

Die weibliche Koniferenblüte.

Von Stephanie Herzfeld (Wien).

(Aus dem botanischen Institute der k. k. Universität Wien.)

(Mit Tafel X und 16 Textabbildungen.)

Die viel umstrittene Frage nach der Morphologie der weiblichen Koniferenblüte gliedert sich in mehrere Punkte; wir müssen feststellen: 1. ob der Bauplan der Blüten in der ganzen Klasse typisch derselbe sei, so daß wir diese Pflanzengruppe als einheitlich ansehen dürfen; 2. ob wir es mit Einzelblüten oder mit einer Infloreszenz zu tun haben; 3. welches die Bestandteile der Blüten sind und wie diese morphologisch zu deuten seien.

Diese Fragen lassen sich wohl am besten erörtern, indem wir von einer hoch entwickelten Konifere ausgehen, die sämtliche in Frage kommenden Blütenteile deutlich aufweist.

1. Abietaceen.

Ich wähle als Ausgangspunkt *Larix decidua*¹⁾, deren weibliche Blüten ich eingehend untersucht habe.

Da beobachten wir an einem Zapfen zahlreiche gleichartige Gebilde in schraubiger Anordnung. Wir präparieren uns ein solches Einzelgebilde heraus (Abb. 1, Fig. 1) und sehen, daß aus der Hauptachse (Rhachis) des Zapfens — rechtwinklig zu diesem — ein kurzer Stiel strebt, der im Jugendstadium etwa $1\frac{1}{2}$ mal so hoch als breit ist. Dieser Stiel spaltet sich scheinbar und beide Teile richten sich parallel zur Rhachis auf. Die außen gelegene Hälfte, gewöhnlich Deckschuppe genannt (D), ist schmaler und im Blütenzustand länger, im reifen Zapfen kürzer als die innere Hälfte des Gebildes (F), vor welcher zwei schief nach abwärts und außen gewendete Samenanlagen (S) sitzen.

Häufig wurden durchwachsene Zapfen beobachtet (Abb. 2, Fig. 1), deren Achse sich über die normale Blütenregion hinaus verlängerte. Da konnte man deutlich Übergänge von den normalen Nadeln unterhalb des Zapfens zu den sogenannten Deckschuppen und von diesen wieder zu den Blättern am Sproß oberhalb des Zapfens sehen. Spricht schon dieser Umstand für die morphologische Gleichwertigkeit der Deckschuppe mit

¹⁾ Die Nomenklatur aller hier besprochenen Koniferen wurde nach Ernst Graf Silva-Tarouca, „Unsere Freiland-Nadelhölzer“, Wien-Leipzig, 1913, konsequent durchgeführt.

einer *Larix*-Nadel, so wirkt die anatomische Übereinstimmung beider (an normalen Zapfen untersucht) geradezu verblüffend, besonders in bezug auf Bau des Leitbündels und Anordnung der Harzkanäle; diese letzteren setzen sich zu zweit auch noch durch den kurzen Stiel fort (Abb. 1, Fig. 2) und hier enden sie wie in einem normalen *Larix*-Blattkissen blind, wodurch der Eindruck von Verwachsung einer Nadel mit der Achse hervorgerufen wird. Sieht man nun noch, daß in durch-

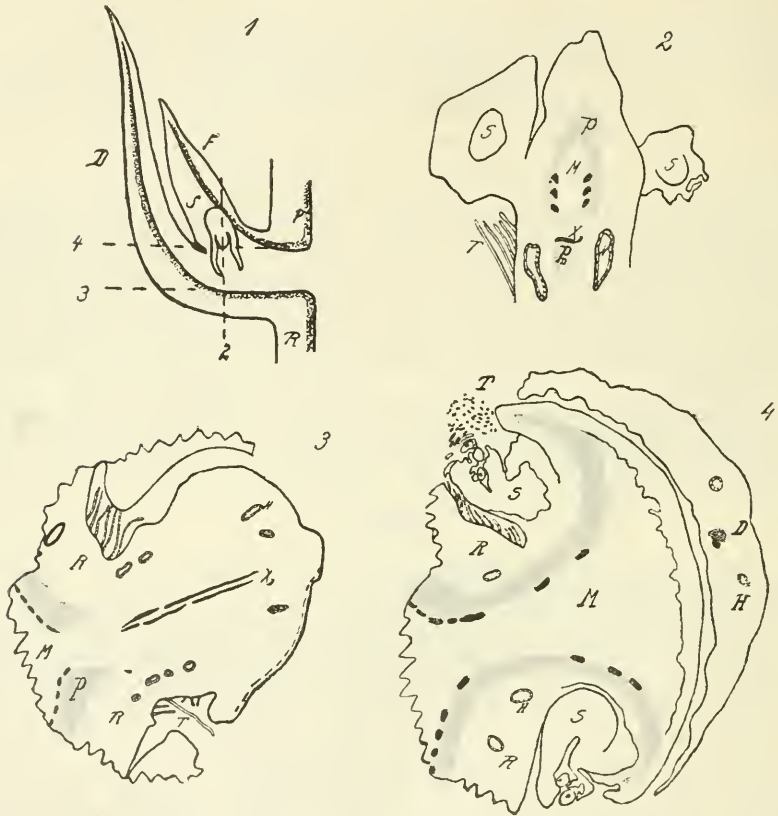


Abb. 1, Fig. 1-4: *Larix decidua*. Fig. 1: Schema eines radialen Längsschnittes durch eine Blüte; die gestrichelten Linien geben die Schnittführung der Fig. 2, 3 und 4 an. In allen Figuren bedeutet: *D* = Deckblatt, *F* = Fruchtschuppe, *S* = Samenanlage, *R* = Rhachis, *T* = Trichom, *M* = Mark, *H* = Harzkanal, *X* = Xylem, *P* = Phloem, *X_D* u. *P_D* = Xylem und Phloem des Deckblattes. In den Gefäßbündeln bedeutet der punktierte Teil = Phloem. — Original.

wachsenen Zapfen die ober den Deckschuppen gelegenen Gebilde samt den Samenanlagen verschwinden und an deren Stelle Knospen oder gar belauberte Zweige auftreten können (Abb. 2, Fig. 1, 3 und 4), so läßt sich wohl nichts gegen die Auffassung der Deckschuppe als Tragblatt einwenden; ebenso erblicke ich in dem Umstand, daß je zwei Samenanlagen durch Knospen oder Zweige vertreten werden können, einen Beweis

dafür, daß sie Sprossen entsprechen, also mit Blüten homologisiert werden können.

Daher halte ich den Zapfen für eine Infloreszenz, und zwar raze-möser Natur: er hat akropetale Aufblühfolge, d. h. von der Basis gegen die Spitze zu, und diese wird nie von einer Blüte abgeschlossen, was die Durchwachsungsmöglichkeit zur Folge hat.

Die Deckschuppe ist also eine Braktee, die mit dem kurzen Stiel in Rekauleszens verwachsen ist. Querschnitte durch diesen Stiel (Abb. 1,

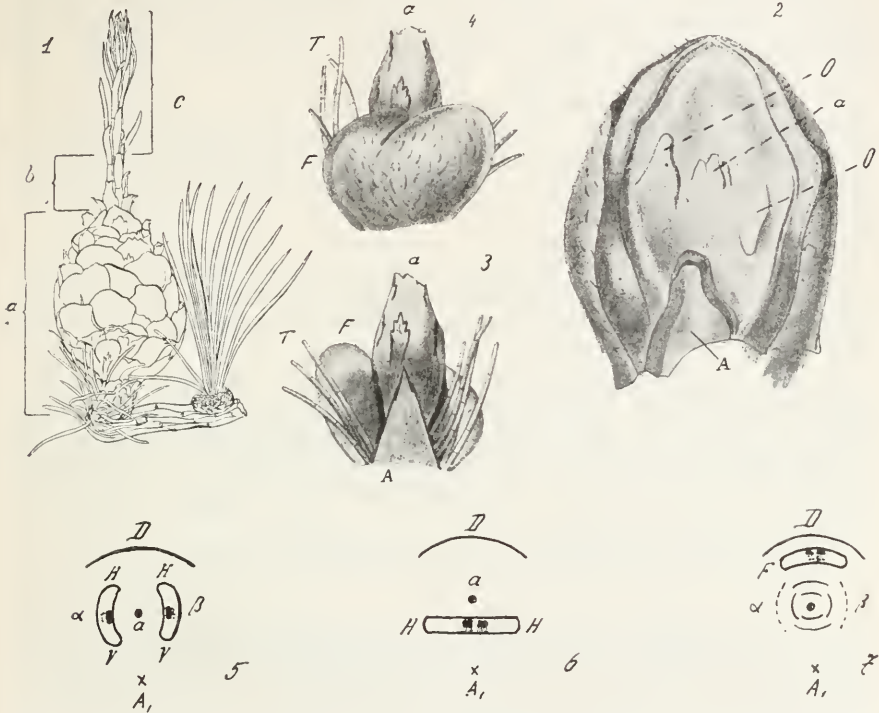


Abb. 2, Fig. 1—7: *Larix decidua*. Fig. 1: Durchwachsener Zapfen, *a*: eigentlicher Zapfen, *b*: Übergangsregion, *c*: vegetativ scheinende Region. — In Fig. 2—7 bedeutet *A* und *A*₁ = Zapfenachse, *a* = Achse 2. Ordnung, *O* = Ovulum, *T* = Trichome, *F* = Fruchtschuppe, *D* = Deckblatt, *α* und *β* = Vorblätter der Achse 2. Ordnung, *V* = Vorderränder, *H* = Hinterränder derselben, das Phloem ist punktiert. — Fig. 2: Fruchtschuppe aus dem oberen Teil der Region *a* des Zapfens mit einem aufrechten Ovulum und durchwachsender Nebenachse *a* mit 2 Blättchen. — Fig. 3: Fruchtschuppe, vor der eine entwickelte, beblätterte Achse 2. Ordnung steht, von innen gesehen. — Fig. 4: Dasselbe, von außen betrachtet. — Fig. 5 und 6: Diagramme zu Velenovskýs Ansicht von der Entstehung der Fruchtschuppe aus den 2 Vorblättern eines unterdrückten Sprosses; Fig. 5: der Sproß 2. Ordnung ist entwickelt und trägt das Vorblattpaar *α* u. *β*; Fig. 6: der Sproß 2. Ordnung ist unterdrückt, die Vorderränder des Vorblattpaares sind verwachsen, dadurch entsteht die Fruchtschuppe; die Hinterränder des Vorblattpaares stehen rechts und links. — Fig. 7: Diagramm, zu Fig. 3; das Vorblattpaar *α* und *β* fehlt. — Original.

Fig. 2) zeigen die kielartige Erhebung in seiner Mitte und dieselbe Anordnung der Leitbündel, wie sie die Zapfenachse besitzt (Abb. 1, Fig. 3

und 4) — zu innerst Mark, um dieses die Bündel getrennt gruppiert, deren Hadrom markwärts liegt; der Stiel ist also eine Sproßachse zweiter Ordnung. Unter den Sproßbündeln verläuft, getrennt aus der Zapfenachse entspringend, das Leitbündel der Braktee. An dieser Achse sind die beiden Samenanlagen schief nach abwärts und außen inseriert (S) und werden von ihr aus ernährt. Da in jenen Blüten an durchwachsenen Zapfen, in denen die Samenanlagen fehlen, die Achse gleichzeitig verschwindet — so daß die Braktee dann samt ihrem Blattkissen direkt an der Zapfenachse sitzt — machte sie mir in meiner Arbeit über *Larix* den Eindruck eines Blütenbestandteils und ich nannte sie Blütenachse; doch halte ich diese Achse heute für eine Sproßachse zweiter Ordnung und nenne sie Schuppenachse.

Zwischen den Samenanlagen und der Braktee erhebt sich ein schuppenförmiges Gebilde, meist Fruchtschuppe genannt (Abb. 1, Fig. 1, F). Die Engländer bezeichnen diese als „ovuliferous scale“ = samentragende Schuppe, ein Ausdruck, den auch Vierhapper akzeptierte, der aber leicht die irriige Vorstellung erweckt, als würden die Ovula von der Schuppe erzeugt.

Die Deutung dieser Schuppe hat Anlaß zu Kontroversen gegeben, die zeitweise mit größter Erbitterung geführt wurden, wie schon die temperamentvollen Titel der Schriften erkennen lassen (Eichler kontra Čelakovský et vice versa).

Als einen Temperamentsausbruch muß ich es auch bezeichnen, wenn Velenovský in den Nachträgen zu seiner „Vergleichenden Morphologie“ mit Bezug auf meine *Larix*-Arbeit zitiert, daß „ausdrücklich hinzugefügt wird, daß die phylogenetischen Probleme in der Zukunft lediglich vermittels verbesserter Mikrotome zu lösen seien“. Diesen Satz habe ich nie geschrieben.

Bevor wir eine Deutung der Fruchtschuppe versuchen, wollen wir uns mit ihrer Anatomie beschäftigen.

Abb. 1, Fig. 1 und 2 zeigt, daß die Schuppe von der Rhachis aus durch die Schuppenachse hindurch mit Leitbündeln versehen wird, die mit jenen des Tragblattes in gar keinem Zusammenhange stehen. Dadurch fällt schon die Annahme, als sei die Fruchtschuppe ein Auswuchs (Exkreszenz) oder ein Teil der Braktee.

Abb. 1, Fig. 4, ein Schnitt quer zur Zapfenachse, der die schon getrennt verlaufende Braktee und Fruchtschuppe trifft, zeigt, auf welche Weise sich durch Drehung in letzterer das Xylem und Phloem derart anordnet, daß beide Bündelteile im Vergleich zum Tragblattbündel verkehrt orientiert sind, d. h. Xylem außen, Phloem innen, gegen die Zapfenachse zu. Ersteres löst sich im Aufwärtstreben in zahllose kleine Bündel auf und endet früher als der Siebteil. All dies spricht gegen die so häufig angenommene Blattnatur der Schuppe.

Diese sonderbare Orientierung der Leitbündel in der Fruchtschuppe, welche wir bei allen Koniferengattungen antreffen, hat viel Kopfzerbrechen verursacht. Doch scheint mir, daß diese Anordnung physiologischen Zwecken dient: von der Fruchtschuppe aus werden die Samenanlagen ernährt, die vor ihr sitzen; darum muß der Siebteil des Leitbündels sich dem Ovulum zuwenden, also rhachiswärts orientieren.

Immer wieder, zuerst von A. Braun 1842, zuletzt von Velenovský 1910, wurde auf Grund von teratologischen Befunden eine Deutung der Fruchtschuppe versucht, die mir unannehmbar erscheint. Es treten an durchwachsenen Zapfen häufig in der Achsel der Brakteen beblätterte Sprosse auf, die sich in die Fruchtschuppe hineinzwängen und ihre Spaltung veranlassen. Daraus wird geschlossen: die Blüte ist ein unterdrückter Sproß, dessen Vorblattpaar zur Fruchtschuppe geworden, indem die der Zapfenachse zugewendeten, also vorderen Ränder verwachsen (Abb. 2, Fig. 5 und 6); dann stellte sich dieses verwachsene Gebilde parallel zum Tragblatt und kehrte letzterem nun das Xylem zu; dieses Vorblattpaar war fertil geworden, ist also ein Fruchtblattpaar und trägt die Ovula auf seiner morphologischen Unterseite, also der Rhachis zugewendet.

Abgesehen davon, daß schon der Bündelverlauf in der normalen Schuppe gegen ihre Blattnatur spricht, hat ein interessanter Fund, den ich an einem durchwachsenen Lärchenzapfen machte, geradezu das Gegenteil von dieser so bestechend scheinenden Annahme gezeigt. (Abb. 2, Fig. 3, 4 und 7).

Ich fand einen entwickelten Sproß mit dekussierten Blättchen zwischen der schon völlig ausgebildeten Fruchtschuppe und der Zapfenachse. Wäre die Fruchtschuppe aus der Verwachsung der Vorblätter entstanden, so hätten es deren Hinterränder sein müssen, die verwachsen sind, wenn der Sproß zweiter Ordnung zwischen Fruchtschuppe und Zapfenachse gelangen konnte (Abb. 2, Fig. 7); dann wäre die Orientierung der Blattbündel nicht zu erklären und die Ovula säßen auf der morphologischen Oberseite der Vorblätter — was mit unserer Vorstellung von einem Gymnospermen-Fruchtblatt nicht stimmt.

Was ist aber die Fruchtschuppe der *Larix*-Blüte, wenn sie weder ein Teil der Braktee noch ein Fruchtblatt ist?

Ich glaube, wir haben es hier mit einem Novum, mit einer Wucherung zu tun, welche zum Zweck des Samenschutzes von der Schuppenachse ausgebildet wird.

Die unvollständigen ontogenetischen Angaben berichten, daß nach Anlage der ursprünglich aufrechten Eichen hinter diesen eine Achsenwucherung auftritt, welche im Heranwachsen die Ovula umdreht und schließlich zur Fruchtschuppe wird. Bei *Cryptomeria japonica*, deren Entwicklungsgeschichte ich studierte, habe ich die Entstehung der Fruchtschuppe aus der Achse gesehen. In durchwachsenen *Larix*-Zapfen fand ich häufig diese Achsenwucherung gleichmäßig auch an der Rhachis-seite der Eichen entwickelt, daher blieben diese aufrecht (Abb. 2, Fig. 2). Der Zusammenhang zwischen Stellung der Samenanlagen und Fruchtschuppenentwicklung läßt sich durch die ganze Klasse der Koniferen verfolgen, wie wir später sehen werden.

