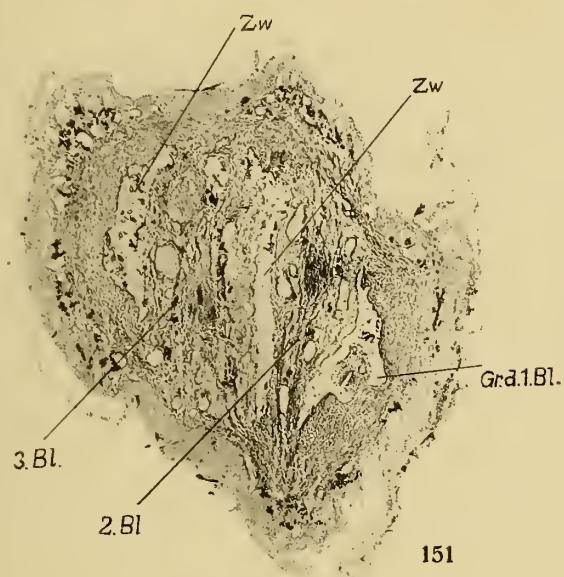
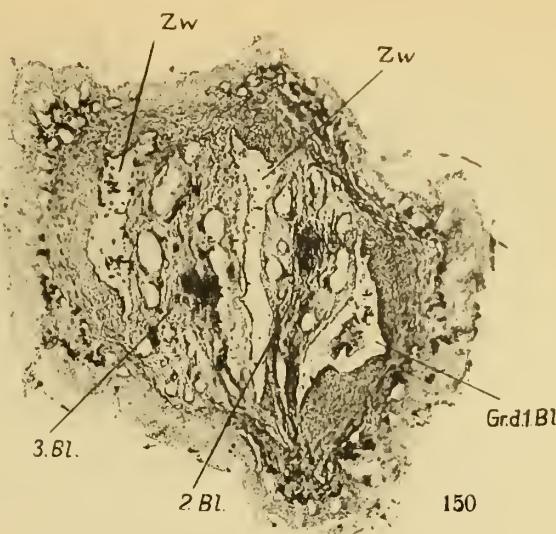
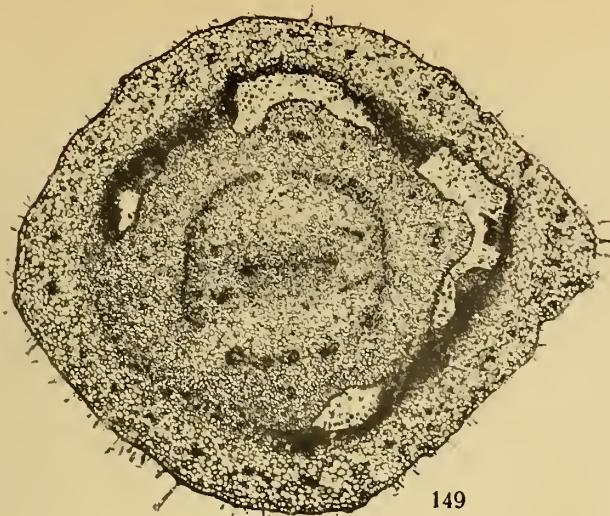
Denkschriften d.kais. Akad.d.Wiss.math.naturw.Klasse, Bd.XC.

Tafel VI.

Tafel VI.

Fig. 149—154. Mikrophotographien.

- Fig. 149. *Juglans Sieboldiana*: Querschnitt durch eine ältere Blüte; Ovarialraum geschlossen, Perianth mit dem Karpid vollkommen, mit der Vorblatthülle stellenweise verbunden.
- » 150 bis 154. *Juliania adstringens*: Querschnittserie durch eine ♀ Teilinfloreszenz. Fig. 150, 151, 152, 153 zeigen im Involucrum drei, Fig. 154 zwei Blüten getroffen.
- » 150. Im Innern des Involucrums rechts ein Querschnitt durch einen freien Griffel der ersten Blüte, dann die vermutlich von Perianth umwachsenen Griffel der zweiten und dritten Blüte, die an zwei gegenüberliegenden Seiten mit der kürzeren Querachse des Involucrums verwachsen sind.
- » 151. Dem freien Griffel rechts ist von der Wand eine Vorwölbung entgegengewachsen und hat sich mit ihm vereinigt.
- » 152. Neben dem seitlich schon breit angewachsenen Griffel wölben sich zwei neue Blättchen vor, gegenüber wachsen zwei andre Wülste entgegen.
- » 153. Der Griffel ist auch an der gegenüberliegenden Seite mit dem Involucrum verwachsen. Er selbst sowie der nebenstehende zeigen Ovarialspalte. Die am meisten links gelegene Blüte hat einen dreieckigen Ovarialraum.
- » 154. Zwei Blüten sind getroffen, deren Eichen durchschnitten ist. Die rechts liegende zeigt oben das einseitige äußere Integument, unten den quer getroffenen Funiculus; das innere Integument und der Nucellus sind längs getroffen.
-