Die Fruchtschuppe im *Larix*-Zapfen ist also eine Achsenwucherung.

Wie aber sollen wir uns die Blüte selbst morphologisch deuten? Hier gehe ich abermals zu den Funden an durchwachsenen Zapfen zurück.

Es ist fast regelmäßig, daß an solchen Zapfen in den Tragblattachseln Knospen oder Sprosse mit dekussierter Blattanordnung auftreten.

Häufig wachsen die Sprosse durch die Fruchtschuppe und brechen an deren Vorderseite mit einer Gipfelknospe heraus (Abb. 2, Fig. 2), rechts und links von dieser sitzt je eine Samenanlage. Diese Funde lassen eine Homologisierung des weiblichen Zapfens mit der männlichen Infloreszenz zu. Die männliche Einzelblüte besteht aus einer Blütenachse, die eine Anzahl von Mikrosporophyllen trägt — auch die weibliche Einzelblüte besitzt einen solchen Sproß, der aber in der Regel stark reduziert ist; nur das erste Blattpaar des Sprosses ist erhalten, aber nicht zur Fruchtschuppe sondern zu einem Makrosporophyllpaar geworden, von welchem außer dem fertilen Teil, dem Ovulum, nichts mehr zu sehen ist. An dem entwickelten Sproß mit dekussierten Blättchen fehlt das erste Blattpaar — es fehlen auch die Ovula. Vielleicht würden genaue ontogenetische Untersuchungen ergeben, daß die Samenanlagen von einem primären Wulst ausgebildet werden, der im Heranwachsen der Ovula verschwindet, wie ich es bei der Entwicklung von *Cryptomeria*-Blüten gesehen habe. Vielleicht sind auch in den ontogenetischen Beobachtungen Strasburgers die Berichte von einer „Schwellung“, auf der die Ovula entstehen, ähnlich zu deuten.

Die *Larix*-Blüte besteht also: aus einem sehr reduzierten Sproß, dessen Vorblätter fertil sind und je ein Ovulum ausgebildet haben, einer Achsenwucherung hinter den Eichen (Fruchtschuppe) und einem Tragblatt (Deckschuppe), dessen Blattkissen mit der kurzen Schuppenachse verwachsen ist.

Diesen Blütentypus zeigen in der Familie der Abietaceen alle jene Gattungen, welche nach dem System Wettsteins — das ich dieser Arbeit zugrunde lege — der dritten Tribus, den Abieteen, angehören; doch ist das Längenverhältnis zwischen Deck- und Fruchtschuppe ein wechselndes. Erstere bleibt häufig im Wachstum zurück; *Pinus*, *Cedrus* und *Picea* lassen im reifen Zapfen nur bei Zerlegung desselben das Vorhandensein der sehr kurzen Deckschuppe erkennen; bei *Larix*, *Pseudolarix* und *Tsuga* stehen die Spitzen der Deckblätter zwischen den Fruchtschuppen in der Regel heraus; bei *Pseudotsuga* und *Abies* sind die Deckschuppen noch im verholzten Zapfen meist länger als die Fruchtschuppen.

2. Cupressaceen.

Einen zweiten Typus finden wir in der Familie der Cupressaceen. Hier habe ich die Blütenentwicklung der *Cryptomeria japonica* studiert (Abb. 3). Auch in diesem Fall sehen wir vielblütige Infloreszenzen; in jeder Blüte entstehen in der Achsel eines typischen Blattes erst mehrere Wülste, welche bis zu 5 Samenanlagen ausbilden und diese ringförmig umgeben. Im Heranwachsen der Ovula werden diese Primärwülste relativ und absolut kleiner und sind schließlich in reifen Blüten nicht mehr zu sehen (Abb. 3, Fig. 3—6). Dagegen beginnen aus der Brakteenachse hinter den zugehörigen Ovulis Erhebungen zu wachsen (Abb. 3, Fig. 8—10), deren Zahl in keinen Beziehungen zur Zahl der Samenanlagen steht. Da ihre Entstehungszeit — nach vollständiger Entwicklung der Eichen — und ihr Entstehungsort — hinter den Ovulis aus der Achse — sowie der Gefäßbündelverlauf den Achsencharakter zeigt,

welcher die Homologisierung mit der Fruchtschuppe der Abieteen verlangt, nenne ich diese sekundären Wülste in ihrer Gesamtheit Fruchtschuppe. Die primären Wülste, welche vor der Entstehung der Eichen vorhanden waren und nach deren Ausbildung verschwanden, können mit der spät entstandenen Fruchtschuppe morphologisch nicht gleichwertig sein — ich halte sie für reduzierte Fruchtblätter und glaube, wie ich schon früher bemerkte, daß durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen auch bei anderen Koniferen solche möglicherweise gefunden werden können. (Modry hat in seinen Studien über *Thuja* [*Biota*] *orientalis* keine primären Wülste gesehen.)

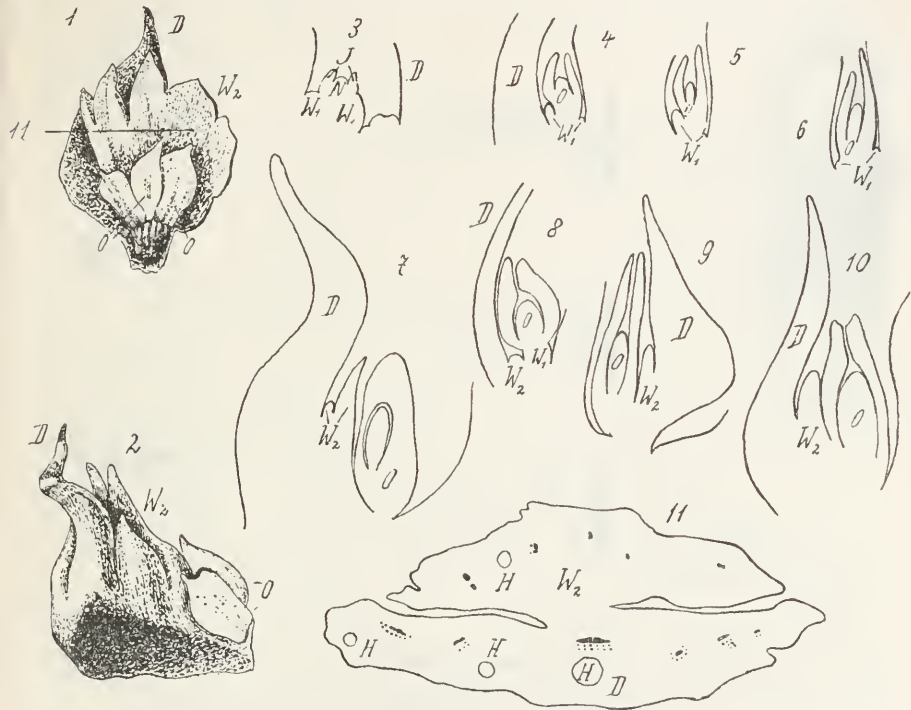


Abb. 3, Fig. 1—11: *Cryptomeria japonica*. In allen Figuren bedeutet *D* = Deckblatt, *O* = Ovulum, *N* = Nucellus, *I* = Integument, *W*₁ = Primärwulst = Fruchtblatt, *W*₂ = Sekundärer Wulst = Fruchtschuppe, *H* = Harzkanal. — Fig. 1: Reife Blüte von innen gesehen. — Fig. 2: Dieselbe von der Seite. — Fig. 3—6: Entwicklung eines Ovulums, allmähliche Reduktion des Primärwulstes; Fig. 8—10; Entstehung der Fruchtschuppe. — Fig. 7: Abnorme Fruchtschuppe mit 2 Reihen von Wülsten. — Fig. 11: Querschnitt durch die ganze Zapfenschuppe, in der Höhe der strichlierten Linie in Fig. 1 geführt. — Original.

Noch vor dem Mikropylenverschluß der Samenanlagen beginnt die Schuppenachse, welche der Fruchtschuppe und der Braktee gemeinsam ist, rasch zu wachsen, sich zu verdicken und hebt die Wülste samt dem Deckblatt empor (Abb. 3, Fig. 2, 7, 9 und 10).

So sehen wir bei *Cryptomeria* eine Modifikation der Abieteen-Fruchtschuppe, indem auf kräftig entwickeltem, gemeinsamem Basalteile

nach innen die Fruchtschuppe — bei *Cryptomeria* aus mehreren Wülsten zusammengesetzt — nach außen das hoch empor gehobene Deckblatt sich wölbt; an schon verholzten Schuppen ragt letzteres wie ein kleines Spitzchen weg. Der Gefäßbündelverlauf zeigt in dem gemeinsamen Schuppenteil das typische Bild des Zentralzylinders einer Achse, sämtliche Xyleme einem Zentrum zugekehrt. Jene Mestome, deren Achse dem Siebteil der Achse des Zapfens zugewendet sind, treten in die Fruchtschuppenwülste (Abb. 3, Fig. 11); von dem hinter der Fruchtschuppe gelegenen Schuppenteil zeigt nur die oberste Partie deutlich den Charakter einer

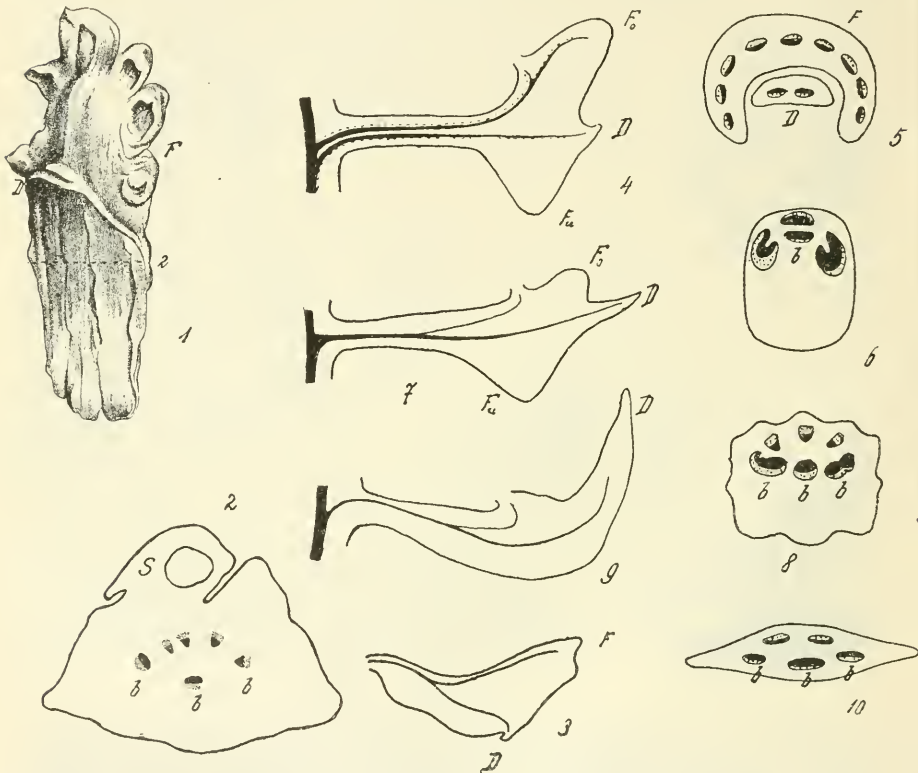


Abb. 4, Fig. 1—10: *Taxodium* und *Athrotaxis*. In allen Figuren bedeutet *D* = Deckblatt, *S* = Samenanlage, *F* = Fruchtschuppe, *F_o* = obere Fruchtschuppe, *F_u* = untere Fruchtschuppe, *b* = Deckblattbündel; der schwarze Teil der Bündel = Xylem, der punktierte = Phloem. — Fig. 1 und 2: *Taxodium heterophyllum*; Fig. 1: Ganze Zapfenschuppe von außen; Fig. 2: Querschnitt, etwa in der Höhe der strichlierten Linie in Fig. 1 durch eine Schuppe geführt. — Fig. 3: *Taxodium distichum*, Längsschnitt durch die Schuppe. — Fig. 4—6: *Athrotaxis cupressoides*; Fig. 4: Längsschnitt durch eine Schuppe; Fig. 5: Querschnitt durch eine solche, trifft die obere Fruchtschuppe und das Deckblatt; Fig. 6: Querschnitt unterhalb des Deckblattes, trifft die untere Fruchtschuppe. — Fig. 7 und 8: *Athrotaxis laxifolia*; Fig. 7: Längsschnitt durch eine Schuppe; Fig. 8: Querschnitt durch die Schuppenachse. — Fig. 9 und 10: *Athrotaxis selaginoides*. Fig. 9: Längsschnitt durch eine Schuppe; Fig. 10: Querschnitt durch eine Schuppenachse; — Fig. 2 und 3 nach Radais, Fig. 4—10 nach Eames, Fig. 1 Original.

Cryptomeria-Nadel; wahrscheinlich ist die Braktee von der Achse noch über die Ansatzstelle der Fruchtschuppe emporgehoben.

Dem *Cryptomeria*-Typus überraschend ähnlich ist die Fruchtschuppe in der jugendlichen Blüte von *Taxodium distichum*, deren Entwicklung Coker beschreibt; auch hier entsteht die Fruchtschuppe erst nach der Bestäubung der Samenanlagen hinter diesen, wächst dann zugleich mit der Achse rasch heran und überholt das Tragblatt so sehr an Größe, daß letzteres an der verholzten Schuppe unterhalb der Mitte stachelspitzig wegragt (Abb. 4, Fig. 3). Ähnlich gebaut ist die Schuppe von *Taxodium heterophyllum* = *Glyptostrobus heterophyllus* Endl. (Abb. 4, Fig. 1 und 2); die anatomischen Funde stimmen vollkommen mit jenen bei *Cryptomeria* überein; wir sehen im Querschnitt die Leitbündel wie in einer Achse angeordnet, im Längsschnitt den getrennten Verlauf der Bündel von Braktee und Fruchtschuppe.

Wenn uns nun auch beim vergleichenden Betrachten der anderen Koniferenblüten nicht immer entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen zur Verfügung stehen, glaube ich doch in den nächstverwandten Gattungen aus den grob morphologischen Ähnlichkeiten in solchen Fällen Homologieschlüsse ziehen zu dürfen, wo die anatomische Untersuchung denselben Gefäßbündelverlauf ergibt wie bei jenen, deren Ontogenie studiert wurde.

Einen allmählichen Übergang von dem eben besprochenen Schuppentypus der Taxodioideen zu dem der Cupressoideen bilden die von Eames untersuchten drei Arten von *Athrotaxis* (nach Wettsteins System noch zu den Taxodioideen zählend): 1. *Athrotaxis cupressoides* (Abb. 4, Fig. 4 bis 6) besitzt an der reifen Schuppe eine ganz kurze Spitze, die der Braktee entspricht, welche wie bei *Cryptomeria* offenbar sehr früh ihr Wachstum eingestellt hat; unterhalb dieser Braktee ist die Achse sowohl an der Innen- wie an der Außenseite mächtig durch einen Wulst verdickt, so daß die Braktee in der Mitte eines Schildes sitzt — wie bei *Cupressus sempervirens*; der nach außen gerichtete Wulst wird nicht mit Leitbündeln versehen; 2. bei *Athrotaxis laxifolia* (Abb. 4, Fig. 7 und 8) entwickelt sich der Wulst zu beiden Seiten der Achse weniger stark und die Braktee gewinnt an Größe; 3. bei *Athrotaxis selaginoides* (Abb. 4, Fig. 9 und 10) ist er fast völlig reduziert, infolgedessen richtet sich die kräftig entwickelte Braktee auf. Hier beobachten wir innerhalb eines Genus sowohl die sogenannte „doppelte Schuppe“, mit deutlicher Fruchtschuppe und Braktee, sowie die „einfache Schuppe“, bei der diese äußere Differenzierung fehlt; wenn wir nun an Längs- und Querschnitten bei allen drei Arten dieselbe Anordnung der zwei Gefäßbündelsysteme sehen wie bei den Abieteen — ein dem Tragblatt zugehöriges und ein die innere Fruchtschuppe versorgendes mit inverser Orientierung — so muß es uns klar werden, daß wir es auch bei der scheinbar „einfachen Schuppe“ von *Athrotaxis selaginoides* mit einer Braktee, einer Schuppenachse und einer geringen Wucherung derselben zu tun haben.

Die Verdickung der Schuppenachse an der Innen- und Außenseite findet wie bei *Athrotaxis cupressoides* auch bei *Sequoia* statt (Abb. 5, Fig. 1—4), die wir noch zu den Taxodioideen zählen. Auch hier gelangt durch diese Doppelwucherung die Braktee später in die Mitte eines Schildes, auch hier bestätigt der Bündelverlauf die Deutung der weg-ragenden Spitze als Tragblatt.

Unter den Cupressoideen steht die *Cupressus*-Schuppe ebenfalls der von *Athrotaxis cupressoides* zunächst (Abb. 5, Fig. 5—8); nach der Bestäubung der Samenanlagen wächst die Schuppenachse und schwillt gleichzeitig an der Innen- und Außenseite mächtig an, so daß die emporgehobene Braktee schließlich in der Mitte eines Schildes steht (Abb. 6, Fig. 7); ebenso entsteht im Beerenzapfen von *Juniperus* unterhalb des Tragblattes eine Achsenwucherung an der Außen- sowie an der Rhachisseite, die aber fleischig bleibt — die Samenanlagen sind wie bei allen Koniferen in der Achsel des Deckblattes angelegt und nur durch die Druckverhältnisse später so beiseite gedrängt, daß sie zwischen denselben



Abb. 5, Fig. 1—8: *Sequoia* und *Cupressus*. In allen Figuren bedeutet F_o = obere Fruchtschuppe, F_u = untere Fruchtschuppe, D = Deckblatt, R = Rhachis, O = Ovulum, b = Brakteenbündel, der punktierte Teil des Gefäßbündels = Phloem, der schwarze Teil = Xylem, H = Harzkanal. — Fig. 1—3: *Sequoia sempervirens*. Fig. 1: Längsschnitt durch eine Zapfenschuppe; Fig. 2: Querschnitt nahe der Rhachis; Fig. 3: Querschnitt nahe der Spitze. — Fig. 4: *Sequoia gigantea*, Längsschnitt durch eine Zapfenschuppe. — Fig. 5—8: *Cupressus Lawsoniana*; Fig. 5: Längsschnitt durch eine Blüte; Fig. 6: Querschnitt durch die Zapfenschuppe in der Gegend des Schildes; Fig. 7: Anordnung der Gefäßbündel in der Schuppenachse; Fig. 8: ebenso, in der Nähe der Rhachis. — Fig. 1—4 nach Radais, Fig. 5—8 nach Worsdell.

inseriert zu sein scheinen. (Abnorme Zapfen von *Juniperus communis* und *J. phoenicea* [Abb. 6, Fig. 1—4] sowie Vergleich mit den anderen Sektionen der Gattung haben mich zu dieser Auffassung veranlaßt.) Der Gefäßbündelverlauf ist bei *Cupressus* und *Juniperus* derselbe (Abb. 6.

Fig. 5 und 6, Abb. 5, Fig. 5—8); Quer- und Längsschnitte liefern die Bilder des doppelten Bündelsystems. Demselben Typus entsprechen *Chamaecyparis* und *Thuja* (Abb. 6, Fig. 8—10).

Callitris quadrivalvis (= *Tetraclinis articulata*) sowie *Libocedrus* und *Thujaopsis*, die äußerlich denselben Bau der Zapfenschuppe zeigen, lassen sich hier anreihen (Abb. 7 a und b, Fig. 1—10); auch hier sehen wir die emporgehobene Braktee und den doppelten Bündelverlauf getrennt Fruchtschuppe und Tragblatt versorgen.



Abb. 6, Fig. 1—10: *Juniperus*, *Cupressus*, *Chamaecyparis*, *Thuja*. In allen Figuren bedeutet *S* = Samenanlage, *F* = Fruchtschuppe, *D*₁ oberster Deckblattwirtel, *D*₂ zweiter Deckblattwirtel, *D*₃ = dritter Deckblattwirtel. Der punktierte Teil der Gefäßbündel = Phloem. — Fig. 1—3: Abnorme Beerenzapfen von *Juniperus communis*; Fig. 1: von außen; Fig. 2: Querschnitt; Fig. 3: Querschnitt, tiefer unten geführt, eine Zapfenschuppe des 2. Wirtels (*D*₂) trägt median ein Ovulum. — Fig. 4: Abnormer Beerenzapfen von *Juniperus phoenicea*. — Fig. 5: Längsschnitt durch einen normalen Beerenzapfen von *Juniperus communis*. — Fig. 6: *Cupressus sempervirens*, Längsschnitt durch eine Schuppe. — Fig. 7: *Cupressus macrocarpa* var. *fastigiata*; Zapfenschuppe von außen, in der Mitte des Schildes die Braktee. — Fig. 8: *Chamaecyparis Lawsoniana*, Längsschnitt durch eine Schuppe. — Fig. 9: *Thuja occidentalis*, ebenso. — Fig. 10: *Thuja orientalis*, ebenso. — Fig. 5, 6, 8, 9 und 10 nach Kramer, Fig. 4 nach Antoine, Fig. 1—3 und 7 Original.

Athrotaxis selaginoides, mit seiner schwach angedeuteten Fruchtschuppe, deren Vorhandensein nur mehr durch die Leitbündel verraten

wird, macht uns die dicke, scheinbar einfache Schuppe von *Actinostrobus* verständlich.

Masters, der die Schuppe untersucht hat, leider aber keine Zeichnungen liefert, sagt (ich übersetze den Text): „Äußerlich fehlt jedes Anzeichen für die zusammengesetzte Natur der Fruchtschuppe in der



Abb. 7 a: Fig. 1—5: *Libocedrus*, *Thujopsis*. Figurenerklärung s. Abb. 7 b.

reifen Frucht, aber bei einer mikroskopischen Untersuchung der Schuppe wird eine doppelte Reihe von Gefäßbündeln sichtbar. Von ihnen wenden jene, welche der Zapfenachse zugekehrt sind, ihr Phloem dieser zu (= aufwärts), während jene an der Rücken- oder Außenseite ihr Phloem nach außen kehren (= nach der morphologischen Unterseite).“

Bei *Agathis* (Abb. 8, Fig. 1, 2) sehen wir die Schuppenachse an der Innenseite unverdickt, doch entwickelt sie wie *Athrotaxis cupressoides*

einen äußeren Fruchtschuppenwulst. Wenn auch der innere Wulst total reduziert ist, sind doch wie bei allen Verwandten die zwei Serien der verkehrt zueinander orientierten Bündel erhalten, deren obere den Innenwulst zu versorgen pfllegt.

Die verschiedenen Arten der Gattung *Araucaria* (Abb. 8, Fig. 3 bis 10) bilden eine schwach entwickelte innere Fruchtschuppe aus, die bei *Araucaria araucana* (= *imbricata*) gänzlich reduziert ist. In diesem Genus sehen wir auch eine allmähliche Reduktion der oberen Leitbündelreihe von *Araucaria Bidwillii* (Fig. 3, 4) mit seinen mächtigen Fruchtschuppenbündeln zu den bedeutend schwächer entwickelten bei *Arauca-*

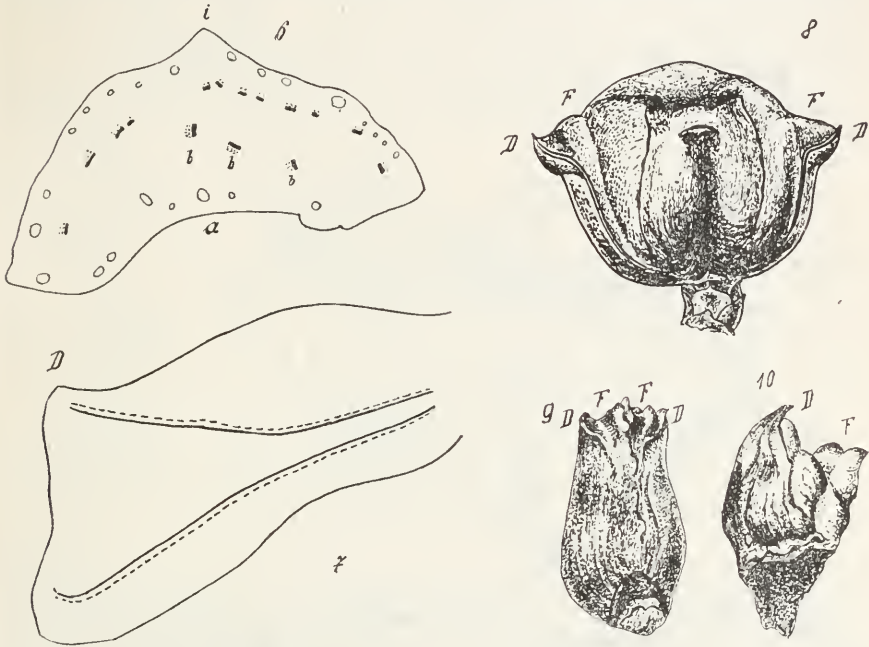


Abb. 7 b: Fig. 6—10: *Libocedrus*, *Thujopsis*, *Callitris*. In allen Figuren bedeutet: *D* = Deckblatt, *F'* = Fruchtschuppe, *i* = innen, *a* = außen, *b* = Deckblattbündel. In den Leitbündeln ist das Xylem schwarz, das Phloem punktiert. — Fig. 1, 2 u. 9: *Libocedrus decurrens*; Fig. 1: Querschnitt durch das untere Drittel der Zapfenschuppe; Fig. 2: ebenso im oberen Drittel; Fig. 9: Fruchtzapfen. — Fig. 3, 4 u. 10: *Thujopsis dolabrata*; Fig. 3: Querschnitt durch die Zapfenschuppe; Fig. 4: Längsschnitt durch die Zapfenschuppe; Fig. 10: Zapfenschuppe von außen. — Fig. 5—8: *Callitris quadrivalvis* = *Tetractinis articulata*; Fig. 5: Querschnitt durch einen Zapfen, im oberen Drittel desselben; Fig. 6: Querschnitt durch eine Zapfenschuppe; Fig. 7: Längsschnitt durch dieselbe; Fig. 8: Fruchtzapfen. — Original.

ria Cookii (Fig. 5—7) und von da zu *Araucaria brasiliiana* (Fig. 8 bis 10), welche die beiden äußersten der halbkreisförmig angeordneten Leitbündel heranzieht, um die Ovula zu ernähren. Die Fruchtschuppe bleibt ohne Gefäße.

Die in Wettsteins System als zweite Tribus der Abietaceen angeführten Cunninghamieen zeigen einen Bau der Zapfenschuppe, der ein

Zwischenglied zwischen jenen der Abieten und Cupressaceen darstellt. Bei *Cunninghamia* (Abb. 8. Fig. 13 und 14) selbst ist die Braktee mächtig entwickelt, während die Fruchtschuppen, die in größerer Zahl hinter den Samenanlagen stehen, sehr bald ihr Wachstum einstellen und relativ klein bleiben; doch verdickt sich die Schuppenachse. Sonderbarerweise bildet Siebold in seiner „Flora japonica“ (und nach ihm die meisten Autoren) nur in der jugendlichen Blüte die Wülste getrennt, im verholzten Zapfen hingegen einen gezähnten Hautsaum an Stelle der Fruchtschuppen ab, was den Tatsachen nicht entspricht. *Sciadopitys*

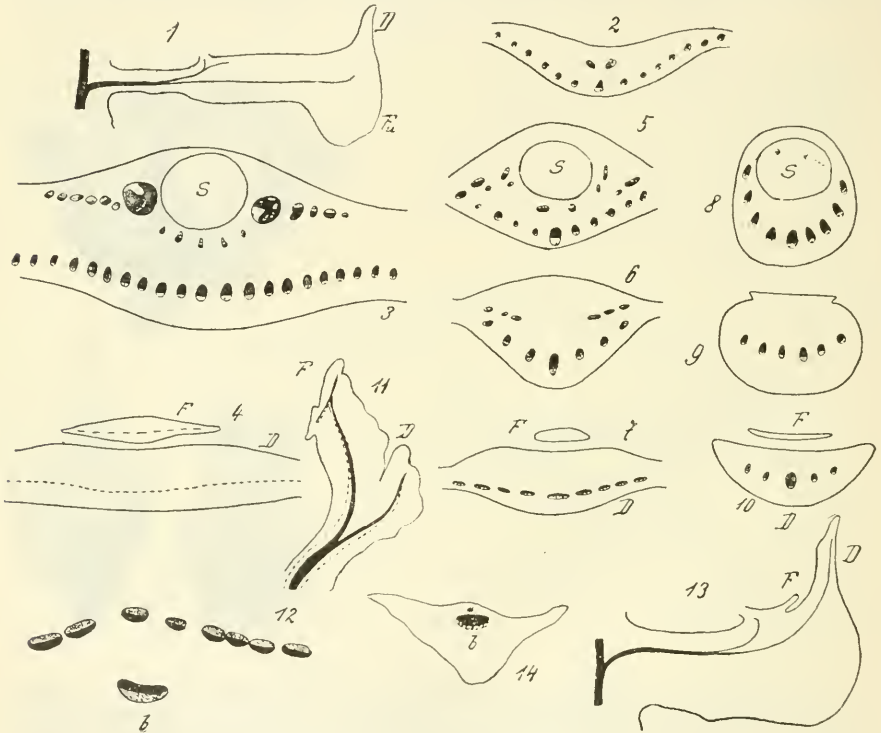


Abb. 8, Fig. 1—14: Araucarien und Cunninghamieen. In allen Figuren bedeutet *D* = Deckblatt, *F* = Fruchtschuppe, *F_u* = untere Fruchtschuppe, *S* = Samenanlage, *b* = Deckblattbündel; in den Leitbündeln ist das Xylem schwarz, das Phloem punktiert. — Fig. 1 und 2: *Agathis australis*; Fig. 1: Längsschnitt durch eine Zapfenschuppe; Fig. 2: Querschnitt durch die Schuppenachse. — Fig. 3 und 4: *Araucaria Bidwillii*; Fig. 3: Querschnitt durch die Schuppenachse; Fig. 4: Querschnitt durch Fruchtschuppe und Deckschuppe. — Fig. 5—7: *Araucaria Cookii*; Querschnitte durch eine Zapfenschuppe in verschiedener Höhe; der Schnitt Fig. 7 trifft Fruchtschuppe und Deckblatt getrennt. — Fig. 8—10: *Araucaria brasiliensis*; Querschnitte durch eine Zapfenschuppe in verschiedener Höhe. — Fig. 11 bis 12: *Sciadopitys verticillata*; Fig. 11: Längsschnitt durch eine Zapfenschuppe; Fig. 12: Querschnitt durch die Schuppenachse. — Fig. 13 und 14: *Cunninghamia sinensis*; Fig. 13: Längsschnitt durch eine Zapfenschuppe; Fig. 14: Querschnitt durch die Schuppenachse. — Fig. 11 und 14 nach Radais, Fig. 12 nach Worsdell, alle anderen Figuren nach Eames.

(Abb. 8, Fig. 11 und 12) besitzt eine breite Braktee und kräftig nach aufwärts entwickelte Fruchtschuppe.

Die Fruchtschuppe der Abietaceen und Cupressaceen.

Wie wir gesehen haben, gestattet die Fruchtschuppe der Cupressaceen und Abietaceen eine Homologisierung; sie entsteht später als das Ovulum — ist also kein Fruchtblatt — sie wird von der Rhachis aus selbständig mit Leitbündeln versorgt — ist also kein Teil des Deckblattes: sie ist ein Novum, nach anatomischem Bau und Entstehungsort eine Wucherung der Achse. Schneiden wir quer durch die Schuppenachse, so erhalten wir das Bild eines Zentralzylinders, der sich im weiteren Verlauf abplattet und in zwei Parallelreihen von Mestomen ordnet. Dadurch zeigen diese zwei Systeme inverse Orientierung; die obere Reihe tritt in die Fruchtschuppe und löst sich dort auf; die Zahl der unteren Bündel, welche in die



Abb. 9, Fig. 1 u. 2: *Pinus* und *Libocedrus*. Es bedeutet *F* = Fruchtschuppe, *D* = Deckblatt, *i* = innen, *a* = außen, *St* = Stereide, *C* = Cuticula. — Fig. 1: *Pinus silvestris*, Fruchtschuppe mit schildförmiger Verdickung und Deckblatt. — Fig. 2: *Libocedrus decurrens*, Fruchtschuppe; an den Berührungsstellen zweier Fruchtschuppen entsteht eine Verzahnung, die den Zapfenverschluß bewirkt. — Fig. 1 nach Kramer, Fig. 2 Original.

Braktee führen; stimmt in der Regel mit der Bündelzahl im vegetativen Blatt überein; man denke an die zahlreichen Mestome im *Agathis*-Blatt und an das einzige Doppelbündel der *Larix*-Nadel.

Die Fruchtschuppe hat die wichtige Aufgabe des Samenschutzes übernommen. Sie wächst erst nach der Bestäubung heran und besorgt den Zapfenverschluß durch inniges Zusammenfügen; häufig wölben sich die Epidermiszellen papillös vor, wodurch an den Berührungsstellen der Fruchtschuppen eine innige Verzahnung entsteht (Abb. 9, Fig. 2).