A. Mayer und Herzfeld phot.

Fig. 149—154 incl.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

Denkschriften d. kais. Akad. d. Wiss. math.-naturw. Klasse, Bd. XC.

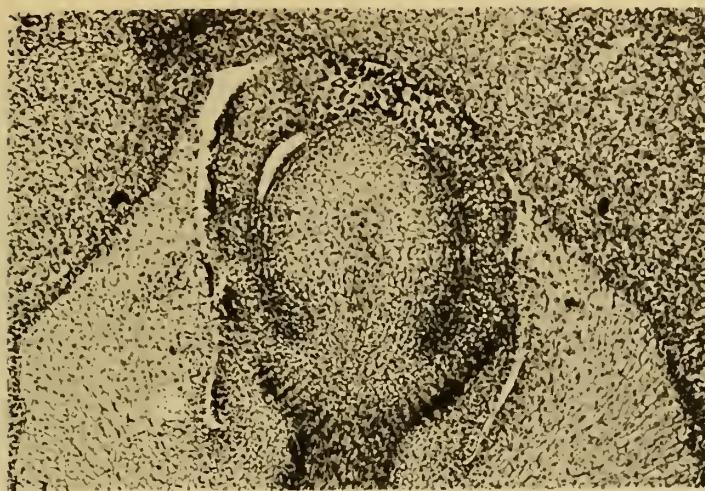
Tafel VII.

Tafel VII.

Fig. 155 bis 161. Mikrophotographien.

Fig. 155. *Juglans regia*, Ovulum: im Nucellus das zentrale, dunkler angefärbte sporogene Gewebe, das innere Integument schließt sich über dem Nucellus. Das äußere Integument hat radial angeordnete Zellen, welche einen Druck nach außen ausüben scheinen.

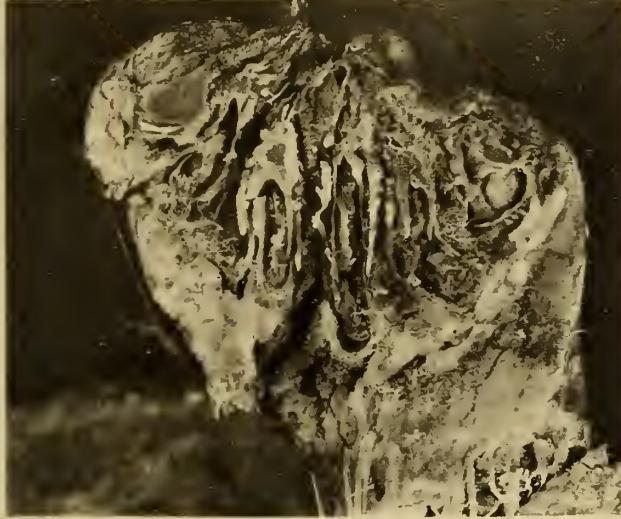
- » 156. *Juglans Sieboldiana*. Querschnitt durch die ♀ Blüte. Anlage der Dehiszenzlinie: von der Ecke des Ovarialspaltes ziehen geradlinig zum Gefäßbündel regelmäßig angeordnete Zellen, die dicht protoplasmatisch sind.
 - » 157 bis 161. *Juliania adstringens*: Fig. 157. Entzwei geschnittene Sammelfrucht mit sechs Früchten; jede Fruchtschale ist in zwei parallele Schalen schichten gespalten, deren innere zum Griffel führt, also Fruchtknotenwand ist, während die äußere vermutlich dem Perianth angehört.
 - » 158. Querschnitt: Inmitten des Griffels ist eine Ovarialspalte zu sehen.
 - » 159. Längsschnitt durch eine Teilinfloreszenz, zwei Blüten sind getroffen, oberhalb der linken sieht man ein Blatt, offenbar Perigonblatt, an der Fruchtknotenwand.
 - » 160. Querschnitt durch den Griffel, um dessen Trimerie zu zeigen.
 - » 161. Längsschnitt: Drei Blüten sind getroffen, deren Samenanlagen die verschiedensten Schnittbilder ergeben.
-