An dem Wachstum nach der Bestäubung beteiligt sich entweder nur die Fruchtschuppe, während die Schuppenachse relativ klein bleibt; diesen Typus möchte ich den abietoiden nennen, weil er nur bei den Abietaceen (exklusive Araucariaceen) zu finden ist. Den zweiten Typus nenne ich im Gegensatz zum abietoiden den cupressoiden, weil ihn

die Cupressaceen (außerdem noch die Araucarien) besitzen; hiebei entwickelt sich die Schuppenachse nach der Bestäubung mächtig und hebt die Braktee noch über die Insertion der Fruchtschuppe empor, so daß sie meist nur mehr als kleines Spitzchen nach außen wegstarrt. Dabei können Achsenwucherungen nicht nur auf der Innenseite auftreten; in zahlreichen Fällen verdickt sich die Achse unterhalb der Braktee auch nach außen; dadurch entsteht eine schildartige Bildung, in deren Mitte das Deckblatt meist stachelspitzig sitzt, (Eine interessante Konvergenzerscheinung zeigt *Pinus*; hier bildet der Endteil der Fruchtschuppe ein Schild, welches der *Cupressus*-Schuppe ähnelt [Abb. 9 Fig. 1]).

3. Taxaceen.

Viel schwieriger als bei den Cupressaceen und Abietaceen gestaltet sich unsere Betrachtung, wenn wir die Taxaceen einbeziehen. Hier finden wir die mannigfaltigsten Formen der Blüten, die bei oberflächlicher Untersuchung mehr Unterschiede als Ähnlichkeiten mit den bisher besprochenen Familien zu besitzen scheinen. Aus diesen scheinbaren Differenzen ergab sich das Bedürfnis, in die Blütenmorphologie neue Ausdrücke einzuführen: es entstanden die Bezeichnungen „Arillus“ für Taxeen und „Epimatium“ bei Podocarpeen. Beide Gebilde werden in der Regel als samenumhüllende Fruchtblätter in der Achsel von Deckblättern erklärt; häufig finden wir jedoch diese Deckblätter selbst als Makrosporophylle gedeutet, wobei der Arillus, resp. das Epimatium entweder als Anhang des Fruchtblattes oder als äußeres Integument erscheint.

Vierhapper hat auf dem letzten Naturforschertag (Wien, 1913) die Auffassung dargelegt, der Arillus sowie das Epimatium der Taxaceen sei als steriler Teil des Fruchtblattes aufzufassen, welcher die Aufgabe des Samenschutzes übernommen habe; dieses sterile Fruchtblatt habe im Laufe der Entwicklung eine stete Reduktion erlitten und als Rudiment desselben sei der von mir beobachtete primäre Wulst des *Cryptomeria*-Ovulums zu betrachten. In dem Maße, als die Reduktion fortschreite, könne das Fruchtblatt seine Aufgabe des Samenschutzes nicht mehr erfüllen; es sei die Notwendigkeit erwachsen, andere Organe zur Leistung dieser Funktion heranzuziehen; es sei nun als Novum die Fruchtschuppe der Cupressaceen und Abietaceen, eine Wucherung der Achse entstanden.

Dies wäre mir in gewissem Sinne eine willkommene Erklärung für die bis jetzt vereinzelt gebliebene Beobachtung, daß ein steriler Fruchtblattrest in frühesten Jugendstadien bei einer Konifere zu finden ist. Aber die vorhandenen ontogenetischen Untersuchungen im Kreise der Taxaceen, welche übereinstimmend die relativ späte, oft um viele Monate verzögerte Entstehung des Arillus und Epimatiums feststellen, sprechen gegen die Fruchtblattauffassung dieser Gebilde; zudem finden wir in einer Reihe von neueren englischen Arbeiten über die Podocarpeen und andere Koniferen (ich nenne nur Gibbs, Sinnott, Stiles und Eames) die Homologie von „Arillus“ und „Epimatium“ mit der Fruchtschuppe der Abietaceen betont, wenn auch die morphologische Deutung derselben entweder ganz unterbleibt oder mit der unsrigen nicht übereinstimmt.

Man gestatte mir den Versuch zu zeigen, daß diese Homologisierung tatsächlich begründet ist.

Ich will bei meiner vergleichenden Betrachtung wieder von Typen ausgehen, welche den bereits besprochenen relativ nahe stehen, und finde einen solchen in *Saxegothaea conspicua*, welche von Thomson, Stiles, Norén und Tison beschrieben wurde. Dieser Baum trägt an



Abb. 10, Fig. 1—5: *Saxegothaea* und *Microcachrys*. In allen Figuren bedeutet *D* = Deckblatt, *F* = Fruchtschuppe, *N* = Nucellus, *I* = Integument, *H* = Harzkanal, *b* = Deckblattbündel; der schwarze Teil der Gefäßbündel ist Xylem, der punktierte ist Phloem. — Fig. 1—4: *Saxegothaea conspicua*; Fig. 1: Längsschnitt durch eine junge, noch aufrechte Blüte; Fig. 2: ebenso, durch eine ältere Blüte, die bereits umgedreht ist; Fig. 3: Querschnitt durch die Leitbündel der Schuppenachse; Fig. 4: Querschnitt durch eine Blüte. — Fig. 5: *Microcachrys tetragona*, Längsschnitt durch eine Blüte. — Fig. 1, 2 und 4 nach Norén, Fig. 3 nach Tison, Fig. 5 nach Thomson.

verlängerten Zweigen Terminalzapfen, welche aus beiläufig zwanzig Schuppen in schraubiger Anordnung zusammengesetzt sind. Die vegetativen Blätter gehen allmählich in die Zapfenschuppen über. Diese selbst

sind oval bis lanzettförmig und tragen in der Jugend je ein aufrechtes Ovulum, median, an der Oberseite in der Nähe der Schuppenbasis (Abb. 10, Fig. 1). Diese Samenanlage besitzt ein Integument und an ihrer Außenseite (von der Rhachis abgewendet) eine — nach Pilger — vom Integument freie halbringförmige Bildung (Abb. 10, Fig. 4), die als „Epimatium“ bezeichnet wird. Norén sagt, im Jugendstadium sei das Integument mit dem Epimatium verbunden. Für die mangelnde morphologische Zusammengehörigkeit des Epimatiums mit dem Ovulum spricht, scheint mir, folgender Umstand: es kommt ab und zu vor, daß die Zapfenschuppen abnormerweise auf ihrer Unterseite je ein Ovulum tragen; in solchen Fällen fehlt stets das Epimatium. Wäre dieses ein wesentlicher Bestandteil der Samenanlage, müßte es auch bei veränderter Stellung des Ovulums an diesem zu sehen sein. Das Epimatium ist also nach meiner Auffassung kein äußeres Integument.

Im Heranreifen des Ovulums wird durch interkalares Wachstum der basalen Partie der Zapfenschuppe das Integument immer mehr vom Epimatium getrennt (nach Norén), wobei sich das Ovulum allmählich so dreht, daß seine Mikropyle schließlich gegen die Rhachis gewendet ist (Abb. 10, Fig. 2). Durch starke Verdickung der Umgebung des Ovulums gerät dieses in eine Vertiefung der Schuppe und rückt immer weiter auf dieser aufwärts, so daß es schließlich von der Rhachis um ein Drittel der Schuppenlänge entfernt ist.

In der Schuppe verläuft ein normal orientiertes Bündel bis zur Spitze, oberhalb desselben ziehen invers orientierte Bündel, die meist direkt aus der Rhachis abzweigen, bis unter das Ovulum. Die Querschnitte der reifen Zapfenschuppe (Abb. 10, Fig. 3) machen den Eindruck, als bestünde sie zum größten Teil aus der verlängerten Schuppenachse, welche die Braktee an ihrer Spitze trägt.

Sowohl die Wachstumsverhältnisse wie der Bündelverlauf lassen die Zapfenschuppe als ein Homologon der Fruchtschuppe vom cupressoiden Typus erscheinen.

Der Zapfenverschluß wird in der Fruchtreife mit Ausschluß der häutig bleibenden Fruchtschuppe durch die Schuppenachsen selbst besorgt, die fleischig werden und sich wie bei *Juniperus* an Ober- wie Unterseite verdicken, bis durch Berührung dieser Schwellungen die Ovula eingeschlossen sind. Nur die äußersten Spitzen, vermutlich die Brakteen, ragen wie bei *Juniperus* weg.

Ganz ähnlich verhält sich *Microcachrys* (Abb. 10, Fig. 5); dieser Baum trägt ebenfalls terminale Zapfen, welche sich aus Wirteln von je vier Schuppen zusammensetzen; die obersten sind stets fertil. Jede Schuppe trägt median ein Ovulum; dieses rückt im reifen Zustand viel höher auf die Schuppe, als es bei *Saxegothaea* der Fall ist, was den Eindruck noch vermehrt, daß wir es mit einem cupressoiden Typus zu tun haben; es sitzt schließlich drei Fünftel der Schuppenlänge von der Rhachis entfernt. Thomson sagt (ich gebe die Übersetzung): „Ein Vergleich von Längsschnitten des Megasporophylls (= unsere Zapfenschuppe) und des vegetativen Blattes zeigt eine große Ähnlichkeit zwischen dem Endteil (distal part) des erstern und dem ganzen Blatt

(d. h. dem vegetativen Blatt).“ Auch hier entspricht offenbar nur die Spitze der Zapfenschuppe der Braktee, diese ist also durch die verlängerte Achse emporgehoben. Auch hier gleicht der Bündelverlauf mit seiner inversen Orientierung dem in der cupressoiden Schuppe, auch hier ist das einseitig entwickelte Epimatium leicht mit der Fruchtschuppe zu homologisieren. Die teilweise Vereinigung des Epimatiums mit dem Integument, von der Stiles spricht, halte ich für scheinbar; ich glaube, das Ovulum sitzt samt der Fruchtschuppe auf einer seitlichen Achsenwucherung. Auch hier bleibt die Fruchtschuppe im Wachstum zurück, die Schuppenachse wird fleischig und rot, doch tritt keine Verschmelzung der einzelnen Schuppen ein wie bei *Saxegothaea*.

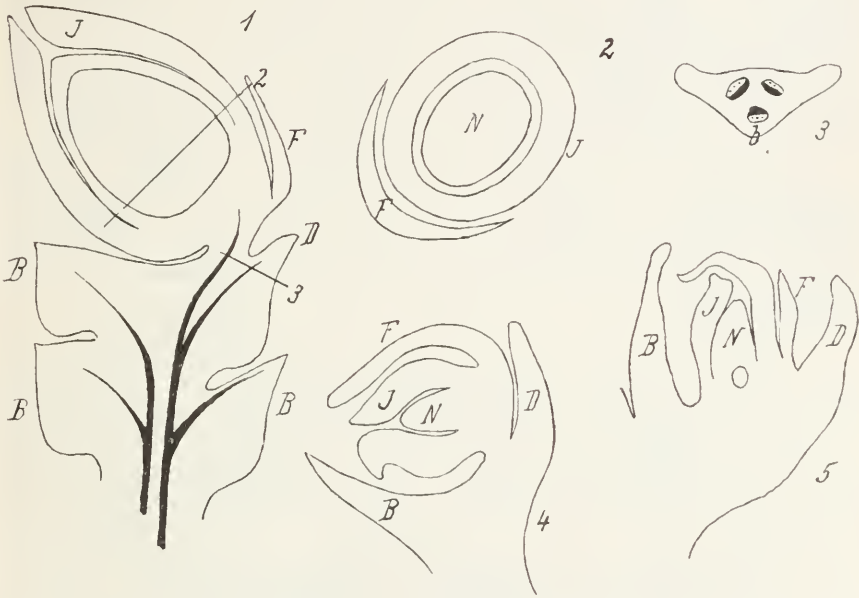


Abb. 11, Fig. 1—5: *Dacrydium*. In allen Figuren bedeutet *F* = Fruchtschuppe, *D* = Deckblatt, *B* = sterile Braktee, *I* = Integument, *N* = Nucellus, *b* = Deckblattbündel; in den Leitbündeln bezeichnet der schwarze Teil das Xylem, der punktierte Teil das Phloem. — Fig. 1—4: *Dacrydium cupressinum*; Fig. 1: Längsschnitt durch einen Zapfen; Fig. 2 und 3: Querschnitte durch den Zapfen der Fig. 1 an den durch Linien bezeichneten Stellen; Fig. 4: Längsschnitt durch eine Blüte. — Fig. 5: *Dacrydium laxifolium*; Längsschnitt durch eine junge Blüte. — Fig. 1 bis 3 nach Sinnott, Fig. 4 und 5 nach Stiles.

Auch *Dacrydium* (Abb. 11, Fig. 1—5) ist nach dem gleichen Grundtypus gebaut. Stiles hat *D. Colensoi*, *D. Franklinsi* und *D. cupressinum* untersucht. Auch hier bilden die Blüten endständige Zapfchen, doch tragen hier nur eins bis acht der obersten Brakteen Ovula. Da sich der allmähliche Übergang der sterilen (d. h. blütenlosen) in die sogenannten fertilen (also blütentragenden) Brakteen feststellen läßt, wie

bei den Abietaceen- und Cupressaceenzapfen, wähle ich die¹ Bezeichnung Deckblatt auch für eine solche Braktee.

Nach Strasburger entsteht das Ovulum in der Achsel eines solchen Deckblattes; später rückt es immer mehr auf die „Schuppe“ hinauf; es ist wohl die Annahme berechtigt, daß hier ebenso ein interkalares Wachstum der Schuppenachse vorliegt, wie es bei *Saxegothaea* und *Microcachrys* beobachtet wurde. Im Heranwachsen richtet sich das Ovulum allmählich auf. Der Nucellus ist vom Integument ganz frei. Wie bei *Saxegothaea* und *Microcachrys* ist das Epimatium auch hier nur einseitig entwickelt (Abb. 11, Fig. 2); seine Homologie mit der Fruchtschuppe wird durch das Bild eines Längsschnittes klar (Abb. 11, Fig. 1). Stiles sagt von *D. cupressinum* (ich gebe die Übersetzung): „Ein Längsschnitt durch den Strobilus erinnert mehr an die samentragende Schuppe von *Pinus* als an ein *Podocarpus*-Epimatium.“ Die Deutung des Epimatiums als Fruchtschuppe wird nach meiner Meinung durch den Umstand unterstützt, daß das Ovulum scheinbar auf dem Epimatium sitzt (Abb. 11, Fig. 4); ich glaube, wir haben es hier mit einer Achsenwucherung zu tun, welche das Ovulum ein Stück mitgenommen hat.

Auch hier ist der Gefäßbündelverlauf sehr lehrreich. Aus der Zapfenachse tritt ein Bündel ins Deckblatt. Meist gibt dieses gleich nach dem Eintritt in die Schuppe zwei seitliche Bündel ab, die verkehrt zum Deckblattbündel orientiert sind und zum Ovulum führen. Manchmal kommen aber diese zwei Bündel direkt aus der Zapfenhachsis in die Schuppenachse — wie bei Abietaceen und Cupressaceen (Abb. 11, Fig. 1 und 3).

Pilger, der auf dem Standpunkt steht, der Zapfen sei eine Blüte und, was wir für Blüten halten, nur ein Karpid, sagt: „Bei einer kleinen Gruppe von Dacrydiën, *Dacrydium Bidwilli* und Verwandten, schließt die Blüte die Achse nicht ab, sondern schon zur Blütezeit ist die Achse etwas über die Karpiden fortgesetzt. Ist nur ein Karpid vorhanden, so drückt die entwickelte Samenanlage diesen Achsenfortsatz ziemlich scharf zur Seite.“

Dieser Umstand, die Knospe an der Spitze der Achse, spricht nach meiner Meinung dafür, daß diese Achse keine Blütenachse ist, sondern daß wir es hier mit einer Sprossachse 1. Ordnung zu tun haben, die eine Infloreszenz von mehreren, höchstens 8 Blüten trägt; sie kann auch bis auf 1 Blüte verarmen. Daß sich in letzterem Fall die Einzelblüte gelegentlich ans Ende der Achse stellt, spricht nicht gegen die Infloreszenzauffassung.

Auch bei *Podocarpus* (Abb. 12) finden wir bei der voraussichtlich ursprünglichsten Art, bei *Podocarpus spicata* (Abb. 12, Fig. 7), eine verlängerte Achse mit einer Endknospe, die durch die oberste Blüte beiseite gedrängt wird; in anderen Fällen vertrocknet diese Endknospe, die im Jugendzustand stets angelegt zu sein scheint.

Wenn nun auch für *Saxegothaea* und *Microcachrys* ähnliche Beobachtungen nicht vorliegen, wird es doch niemandem einfallen, diese beiden Gattungen von den so nahe verwandten Dacrydiën und Podocarpeen in dieser Hinsicht zu trennen und für sie allein die Blütenauffassung in Anspruch zu nehmen.

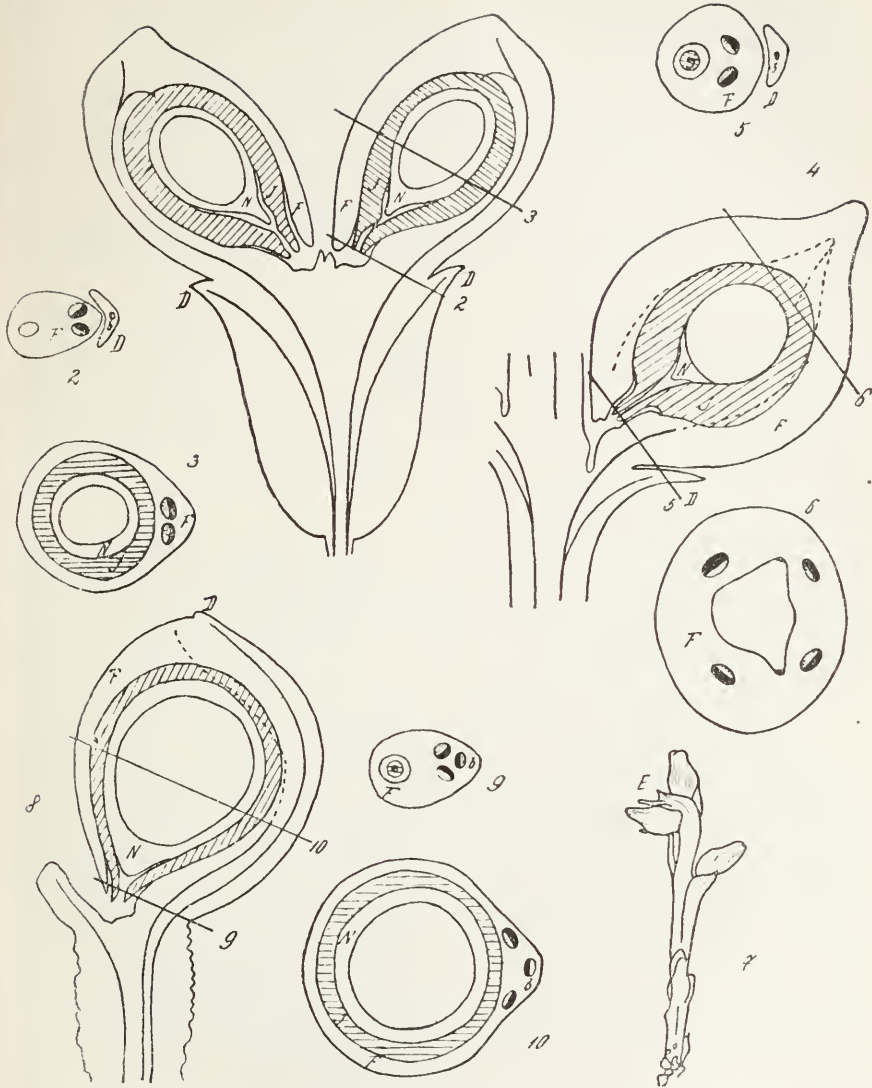


Abb. 12, Fig. 1—10: *Podocarpus*. In allen Figuren bedeutet *F* = Fruchtschuppe, *D* = Deckblatt, *I* = Integument, schraffiert gezeichnet, *N* = Nucellus, *b* = Deckblattbündel, *E* = Endknospe; in den Leitbündeln bezeichnet der schwarze Teil das Xylem, der punktierte Teil das Phloem. — Fig. 1—3: *Podocarpus Totara*; Fig. 1: Längsschnitt durch einen Strobilus; Fig. 2 und 3: Querschnitte an den in Fig. 1 durch die Linien 2 und 3 bezeichneten Stellen. — Fig. 4—7: *Podocarpus spicata*; Fig. 4: Längsschnitt durch eine Blüte; Fig. 5 und 6: Querschnitte an den in Fig. 4 durch die Linien 5 und 6 bezeichneten Stellen; Fig. 7: Infloreszenz. — Fig. 8—10: *Podocarpus dacrydioides*; Fig. 8: Längsschnitt durch eine Blüte; Fig. 9 und 10: Querschnitte an den in Fig. 8 durch die Linien 9 und 10 bezeichneten Stellen. — Fig. 7 nach Gibbs, alle anderen Figuren nach Sinnott.

Bei *Podocarpus* trägt die Infloreszenzachse maximal 8 Blüten, deren Zahl aber auch bis auf eine reduziert sein kann. Diese Achse trägt unterhalb der Blütenregion Blätter, welche im Gegensatz zu den meist großen, gestielten Blättern der vegetativen Sprosse schuppenförmig sind; sie sind (nach Gibbs) in der Jugend stets dekussiert angelegt, rücken eventuell erst später auseinander und erscheinen durch Drehung der Achse schraubig inseriert. Meist tragen die obersten dieser „Brakteen“ genannten Schuppenblätter in ihrer Achsel je 1 Blüte; die Struktur der Brakteen ist nach den histologischen Untersuchungen von Miß Gibbs dieselbe, ob wir es mit einer „fertilen“ oder „sterilen“ Braktee zu tun haben, wodurch die Infloreszenzauffassung unterstützt wird.

Jede Blüte in der Achsel des Deckblattes besteht aus einem Ovulum und einem fleischigen Gebilde, welches die Samenanlage umhüllt. Pilger nennt die Samenhülle „Epimatium“. Dieses hat die verschiedensten morphologischen Deutungen gefunden. Da sowohl Gibbs als Sinnott und Stiles auf Grund ihrer jüngsten Untersuchungen dieses Epimatium für homolog mit der „samentragenden“ Schuppe der Abietaceen erklären, wir aber diese Schuppe „Fruchtschuppe“ nennen, will ich diesen Ausdruck hier anwenden.

Wenn wir die verschiedenen *Podocarpus*-Blüten vergleichen, finden wir deutlich 2 Typen: 1. solche, bei denen die Braktee von der Blüte und der Fruchtschuppe völlig frei ist wie bei dem abietoiden Schuppentypus (Abb. 12, Fig. 1 und 4); 2. solche, bei denen die Braktee emporgehoben wird, wodurch wir an den cupressoiden Typus erinnert werden (Abb. 12, Fig. 8).

Strasburger, der *Podocarpus chinensis* und *dacrydioides* entwicklungsgeschichtlich untersuchte, schildert, wie sich bei ersterer in der Achsel des Deckblattes eine anfangs ganz aufrechte Anlage zeigte, bei der bald ein bevorzugtes Wachstum der Außenseite merklich wurde, so daß sich der morphologische Scheitel der Blüte nach innen verschob. Zuerst differenzierte sich der Nucellus, dann — als schon der Beginn der Umkehrung der Blüte zu beobachten war — das Integument; später erst begann der Rand der ganzen Achse von oben nach beiden Seiten zu hufeisenförmig vorzutreten. Diese, von Strasburger „Cupula“, von uns „Fruchtschuppe“ genannte Bildung, aus der Achse des Blütenstiels hervorgegangen, verursacht die Umdrehung der Blüte. Sie entsteht wie bei allen bis jetzt besprochenen Koniferen später als das Ovulum, was ich wie bei den früher besprochenen Gattungen mit als Beweis gegen die Fruchtblattnatur dieses Gebildes heranziehe. Die Braktee fällt bei manchen Arten unter Zurücklassung einer Narbe frühzeitig ab.

Bei jenen Arten, welche den cupressoiden Typus mit emporgehobener Braktee zeigen, ist offenbar wie bei allen Verwandten das Hinaufschieben des Tragblattes durch interkalares Wachstum entstanden.

In den Sektionen *Dacrycarpus*, *Microcarpus*, einem Teil von *Nageia* und vor allem bei *Eupodocarpus*, also — wie mir scheint — immer nur bei solchen Infloreszenzen, die höchstens zweiblütig sind, schwellen die Basen sowohl der fertilen wie der sterilen Brakteen an und bilden das „Receptaculum“ genannte Gewebe, das in der Frucht-

reife fleischig und rot wird und dessen untere Grenze durch warzige Erhöhungen gebildet wird. Gibbs untersuchte diese Erhöhungen und deutete deren Funktion als Wasserspeicher. In manchen Fällen, stets nur bei freier Braktee und mangelnden warzigen Erhöhungen auf dem Receptaculum, findet sich am apicalen Ende der Fruchtschuppe ein eigentümlicher stumpfer Fortsatz; Miß Gibbs schließt aus der anatomischen Beschaffenheit, daß der stumpfe Fortsatz die Funktion der fehlenden Warzen übernommen habe.

Auch hier ist es der Gefäßbündelverlauf, der die Homologisierung des „Epimatiums“ mit der Fruchtschuppe der Abietaceen und Cupressaceen rechtfertigt. Stets tritt aus der Zapfenachse ein normales Bündel in die Braktee bis in deren Spitze, gleichgültig ob dieselbe ganz frei oder von der Fruchtschuppe emporgehoben ist (Abb. 12, Fig. 1, 4 und 8). Meist sind es 2 Mestome, die sich ganz getrennt vom Deckblattbündel von der Stele der Zapfenrhachis lösen und auf der Dorsalseite der Fruchtschuppe hinaufziehen; hiebei drehen sie sich so, daß sie zum Brakteenbündel konzentrisch oder invers orientiert sind, wie es stets in der Zapfenschuppe der Abietaceen und Cupressaceen der Fall ist. Oberhalb der Chalaza, in welche Bündel abgegeben werden, wenden sie sich nun meist auf der Rhachisseite abwärts, wobei sie sich öfters in mehrere Stränge auflösen. Der Querschnitt durch die Blüte zeigt daher nur auf der Brakteenseite die aufsteigenden, sonst überall die absteigenden Bündel. Sie alle kehren ihre Hadromseite nach außen, das Phloem dem Ovulum zu. Dies ist für die Ernährung des letzteren von größter Wichtigkeit, denn in manchen Fällen (*P. ferruginea* und *vitiensis*) treten von hier aus Phloemstränge ins Integument, ja der Nucellus wird von diesen förmlich eingehüllt — ein im Kreise rezenter Koniferen einzig dastehendes, nach meiner Meinung sicher als primitiv zu bezeichnendes Verhalten.

Wir sehen also, daß sowohl die Zeit als der Ort der Entstehung des Epimatiums sowie auch der Leitbündelverlauf für die Homologisierung desselben mit der Fruchtschuppe spricht. Wir brauchen uns nur bei einer *Pinus*-Blüte die Fruchtschuppe umgebogen und ein Ovulum einhüllend zu denken; es entsteht sowohl der Bündelverlauf als die äußere Morphologie der *Podocarpus*-Blüte. Ich nenne diese Form der Fruchtschuppe die *podocarpoide*; sie kann sowohl vom Deckblatt frei sein als auch dieses emporheben.

Miß Gibbs betont, das Epimatium besitze Mesophyll, Hypoderm und Epidermis wie das Blatt; aber auch die junge Fruchtschuppe der Abietaceen und Cupressaceen besitzt ein ähnliches Gewebe, bevor Verholzung eintritt.

Vergleichen wir die bis jetzt besprochenen Taxaceen, so finden wir, daß deren Fruchtschuppe entweder nur einseitig entwickelt ist, wie bei *Saxegothaea*, *Microcachrys* und *Dacrydium*, oder einseitig bevorzugtes Wachstum besitzt wie bei *Podocarpus*; in all diesen Fällen ist eine Zygomorphie der Fruchtschuppe eingetreten. Bei *Phyllocladus* hingegen finden wir eine völlig regelmäßige Ausbildung des samenumhüllenden Gewebes wie bei den eigentlichen Taxoideen. Es ist sehr interessant zu sehen, daß diese Gattung, die in so vielen Beziehungen eine Mittelstellung zwischen Podocarpoideen und Taxoideen

einnimmt, auch in der Morphologie der Fruchtschuppe einen Übergang zwischen beiden Unterfamilien bildet.

Phyllocladus alpinus (Abb. 13, Fig. 1—3) wurde in den letzten Jahren von Robertson, Kildahl und Young beschrieben.

Dieser Baum trägt je 1—2 gestielte weibliche Zapfen in den Achseln von Schuppenblättern, oft paarig, an der Seite der Phyllocladien. Ein solcher Strobilus besteht aus 6—8 fleischigen Schuppen, deren jede ein aufrechtes Ovulum in ihrer Achsel trägt. Das Integument ist dreischichtig und besitzt zwischen zwei fleischigen Gewebepartien eine steinige Schicht. Bedeutend später als dieses Integument entsteht an seiner Basis eine zweite Hülle, welche das Ovulum ringförmig umschließt, wie es bei *Taxus* der Fall ist; die äußere Hülle deute ich wie das Epimatium der anderen Podocarpoideen als Fruchtschuppe.

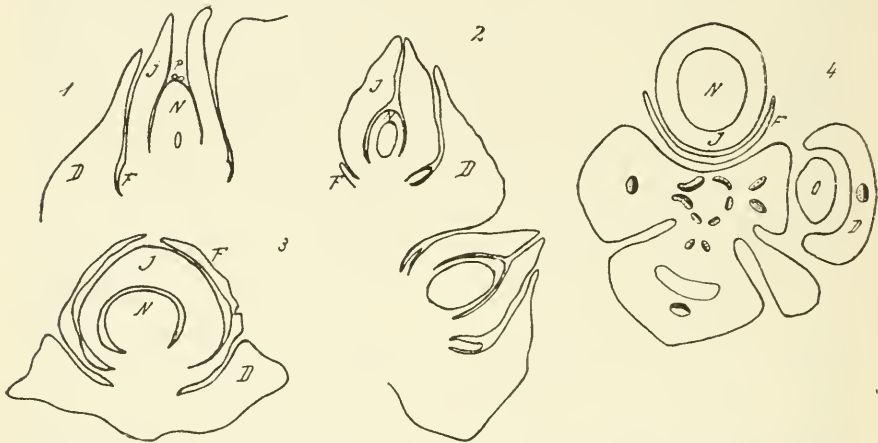
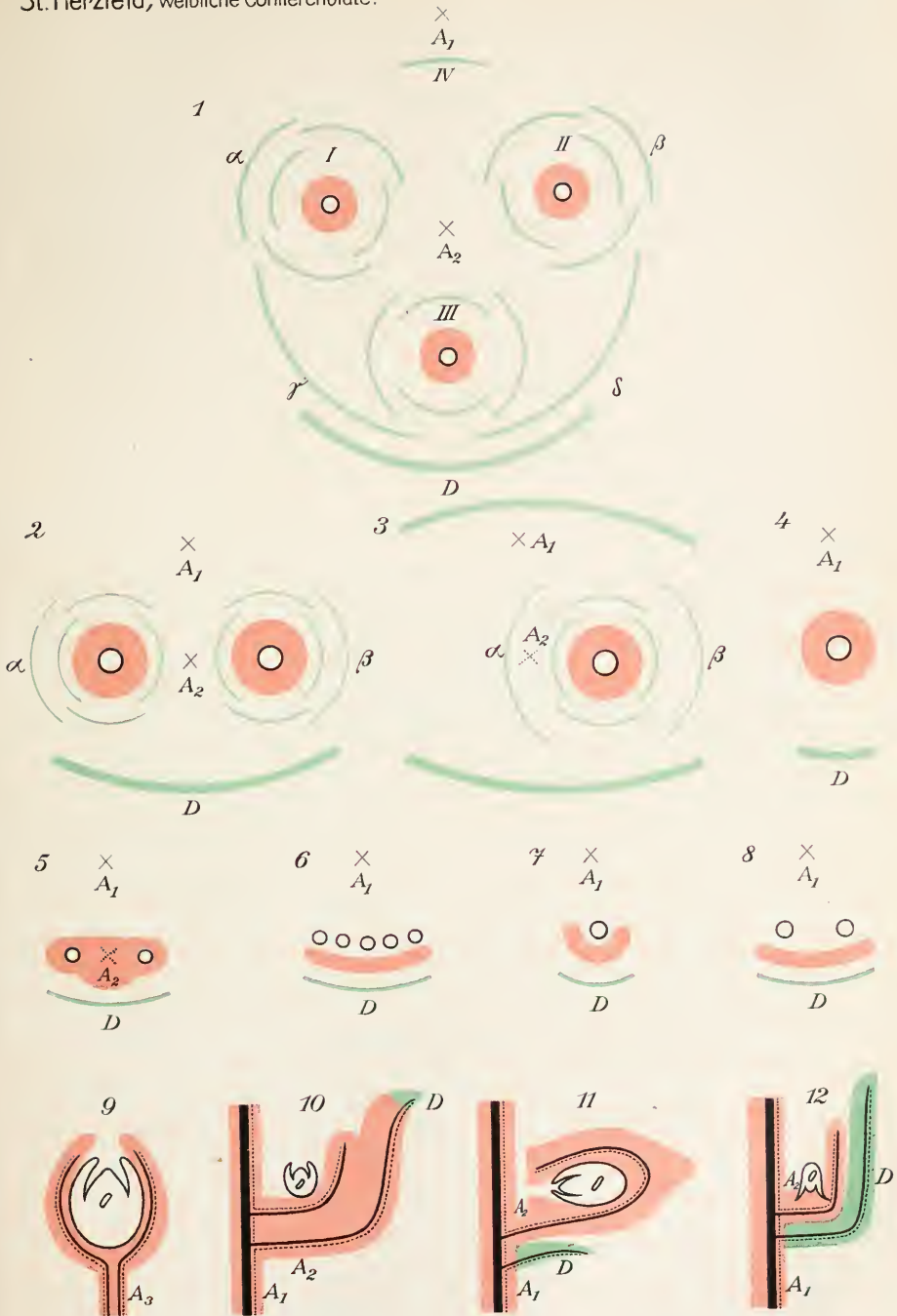


Abb. 13, Fig. 1—4: *Phyllocladus*. In sämtlichen Figuren bedeutet *D* = Deckblatt, *F* = Fruchtschuppe, *I* = Integument, *O* = Ovulum, *N* = Nucellus, *P* = Pollenkörner. In den Leitbündeln bedeutet der punktierte Teil das Phloem. — Fig. 1—3: *Phyllocladus alpinus*; Fig. 1: Längsschnitt durch eine Blüte im Zustand der Pollination; die Fruchtschuppe ist im Anfangsstadium; Fig. 2: Längsschnitt durch einen Zapfen; Fig. 3: Längsschnitt (offenbar tangential) durch eine ältere Blüte. — Fig. 4: *Phyllocladus glaucus*; Querschnitt durch ein Zapfchen; da die Blüten schief zur Hauptachse sitzen, wird die ringförmige Fruchtschuppe nicht zur Gänze durchschnitten; die aus der Stele in die Blüte tretenden Leitbündel orientieren sich invers zum Deckblattbündel. — Fig. 1 nach Young, Fig. 2 und 3 nach Kildahl, Fig. 4 nach Sinnott.