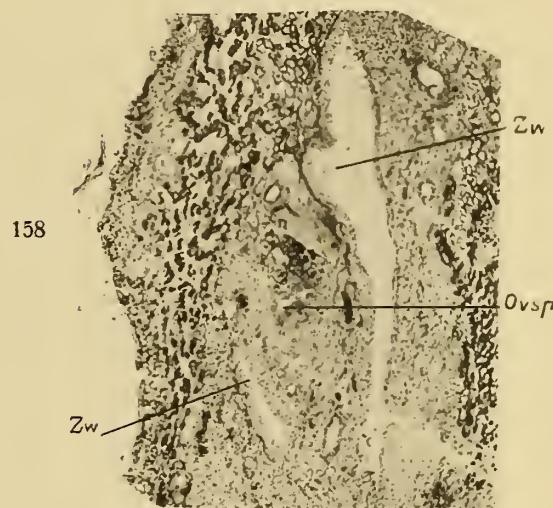
155 αI $i I$ $i I$ αI



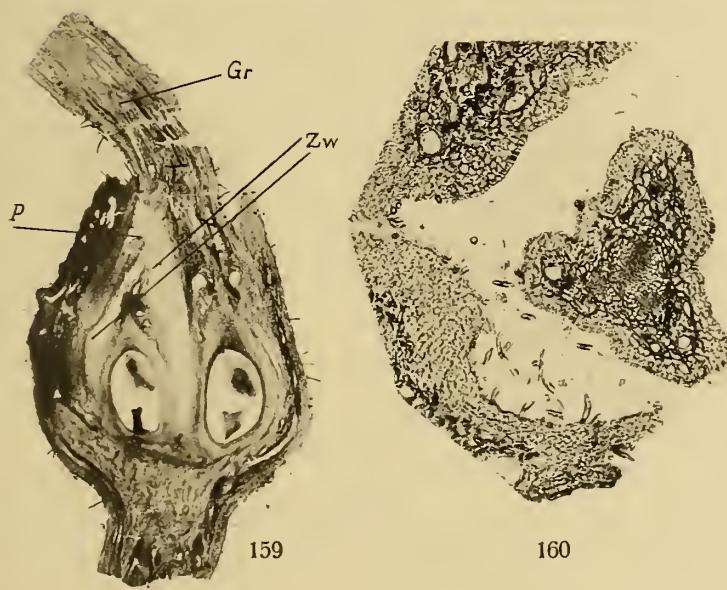
156 Ovh D



157

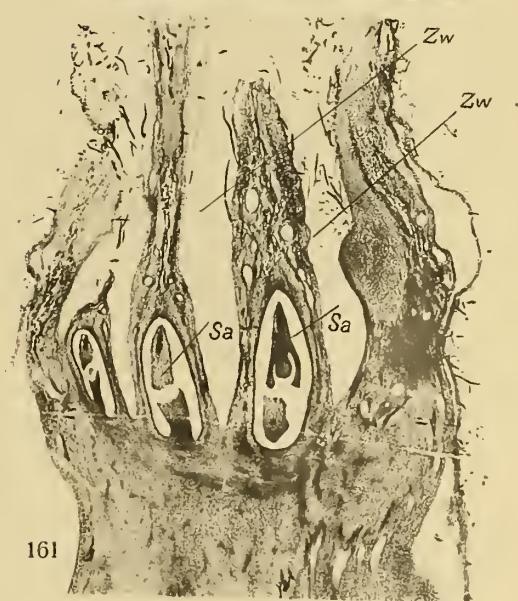


158



159

160



161

A. Mayer und Herzfeld phot.

Fig. 155—161 incl.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

Denkschriften d. kais. Akad. d. Wiss. math.-naturw. Klasse, Bd. XC.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der Akademie der Wissenschaften.Math.Natw.Kl.](#)
[Frueher: Denkschr.der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften. Fortgesetzt:](#)
[Denkschr.oest.Akad.Wiss.Mathem.Naturw.Klasse.](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [90](#)

Autor(en)/Author(s): Herzfeld Stephanie

Artikel/Article: [Studien über Juglandaceen und Julianiaceen \(mit 7 Tafeln und 1 Textfigur\). 301-318](#)