Nachdem bei *Phyllocladus* die Fruchtschuppe erst einige Monate nach der Ausbildung des Ovulums entstanden ist, wächst sie eine Weile sehr rasch und umschließt die Samenanlage wie ein Becher (Abb. 13, Fig. 1—3); dann aber bleibt sie in der Entwicklung im Vergleich zum Ovulum zurück, so daß letzteres schließlich mit seiner oberen Hälfte aus der Hülle herausragt.

Die bis jetzt veröffentlichten Untersuchungen betonen, daß Leitbündel nur in die Basis des Ovulums treten und das Integument von ihnen freibleibt; über den Verlauf in der Fruchtschuppe erfahren wir nichts.



THE HISTORY
OF THE
MINISTRY OF AGRICULTURE

Dieselbe Actinomorphic der Fruchtschuppe wie bei *Phyllocladus* ist in vollkommener Art bei *Torreya* und *Taxus* zu finden; ich wähle daher für diesen vierten Typus die Bezeichnung taxoide Fruchtschuppe.

Bei der Besprechung der Taxoideen gehe ich von *Torreya* aus, die mir als die ursprünglichste Gattung erscheint; Agnes Robertson sowie Coulter und Land haben *Torreya californica*, resp. *taxifolia* beschrieben, während von Oliver Untersuchungen über *Torreya nucifera* vorliegen; ich habe mich bemüht, bei *Torreya grandis* den Bündelverlauf im Arillus festzustellen (Abb. 14, Fig. 1—5).

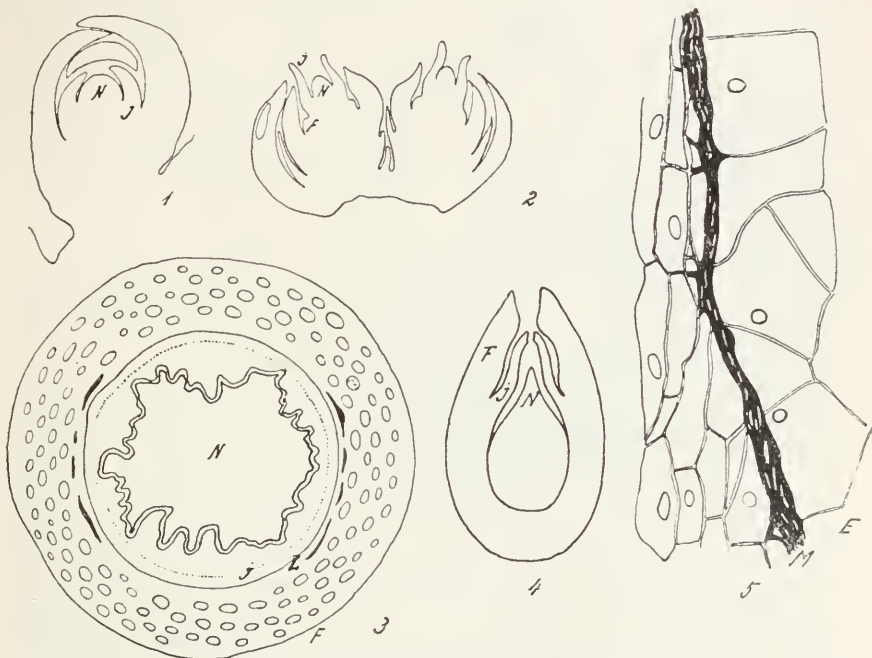


Abb. 14, Fig. 1—5: *Torreya*. In allen Figuren bedeutet N = Nucellus, I = Integument, F = Fruchtschuppe, L = Leitbündel, M = Megasporenmembran, E = Endosperm. — Fig. 1: *Torreya taxifolia*; Längsschnitt durch eine junge Blüte; Fruchtschuppe noch nicht angelegt. — Fig. 2: *Torreya californica*; Längsschnitt durch ein junges Zapfchen: Fruchtschuppe im Entstehen. — Fig. 4: *Torreya grandis*; Längsschnitt durch eine erwachsene Blüte. — Fig. 3: *Torreya nucifera*; Querschnitt durch die untere Hälfte der Blüte; in der Fruchtschuppe zahlreiche Harzkanäle und 2 Gruppen von Leitbündeln; im Nucellus „ruminiertes“ Endosperm. — Fig. 5: *Torreya grandis*; Querschnitt durch einen Teil des Nucellus, um die mehrschichtige Megasporenmembran zu zeigen. — Fig. 1 nach Coulter and Land, Fig. 2 nach Robertson, Fig. 3 nach Oliver, Fig. 4 und 5 Original.

An den Zweiglein jüngster Ordnung sitzt in den Achseln der unteren Laubblätter je ein kleines Zapfchen; jedes derselben hat eine äußerst verkürzte Achse; die lateralen Vorblätter desselben sind die Tragblätter von je einem kurzen Blütenpross, welcher zwei dekussierte Blattpaare und eine (vielleicht nur scheinbar) endständige Blüte trägt (Tafel X, Fig. 2). Ich habe bei *Torreya grandis* (das Material verdanke

ich der Liebenswürdigkeit des Herrn J. Brunnthaler) ein zweites, median sitzendes Paar von Blüten sprossen gesehen, von denen das der Rhachis zugewendete bis auf ein Blättchen reduziert war — vermutlich aus Raummangel (Tafel X, Fig. 1); Coulter und Land haben in sehr seltenen Fällen bei *Torreya taxifolia* sogar drei Blütenpaare an einem Zäpfchen beobachtet.

Jede Blüte selbst besteht aus einem aufrechten Ovulum mit mehrschichtiger Megasporenmembran (Abb. 14, Fig. 5); nur im obersten Teil ist der Nucellus vom Integument frei; tiefer unten folgt eine Zone, in der diametral gelegene Verwachsungsstellen zwischen Integument und Nucellus zu beobachten sind, erst in der Tiefe folgt die ringförmige Vereinigung mit dem Integument; fünf Monate nach der Ausbildung des Integuments entwickelt sich eine regelmässige, becherförmige Hülle, welche gewöhnlich „Arillus“ genannt wird und die wir als taxoide Fruchtschuppe bezeichnen (Abb. 14, Fig. 1, 2, 4). In diese treten aus der Achse zwei Bündel, die sich diametral einstellen (Abb. 14, Fig. 3), und zwar in jenen Durchmesser, welcher die oben erwähnte Verwachsungsstelle von Integument und Nucellus halbiert. (Derselbe Verlauf des Gefäßbündels findet bei *Juglans* statt!)

Diese zwei Bündel kehren wie bei *Podocarpus* ihr Xylem nach außen, ihr Phloem zentral dem Nucellus zu; sie lösen sich in mehrere Stränge auf, die aber kurz oberhalb der Insertion des Ovulums enden.

Auch hier stimmen also Zeit und Ort der Entstehung sowie Bündelverlauf mit den anderen Fruchtschuppentypen überein.

Taxus ist in der Morphologie der Blüte und speziell der Fruchtschuppe mit *Torreya* identisch; es ist hier nur in der Infloreszenz eine Vereinfachung eingetreten. Die Teilinfloreszenz von *Torreya*, das Zäpfchen mit seinem Blütenpaar (die Fälle mit 2—3 Blütenpaaren sind nicht die Regel) ist auf eine einzige Blüte reduziert worden, ja auch die Zahl der Teilinfloreszenzen selbst ist in der Regel auf eins gesunken, wenn auch ab und zu zwei, ja gar drei derselben gesehen wurden; stets aber ist die Endknospe des Hauptsprosses zu finden, sie wird nur in den Fällen mit Entwicklung einer einzigen Blüte zur Seite gedrängt (Abb. 15, Fig. 1 und 2, Tafel X, Fig. 2). Auch hier wird der Arillus mehrere Monate nach völliger Entwicklung des Ovulums angelegt.

Cephalotaxus können wir uns leicht aus *Torreya* durch Reduktion entstanden denken (Abb. 15, Fig. 3 und 4, Tafel X, Fig. 5); wenn in einer Teilinfloreszenz von *Torreya* eine Stauchung der beiden Sprossachsen auftritt, wobei auch die Blattpaare von denselben verschwinden, gelangen beide Blüten in die Achsel des Infloreszenztragblattes; dieses funktioniert nun als Blütenbraktee und die Blüte hat auf diese Art ihre zwei Ovula erhalten, welche zwei reduzierten *Torreya*-Blüten homolog sind; der Arillus konnte aus Raummangel nur mehr als gemeinsame Schwellung beide Samenanlagen an der Basis umgeben. Diese Auffassung findet eine Unterstützung in dem Umstand, daß ab und zu eine *Cephalotaxus*-Blüte ein zweites, median inseriertes Ovulumpaar entwickelt — dies entspricht einer Entstehung durch Stauchung eines *Torreya*-Zäpfchens, das vierblütig war.

Worsdell beschreibt den Bündelverlauf (Abb. 15, Fig. 4); ein Bündel versorgt das Deckblatt, oberhalb desselben treten wie bei allen

Koniferen zwei invers orientierte Stränge in die Blüte und versorgen schließlich das Ovulum.

Zusammenfassung.

Wir sehen in der ganzen Ordnung der Koniferen die weiblichen Blüten in zusammengesetzten oder einfachen Infloreszenzen stehen, die

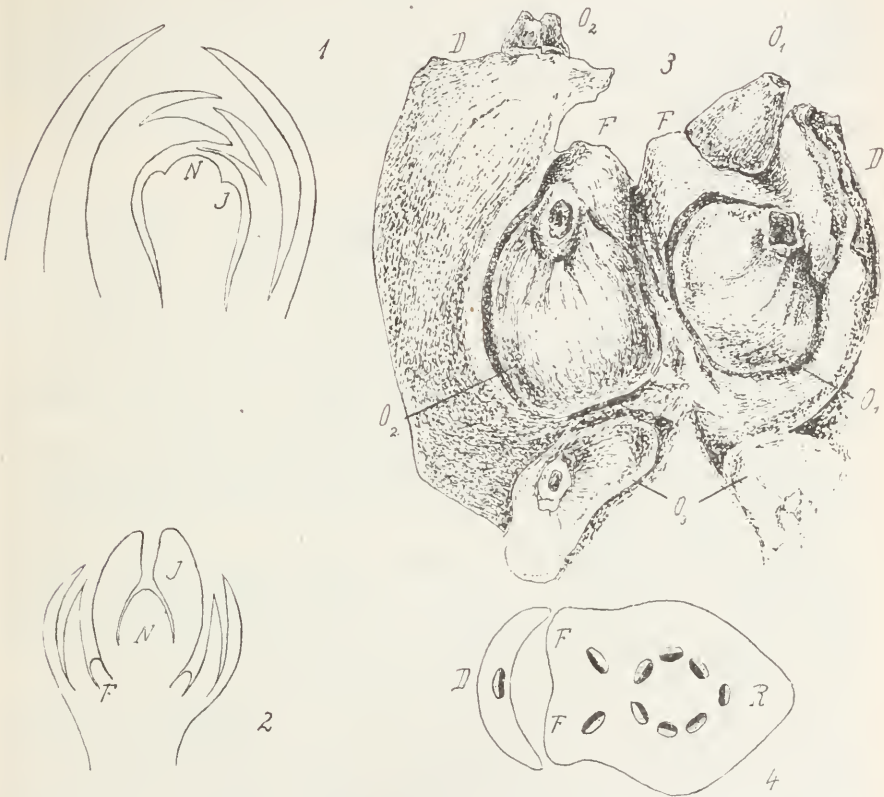


Abb. 15, Fig. 1—4. *Taxus* und *Cephalotaxus*. In allen Figuren bedeutet *N* = Nucellus, *I* = Integument, *O*₁ = oberstes Ovulumpaar, *O*₂ = 2. Ovulumpaar, *O*₃ = 3. Ovulumpaar, *D* = Deckblatt, *F* = Fruchtschuppe, *R* = Rhachis. — Fig. 1—2: *Taxus baccata*; Fig. 1: Längsschnitt durch eine sehr junge, Fig. 2 durch eine ältere Blüte. — Fig. 3: *Cephalotaxus Harringtonia* (= *pedunculata*); junges Fruchtzäpfchen. — Fig. 4: *Cephalotaxus* sp.; Querschnitt durch Rhachis und Blüte samt Deckblatt unterhalb der Insertion des Ovulums. — Fig. 1 und 2 nach Jäger, Fig. 4 nach Sinnott, Fig. 3 Original.

aber auch bis auf eine Blüte verarmen können. Stets beobachten wir in jeder Blüte ein Deckblatt, aufrechte oder umgewendete Ovula in

wechselnder Zahl und ein Schutzorgan. Dieses ist in der ganzen Ordnung ein Homologon. Ich halte es daher für angezeigt, von der dreifachen Bezeichnung Arillus, Epimatium und Fruchtschuppe die beiden ersteren aufzugeben. Die Fruchtschuppe entsteht stets später als das Ovulum, unterhalb desselben, als Achsenwucherung und zeigt einen charakteristischen Gefäßbündelverlauf: aus der Hauptachse treten oberhalb des Brakteenbündels zwei Stränge, die sich zu ersterem invers oder konzentrisch stellen, in seltenen Fällen kurze Zeit mit diesem zu einem konzentrischen Bündel vereinigt sind; sie ziehen dann getrennt durch die Fruchtschuppe und versorgen die Ovula, denen stets die Phloemseite der Bündel zugekehrt ist; sicher spielt hier das ernährungsphysiologische Moment eine Rolle und veranlaßt die Drehung der Fruchtschuppenbündel, bis deren Leptom den Samenanlagen zunächst liegt. Die weiblichen Blüten aller Koniferen zeigen also einen ähnlichen Bauplan, so daß wir die Gruppe als eine monophyletische bezeichnen können.

Wir sehen vier deutliche Typen von Fruchtschuppen, deren eine actinomorph und drei zygomorph sind:

1. Die taxoide Schuppe (Tafel X, Fig. 9) ist actinomorph; sie umgibt das aufrechte Ovulum als regelmäßige, becherförmige Hülle und ist sowohl den Taxoideen als *Phyllocladus* eigen, welche letztere in systematischer Hinsicht eine Zwischenstellung zwischen Taxoideen und Podocarpoideen einnimmt. Die Actinomorphie ist mit der Stellung der Blüte in Zusammenhang; diese sitzt (wenn auch nur scheinbar) am Ende einer Achse; auch bei *Phyllocladus*, dessen Einzelblüten radienartig von einem Zentrum auszustrahlen scheinen, kann man von Endständigkeit sprechen. Die taxoide Schuppe wird in der Reife fleischig.

2. Die podocarpoide Schuppe (Tafel X, Fig. 11) ist zygomorph; sie umhüllt das Ovulum und wendet dieses um, indem sie einseitig bevorzugtes Wachstum zeigt; diese Zygomorphie ist im Zusammenhang mit der lateralen Blütenstellung.

Die weite Entfernung der Blüten voneinander, respektive deren geringe Zahl, bedingt eine vergrößerte Schutzbedürftigkeit des Ovulums, woraus sich die gänzliche Umhüllung desselben durch die Fruchtschuppe ergibt. Diesen Typus weist *Podocarpus* mit seinen 60 Arten auf. Auch diese Fruchtschuppe wird in der Reife fleischig.

Der 3. und 4. Typus, der cupressoide und abietoide (Tafel X, Fig. 10 und 12), ist ebenfalls zygomorph, da die Blüten seitenständig sitzen; aber durch das enge Zusammenrücken zu einem Zapfen wird der Schutz auf der Innenseite der Blüten zum Teil durch die Zapfenachse, zum Teil durch die Nachbarblüten übernommen; wir sehen daher die Fruchtschuppe alle Übergänge von der Halbringform bis zur völligen Abflachung durchmachen. Der cupressoide Typus ist vom abietoiden dadurch unterschieden, daß die Sproßachsen der einzelnen Blüten auch unterhalb der Ovula sich an der Wucherung beteiligen, die nach der Bestäubung eintritt; dabei werden durch interkalares Wachstum sowohl die Ovula wie die Braktee emporgehoben; manchmal entstehen auch Wucherungen an der Unterseite der Sproßachse — in einzelnen Fällen ist es zwar zu einer Verdickung der Sproßachse, aber gleichzeitig zu einer Reduktion der Fruchtschuppe gekommen. Die cupressoide Fruchtschuppe wird in der Reife bei einer Reihe von Gattungen fleischig. Sie

wird von folgenden Gattungen, respektive Gruppen, ausgebildet; *Dacrydium*, *Microcachrys*, *Saxegothaca*, Cupressaceen und Araucarien. Im 4. Typus, im abietoiden, beteiligt sich die Sproßachse der Einzelblüte unterhalb der Samenanlagen an der Wucherung nicht, daher die Fruchtschuppen und Brakteen getrennt an einem kurzen Stiel sitzen. Nur Abieteen im engeren Sinne und Cunninghamieen haben diesen Typus. Diese Schuppe wird nie fleischig.

Die Entstehungsgeschichte der Fruchtschuppe.

Fragen wir uns nun, wieso die Koniferen zu dieser so originell scheinenden Bildung gekommen sind, so müssen wir uns vor allem die ältesten bekannten Ovula ansehen. Diese finden wir nach unseren heutigen Kenntnissen in der Klasse der Cycadofilicinen.

Hier treten zum erstenmal an Stelle von Soris einzelne Megasporangien auf, die wir Ovula nennen; diese sitzen entweder auf der Unterseite von Farnfiederchen (z. B. *Pecopteris Plukenetii*) oder an Stelle einzelner solcher Fiederchen an gewöhnlichen Wedeln (z. B. *Aneimites fertilis*) oder am Ende von umgewandelten Farnwedeln (z. B. *Lagenostoma*); jedes Ovulum besteht aus Nucellus, Integument und meistens unterhalb desselben aus einer äußeren Hülle, Cupula genannt (Abb. 16, Fig. 1—3).

Der Nucellus mit seiner Megasporenmembran stimmt im Bau mit dem der rezenten Gymnospermen überein; etwas verschieden ist die Form und Entstehung der Pollenkammer. Einen größeren Unterschied zeigt das Integument, das in den genauer bekannten Fällen aus mehreren Septen zusammengesetzt ist.

Mir ist die Meinung der Miß Benson sympathisch, das einzelnstehende Makrosporangium, das Ovulum, könne aus einem Sorus nur durch Sterilwerdung der äußeren Sporangien entstanden sein. Renault hat tatsächlich einen solchen Fall bei *Botryopteris* beschrieben, bei welchem mehrere Sporangien von einer Hülle umgeben sind, die aus sterilen und höchst modifizierten Sporangien gebildet ist. So meint Miß Benson, daß auch in den ältesten Ovulis der Nucellus einem fertilen Megasporangium entspricht, während das Integument aus sterilen Sporangien zusammengesetzt ist. Ihre Auffassung stützt sie auf die Kammerung des Integuments sowie auf die teilweise Verwachsung desselben mit dem Nucellus, andererseits auf das häufig vorkommende Freiwerden der Septen im obersten Teil: die Sporangien von *Telangium Scotti*, welche sie beschreibt, sind wie die Septen eines *Physostoma*-Integuments am apikalen Ende frei. Noch bei *Bennetites Morieri* kann man im Integument vier Kammern unterscheiden; hier kann man wohl diesen keine physiologische, hingegen nur mehr phylogenetische Bedeutung beimessen.

Die Cupula, die zweite Hülle des Ovulums, die — wie ich glaube — nur bei jenen Samen deutlich entwickelt ist, welche frei am Ende von Petiolen sitzen, ist wohl mit dem sterilen Teil des Makrosporophylls zu homologisieren, vielleicht mit dem Indusium.

Diese Cupula war um so nötiger, je weniger geschützt die Stellung des Ovulums war; hingegen wurde sie bei den Bennetitinen überflüssig,

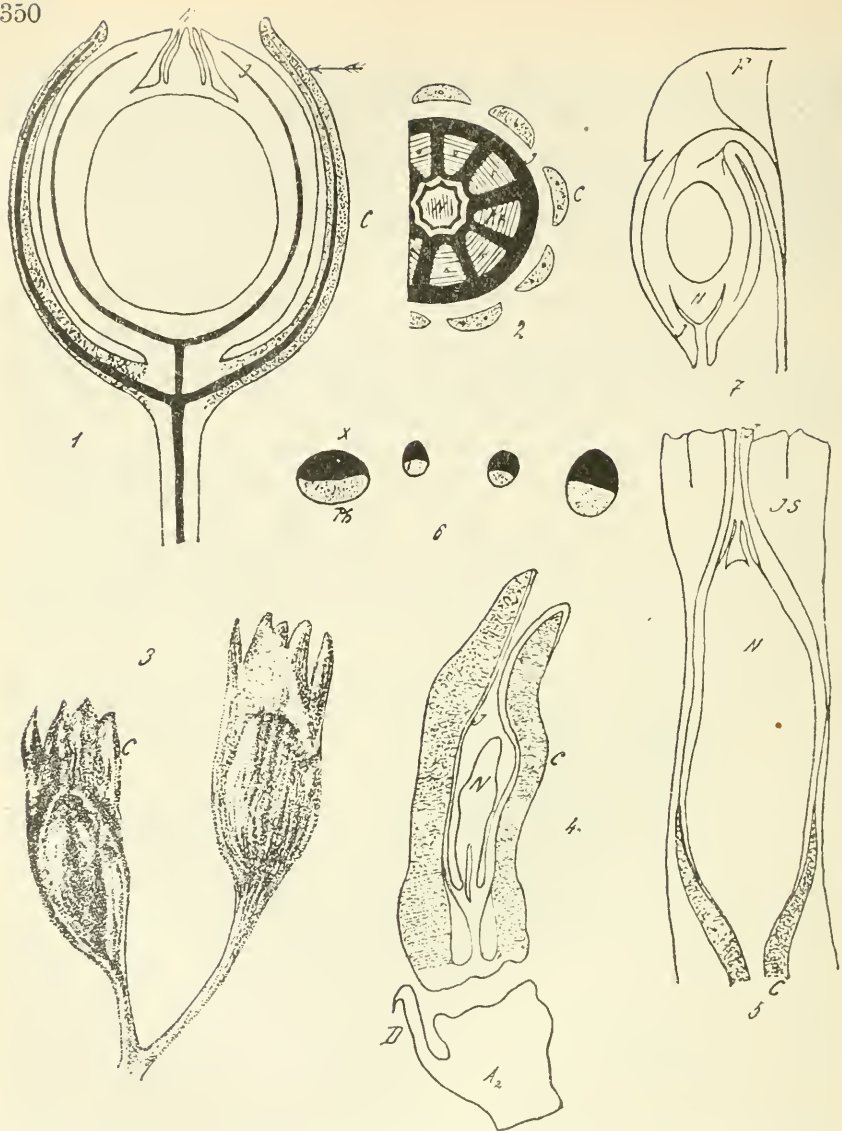


Abb. 16, Fig. 1–7: Cycadofillicien, Cordaitinen, *Cycas* und *Cycadeoidea*. In sämtlichen Figuren bedeutet *C* = Cupula, *I* = Integument, *K* = Kammer im Integument, *N* = Nucellus, *F* = Fruchtblatt, *D* = Deckblatt, *JS* = Interseminalschuppe, *A*₂ = Achse 2. Ordnung, *X* = Xylem, *Ph* = Phloem. — Fig. 1–2: *Lagenostoma Lomaxi*; Fig. 1: Längsschnitt; Fig. 2: Querschnitt an der durch den Pfeil in Fig. 1 bezeichneten Stelle; das Integument ist gekammert und besitzt in jeder Kammer ein Leitbündel. — Fig. 3: *Lagenostoma Sinclairi*. — Fig. 4: *Cordaitanthus Williamsoni*; Samenanlage mit 2 Hüllen, deren innere dem Integument, deren äußere wahrscheinlich der Cupula entspricht. — Fig. 5: *Cycadeoidea Wielandi*; eine Samenanlage zwischen 2 Interseminalschuppen; der punktierte Teil, aus „Rindenzellen“ bestehend, wird von Wieland als Cupularest aufgefaßt. — Fig. 6: *Stangeria paradoxa*; Leitbündelanordnung im Stiel des Sporophylls. — Fig. 7: *Bowenia spectabilis*; Längsschnitt durch ein halbes Sporophyll mit Wucherung und Samenanlage; zeigt den Bündelverlauf. — Fig. 1 und 2 nach Oliver, Fig. 3 nach Arber in Scott, Fig. 4 nach Renault (Fig. 1, 2 und 4 in Coulter and Chamberlain), Fig. 5 nach Wieland, Fig. 6 nach Worsdell, Fig. 7 nach Kershaw.

als die Ovula so dicht an einem Zapfen angeordnet waren, daß einzelne derselben steril werden mußten; diese übernahmen als Interseminalschuppen die Schutzfunktion. Wieland sieht bei den Ovulis der Cycadeoideen in der „Rindenschicht“ an der Basis der Samen den letzten Rest der Cupula (Abb. 16, Fig. 5).

Bei den Cycadinen stehen die Ovula im Gegensatz zu den Cycadofilicinen und Ginkgoinen nicht am apikalen Ende der Sporophylle, sondern am Basalteil derselben. Auch hier sehen wir einen Versuch, den Ovulis nebst dem Integument eine zweite Hülle zuteil werden zu lassen; da entstehen eigentümliche Wucherungen an der Basis des Integuments unterhalb desselben, die aber von letzterem völlig frei sind und — nach Goebel — denselben Charakter haben wie das Fruchtblatt, also diesem angehören. Auch hier können wir beobachten, wie diese Wucherung in dem Maße an Größe abnimmt, als der Schutz durch die Lage des Ovulums vermehrt wird; bei den verschiedenen Spezies der Gattung *Cycas* fehlt sie nur *Cycas Normanbyana*, bei der die Ovula tief an die Basis der dicht gedrängten Sporophylle herabgedrückt sind; bei den Cycadinen mit Fruchtzapfen besitzt *Dioon*, das den lockersten Aneinanderschluß von Fruchtblättern aufweist, die größte Wucherung unterhalb der Ovula.

Ab und zu wird der Versuch gemacht, diese Wucherung unterhalb des Ovulums mit der Fruchtschuppe der Koniferen zu homologisieren und letztere schon dadurch für den Teil eines Fruchtblattes zu erklären. Von all den andern bereits besprochenen Gegenbeweisen abgesehen, will ich hier das Wesentlichste anführen, das als Ergebnis der Untersuchungen des Cycadeenfruchtblattes (von Stopes, Worsdell, Kershaw u. a.) feststeht.

Da sehen wir, daß der scheinbare Stiel des Makrosporophylls fast immer schon die Leitbündel in einer Ebene angeordnet aufweist, wie es einem Blatt entspricht (Abb. 16, Fig. 6). In seltenen Fällen, wo zwei Parallelreihen Bündel ins Sporophyll treten, sind diese im gleichen Sinn orientiert und nicht invers, wie es für die Schuppe der Koniferen charakteristisch ist. Die Versorgung der am Rande sitzenden Ovula übernimmt das jeweilig äußerste Bündel, doch sendet es stets auch Abzweigungen in den sterilen Teil des Blattes, was bei Koniferen nie der Fall ist (Abb. 16, Fig. 7).

Eine ähnliche, aber bedeutend reduzierte Wucherung unterhalb der Samenanlagen zeigen die Ginkgoinen; dies hängt wohl mit der größeren Reduktion des Fruchtblattes zusammen, die dem abgeleiteteren Typus entspricht.

Bei den Cordaitinen (Abb. 16, Fig. 4) sehen wir am Zapfen gestielte Samenanlagen in den Achseln langer Brakteen; sie besitzen um den Nucellus eine doppelte Hülle: ein Integument und eine mit diesem teilweise verwachsene äußere Hülle, die mit der Cupula homologisiert werden kann.

Daß die Wucherung unterhalb des Ovulums bei Cycadinen und Ginkgoinen dem Fruchtblatt angehört, ist als sicher anzunehmen. Die Fruchtblattnatur der Cupula von Cycadofilicinen ist aus dem höheren Alter dieser Pflanzen und aus ihrer noch näheren Verwandtschaft mit den Primofilicinen höchst wahrscheinlich.

Wenn es heute auch noch nicht möglich ist zu entscheiden, ob die Koniferen von einer der eben erwähnten Klassen direkt abzuleiten sind oder ob sie nur gemeinsame Stammeltern haben, ist ihre nahe Verwandtschaft sowohl zu den Cycadinen wie Ginkgoïnen und Cordaitinen jedenfalls erwiesen.

Bei den Koniferen sehen wir nun den sterilen Teil des Fruchtblattes — zumindest im völlig ausgebildeten Ovulum — gänzlich verschwunden; da das Ovulum aber auch hier noch eines größeren Schutzes bedarf als jener ist, welchen das Integument liefern kann, entsteht als Novum eine Wucherung der Sproßachse zweiter Ordnung, welche sowohl die Braktee wie die zugehörigen Ovula trägt. Diese Wucherung ist in der ganzen Klasse homolog und wir nennen sie Fruchtschuppe.

Die ältesten Koniferen dürften wohl den Charakter einer *Torreya* mit reichblütiger Infloreszenz besessen haben; die Fruchtschuppe war daher wie bei unseren heutigen *Torreya*-Spezies aktinomorph, da die Blüten am Sproßende saßen, und becherförmig; wir nennen sie eine taxoide Schuppe; auch die einblütige *Taxus*-Pflanze weist eine solche auf.

Durch Stauchung der nur zweiblütigen *Torreya*-Infloreszenz können wir uns die *Cephalotaxus*-Blüte mit ihren zwei Ovulis entstanden denken, wobei der Platzmangel auf der Rhachisseite bewirkte, daß die Fruchtschuppe an der Innenseite unterdrückt wurde und eine zygomorphe Ausbildung erlangte. Eine Stauchung von reichblütigen *Torreya*-Infloreszenzen führte zu den Blüten der Cupressaceen mit zahlreichen Ovulis; hier bildete sich die cupressoide Schuppe mit ihrer kräftig entwickelten Schuppenachse aus.

Die ursprünglichen Typen der Podocarpeen sind vielblütig. Im Zusammenhang mit der seitlichen Anordnung der Blüten steht die Zygomorphie ihrer Schuppe, welche wir die podocarpoide nennen; diese kann durch einseitig gefördertes Wachstum aus der taxoiden Schuppe der *Torreya*-Vorfahren entstanden sein. Indem die den Blüten gemeinsame Zapfenachse gestaucht wurde, schlossen die Blüten dicht zusammen und benötigten nur mehr an der Außenseite des Schutzes; so entstand wohl die abgeflachte abietoide Schuppe der Abietaceen.

Ich sehe also in der Cupula der Cycadofilicinen und Cordaitinen sowie in der Wucherung des Fruchtblattes bei Cycadinen und Ginkgoïnen nur eine Analogie, aber keine Homologie der Koniferenfruchtschuppe; letztere ist aus der Achse des Blüten sprosses entstanden.

Die Homologie der männlichen und weiblichen Koniferenblüte.

Sowohl von den Gegnern wie von den Verteidigern der Infloreszenztheorie wird die Homologie der männlichen und weiblichen Koniferenblüte als Beweismaterial herangezogen; daher ist es unbedingt nötig, daß ich mich auch mit dieser Frage beschäftige.

Ich bespreche erst einige der zahlreichen Fälle, bei denen die Homologisierung für die Infloreszenzauffassung des weiblichen Blütenzapfens spricht.

Das schönste Beispiel liefert wohl *Pinus*. Diese Gattung trägt entweder am Gipfeltrieb — oder an der Spitze eines anderen heurigen Sprosses und Langtriebes — im Kreise angeordnete weibliche Blütenzapfen; statt solcher können aber auch vegetative Langtriebe auftreten, daher entspricht der Zapfen einem Langtrieb; die männlichen Blüten hingegen „entspringen in großer Anzahl an Stelle von Kurztrieben an den unteren Schuppenblättern eines Jahrestriebes, welcher am oberen Ende weiter fortwächst und nadeltragende Kurztriebe hervorbringt“ (Kirchner, Loew und Schröter). Es entspricht daher im männlichen Geschlecht erst die Infloreszenz einem Langtrieb, während im weiblichen Geschlecht dies bei jedem einzelnen Blütenzapfen der Fall ist; daher ist hier der weibliche Zapfen mit einer männlichen Infloreszenz zu homologisieren.

Daß auch bei *Larix* der weibliche Blütenzapfen einem Langtrieb entspricht, sieht man an der berühmten Schlangenalärche bei Rottenmann (Steiermark). Dieser Baum bringt keine seitlichen Langtriebe an den Zweigen hervor — er trägt auch nur männliche, aber keine weiblichen Blüten. (Auf diese beiden Beispiele hat mich Herr Hofrat von Wettstein aufmerksam gemacht.)

Aus der Familie der Cupressaceen liefert *Cryptomeria* ein schönes Beweismaterial. Hier sitzen die weiblichen Zapfen endständig an Zweigen, während die männlichen Blüten in dicht gedrängten Ähren andere Zweige abschließen — auch hier spricht die Homologie der Blüten beiderlei Geschlechts für die Infloreszenzauffassung. Diese wird weiters durch einen teratologischen Fund im Botanischen Garten der Harvard-Universität unterstützt; an durchwachsenen Zapfen trug der oberhalb der weiblichen Blüten stehende Sproß in der Achsel von Nadeln männliche Blüten; hier kann man direkt jede einzelne männliche Blüte mit dem Gebilde in der Achsel eines *Cryptomeria*-Deckblattes im Zapfen homologisieren.

Aus der Familie der Taxaceen will ich nur *Taxus* hervorheben, der normalerweise sowohl einzeln stehende männliche wie weibliche Blüten besitzt. In ungewöhnlichen Fällen entwickeln sich zwei bis drei weibliche Blüten an einem Zäpfchen; dem entspricht das ungewöhnliche Auftreten von dreiblütigen männlichen Infloreszenzen an einem *Taxus* auf der Reisalpe, den Fritz v. Wettstein entdeckte.

Diesen Beispielen gegenüber lassen sich andere Fälle anführen, welche die entgegengesetzte Meinung (die Blütenauffassung des Zapfens) unterstützen, wenn man homologisiert.

Da gibt es 1. Koniferen, die im männlichen Geschlecht eine Einzelblüte, im weiblichen einen Blütenzapfen endständig tragen; hieher gehört z. B. *Thujaopsis dolabrata*, *Libocedrus decurrens*, *Thuja occidentalis* etc.; 2. gibt es solche, die am Ende der Zweige sowohl mehrere männliche Blüten wie an anderen Zweigen mehrere weibliche Zapfen tragen; ich erwähne *Cunninghamia sinensis*.

Beide Typen ergeben bei Homologisierung den Schluß, der weibliche Zapfen entspreche einer einzelnen männlichen Blüte, sei also selbst eine Einzelblüte.

Was will man aber mit der Homologisierung bei *Taxodium distichum* anfangen, dessen männliche Blüten dicht in Rispen sitzen, während die Zapfen einzeln von kurzen Zweiglein getragen werden?

Ferner kommt es vor, daß zwei Arten derselben Gattung verschiedene Blütenanordnung zeigen; z. B. bei den Araucarien stehen die männlichen Blüten der Spezies aus der Sektion *Eutacta* einzeln und terminal, während sie in der Sektion *Colymbea* axillär, also in ährenförmigen Infloreszenzen stehen. Und bei *Podocarpus*-Arten kommt sowohl der Fall vor, welcher bei Homologisierung für die Infloreszenztheorie spricht (z. B. bei *P. spicata*) wie auch der gegen diese Theorie sprechende Typus, wo einem einblütigen weiblichen Zapfen drei bis fünf gehäufte männliche Blüten entsprechen (z. B. *P. macrophylla*). Ebenso stehen bei *Sequoia sempervirens* die männlichen Blüten in 2–3blütigen endständigen Ähren, während sie bei *Sequoia gigantea* einzeln stehen — die Zapfen beider Arten sind endständig.

Ich halte es daher für vorsichtiger, beim Anführen von Beweisen für oder gegen die Infloreszenztheorie die Versuche einer Homologisierung der Blüten in beiden Geschlechtern beiseite zu lassen; es gibt Fälle, da die weiblichen Blüten in komplizierteren Infloreszenzen stehen als die männlichen, es kommt das Gegenteil vor und endlich gibt es Beispiele für die gleiche Anordnung der Blüten beiderlei Geschlechts.

Eine Erklärung für diese Sonderbarkeit bietet uns vielleicht die Stammesgeschichte. Wenn die Koniferen von *Torreya*-ähnlichen Vorfahren stammen, die einen zusammengesetzten Zapfen trugen, an welchem die Einzelblüte an der Achse 3. Ordnung saß — wie es auch bei den heutigen *Torreya*-Arten der Fall ist — und wenn deren männliche Blüten eine ähnlich zusammengesetzte Anordnung aufwiesen, dann ist es nicht verwunderlich, daß im Laufe der Entwicklung sowohl Fälle sich herausbildeten, in denen die männlichen Infloreszenzen mehr vereinfacht sind als die weiblichen (viele Cupressaceen, *Cunninghamia* etc.) oder das Gegenteil entstand (wie bei *Taxodium distichum* oder *Podocarpus macrophylla*) oder schließlich beide Geschlechter in gleichem Maße vereinfacht erscheinen (wie bei *Pinus*, *Larix*, *Cryptomeria*, *Taxus* etc.).

Verzeichnis der berücksichtigten Literatur.

- Antoine Fr., Die Cupressineengattungen *Arceuthos*, *Juniperus* und *Sabina*. Wien, PP. Mechitaristen, 1857.
 — und Kotschy, Koniferen des ilicischen Taurus. Wien, 1855.
 Arber E. A. Newell, The Origin of Gymnosperms, at the Linn. Soc., The New Phytologist. 1906.
 — On Some New Species of *Lagenostoma* (Abstract), Annals of Botany, 1905, XIX.
 Arnoldi W., Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. Flora, 1900.
 Bayer Aug., Zur Deutung der weiblichen Blüte der Cupressineen nebst Bemerkungen über *Cryptomeria*. Beih. zum Bot. Zentralbl., 1907.
 Beissner L., Handbuch der Nadelholzkunde, 2. Auflage, Berlin, 1909.
 Benson Marg., *Telangium Scotti*, A New Species of *Telangium* (*Calymnatotheca*) Showing Structure, Ann. of Bot., 1904.
 Bernard Ch., Le bois centripète dans les feuilles des Conifères, Beihefte z. Bot. Zentralbl. 17, 1904.
 Bittner Karoline, Über Chlorophyllbildung im Finstern bei Kryptogamen, Öst. Bot. Zeitschr., 1905.
 Braun Alex., Über eine Mißbildung von *Podocarpus chinensis*, Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wissensch., Berlin, Okt. 1869.
 Brooks F. T. and Stiles W., The Structure of *Podocarpus spinulosus* (Smith), Bot. Gaz., 1910.

- Burlingame L. L., The Staminate Cone and the Male Gametophyte of *Podocarpus*, Bot. Gaz., 33, 1902.
- The Morphology of *Araucaria brasiliensis*, Bot. Gaz., 1913.
- Čelakovský L., Die Gymnospermen. Abhandl. d. Böhm. Gesellsch. d. Wissensch., VII., 4., Prag, 1890.
- Nachträge dazu. Englers Jahrb., XXIV. Bd.
- Neue Beiträge zum Verständnis der Fruchtschuppe der Koniferen. Jahrb. f. wissensch. Bot., XXXV., 1900.
- Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen, Abhandl. der Böhm. Gesellsch. d. Wissensch., VI., 2., Prag.
- Chamberlain Ch. J., Oogenesis in *Pinus Laricio*, Bot. Gaz., 1899.
- Coker W. C., On the Gametophytes and Embryo of *Taxodium*, Bot. Gaz., 1903, 2.
- Notes on the Gametophytes and Embryo of *Podocarpus*, Bot. Gaz., 33, 1902.
- Fertilization and Embryogeny of *Cephalotaxus Fortunei*, Bot. Gaz., 1907, 1.
- Coulter J. M., Notes on the Fertilization and Embryogeny of Conifers, Bot. Gaz., 1897.
- and Chamberlain Ch. J., Morphology of Gymnosperms, 1910.
- and Land W. J. G., Gametophytes and Embryo of *Torreya taxifolia*
- Arnott., Bot. Gaz., 1905, 1.
- Cutting E. M., On the Meaning of the Various Forms of the Male Gametes in the Pines and Allied Conifers, The New Phyt., 7., 1908.
- Eames A. J., The Morphology of *Agathis australis*, Ann. of Bot., 1913.
- Eichler A. W., Blütdiagramme, Bd. I, 1875.
- Über die weibliche Blüte der Koniferen, Monatsber. d. Akad., Berlin, 1881.
- Über Bildungsabweichung bei Fichtenzapfen, Sitzungsber. d. k. Akademie d. Wissensch., Berlin, 1882.
- Entgegnung auf Herrn L. Čelakovskýs Kritik meiner Ansicht über die Fruchtschuppe der Abietineen, Sitzungsber. der Gesellsch. Naturforschender Freunde, Berlin, 1882.
- *Coniferae* in Engler u. Prantls Natürl. Pflanzenfam., II., 1. (1889).
- Fröschel P., Zur Physiologie und Morphologie der Keimlinge einiger *Gnetum*-Arten. Österr. bot. Zeitschrift, 1911.
- Gerry Eloise, The Distribution of the „Bars of Sanio“ in the *Coniferales*, Bot. Gaz., 1910.
- Gibbs L. S., On the Development of the Female Strobilus in *Podocarpus*. Ann. of Botany, 1912.
- Hemenway A. F., *Cryptomeria japonica*, Bot. Gaz., 1911, II.
- Hempel G. und Wilhelm K., Die Bäume und Sträucher des Waldes, Wien und Olmütz.
- Herzfeld St., Zur Morphologie der Fruchtschuppe von *Larix decidua* Mill., Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch., Wien, 1909.
- Die Entwicklungsgesch. d. weib. Blüte von *Cryptomeria japonica* Don., Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch., Wien, 1910.
- Hill T. G. and E. De Fraine, On the Seedling Structure of Gymnosperms, Annals of Bot., 1908, 1909.
- Jäger L., Beiträge zur Kenntnis d. Endosperm bild. u. zur Embryologie von *Taxus baccata* L., Flora, 1899.
- Kershaw E. M., Structure and Development of the Ovule of *Bowenia spectabilis*. Annals of Bot., 1912, II.
- Kildahl N. J., The Morphology of *Phyllocladus alpinus*, Bot. Gaz., 1908.
- Affinities of *Phyllocladus*, Bot. Gaz., 1908.
- Kirchner, Loew u. Schröter, Lebensgesch. d. Blütenpfl. Mitteleuropas, Stuttgart, 1908.
- Kramer A., Beiträge zur Kenntnis d. Entwicklungsgesch. u. d. anatom. Baues d. Fruchtblätter d. Cupressineen u. d. Placenten d. Abietineen, Flora, 1885.
- Kubart B., Die weib. Blüte v. *Juniperus communis* L., Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch., Wien, 1905.
- „*Podocarpoxydon Schwendae*“, ein fossiles Holz vom Attersee (O.-Ö.), Österr. bot. Zeitschr., 1911.

- Lang W. H., Studies in the Development and Morphology of Cycadeen Sporangia. II. The Ovule of *Stangeria paradoxa*, Ann. of Bot., 1900.
- Lawson A. A., The Gametophytes, Archeg., Fertilization and Embryo of *Sequoia sempervirens*, Annals of Bot., 1904.
- The Gametophytes, Fertilization and Embryo of *Cryptomeria japonica*, Annals of Bot., 1904.
- The Gametoph. and Embryo of the Cupressineae, with Special Reference to *Libocedrus decurrens*, Annals of Bot., 1907.
- The Gametophytes and Embryo of *Sciadopitys verticillata*, Annals of Bot., 1910.
- The Gametophytes and Embryo of *Pseudotsuga Douglasii*, Annals of Bot., 1909.
- Lotsy J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte, II. und III. Teil, Jena, 1909 und 1911.
- Masters M. T., On the Genera of *Taxaceae* and *Coniferae*, Journal of the Linn. Soc., XXX., 1895.
- Review of Some Points in the Comparative Morphology, Anatomy and Life-History of the *Coniferae*, Journ. of the Linn. Soc., XXVII., 1891.
- Mez K. und K. Gohlke, Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Verwandtschaften der Angiospermen, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 1913, XII., 1.
- Modry A., Beiträge zur Morphologie der Cupressineenblüte, 58. Jahresber. d. k. k. Staatsrealschule III. Bez., Wien, 1905.
- Neue Beiträge zur Morphologie der Cupressineenblüte. Mit besonderer Berücksichtigung von *Biota orientalis*. 62. Jahresber. d. k. k. Staatsrealschule im III. Bez., Wien, 1913.
- Norén C. O., Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegothaea conspicua* Lindl., Svensk. Bot. Tidskr., 1908
- Oliver F. W., Notes on *Trigonocarpus* Brogn. and *Polylophospermum* Brogn., Two Genera of Palaeozoic Seeds, New Phytol., 1904, Vol. III.
- Note on the Palaeozoic Seed *Trigonocarpus* and *Polylophospermum*, Ann. of Bot., 1907.
- On Some Points of Apparent Resemblance in Certain Fossil and Recent Gymnospermous Seeds, The New Phytol., 1902, Vol. I.
- The Ovules of the Older Gymnosperms, Ann. of Bot., 1903.
- The Origin of Gymnosperms, at the Linn. Soc., The New Phytol., 1906.
- Ottley Alice M., The Development of the Gametophytes and Fertilization in *Juniperus communis* and *Juniperus virginiana*, Bot. Gaz., 1909.
- Parlatore Ph., *Coniferae*, De Candolle's Prodrömus, Vol. XVI, pars II (1868).
- Penzig O., Pflanzen-Teratologie, Genua, 1890.
- Pilger R., Die Morphologie der weibl. Blütensprosse von *Taxus*, Bot. Jahrb., XLII., 1909.
- *Taxaceae*, in Engler, „Das Pflanzenreich“, Leipzig, 1903.
- Radais Max., Anatomie comparée du fruit des Coniterès, Annales des sciences nat., VII. ser. bot., 19, 1894.
- Renner O., Über die weibl. Blüte von *Juniperus communis* L., Flora, XCVII., 1907.
- Robertson Agnes, Spore Formation in *Torreya californica*, The New Phytol., 1904.
- The Sexual Organs and Fertilization of *Torreya californica*, The New Phytol., 1904.
- Saxton W. T., Contributions to the Life-history of *Tetraclinis articulata* Masters, Ann. of Bot., 1913.
- Preliminary Account of the Ovule, Gametophytes and Embryo of *Widdringtonia cupressoides*, Bot. Gaz., 1909, 2.
- Schumann K., Über d. weibl. Blüten d. Koniferen, Verhandl. des botan. Vereins d. Prov. Brandenburg, 1902, XLIV.
- Scott D. H., The Origin of Gymnosperms at the Linn. Soc., The New Phytol., 1906.
- The Present Position of Palaeozoic Botany, Progressus Rei Botanicae, I., 1907.

- Seward A. C., The Origin of Gymnosperms at the Linn. Soc., The New Phytol., 1906.
- and Miß J. Gowan, The Maidenhair Tree (*Ginkgo biloba*), Ann. of Bot., 1900, XIV.
- Shaw F. J. F., The Anatomy of *Ginkgo biloba*, The New Phytol., 7, 1908.
- Siebold Ph., Flora japonica, Lugd. Bat., 1844.
- Sinnott E. W., On Mesarch Structure of *Lycopodium*, Bot. Gaz., 1909.
- The Morphology of the Reproductive Structures in the *Podocarpaceae*, Ann. of Bot., 1913, Vol. XXVII.
- Spieß K. v., *Ginkgo, Cephalotaxus* und die Taxaceen, Österr. bot. Zeitschr., 1902 und 1903.
- Stiles W., The Anatomy of *Saxegothaea conspicua* Lindl., The New Phytol., 7, 1908.
- A Note on the Gametophytes of *Dacrydium*, The New Phytol., 1911.
- The *Podocarpeae*, Bot. Gaz., 1912.
- Stopes Marie C., Beiträge zur Kenntnis d. Fortpflanzungsorgane der Cycadeen, Flora, 1904.
- On the Double Nature of the Cycadean Integument, Annals of Bot., 1905, XIX.
- Strasburger E., Die Koniferen and die Gnetaceen, Jena, 1872.
- Die Angiospermen und die Gymnospermen, Jena, 1879.
- Sylva-Tarouca Ernst Graf, Unsere Freiland-Nadelhölzer, Wien-Leipzig, 1913.
- Thomas Miß E. N., The Origin of Gymnosperms at the Linn. Soc., The New Phytol., 1906.
- Thomas F., Zur vergleichenden Anatomie der Koniferenlaubblätter, Jahrb. f. wissensch. Botanik, IV. (1865).
- Thomson R. B., The Megasporophyll of *Microcachrys* and *Saxegothaea*, Bot. Gaz., 1909, 1.
- The Origin of Gymnosperms at the Linn. Soc., The New Phytol., 1906.
- Tison A., Sur le *Saxe-Gothaea conspicua* Lindl, Mém. de la Soc. Linn. de Norm., tome XXIII, 1909.
- Van Tieghem M. Ph., Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des *Cycadées*, des *Conifères* et des *Gnétocées*. Annales des sciences nat., V. série, Vol. X, 1869.
- Velenovský J., Zur Deutung der Fruchtschuppe der Abietineen, Regensburger Flora, 1888.
- Einige Bemerkungen zur Morphologie der Gymnospermen, Beihefte z. Bot. Zentralbl., XIV, 1903.
- Vergleichende Morphologie der Pflanzen, III. Teil, Prag, 1910.
- Vierhapper Fr., Entwurf einer neuen Systematik der Koniferen, Jena, 1910.
- Wettstein R. v., Die weibliche Blüte von *Ginkgo*, Österr. bot. Zeitschr., 1899, Nr. 12.
- Handbuch der systemat. Botanik, II. Auflage, 1910.
- Worsdell W. C., The Vascular Structure of the Sporophylls of the *Cycadaceae*, Ann. of Bot., 1898.
- Observations on the Vascular System of the Female Flowers of the *Coniferae*, Annals of Bot., 1899.
- The Structure of the Female „Flower“ in *Coniferae*, Ann. of Bot., 1900, Vol. XIV.
- The Vascular Structure of the Ovule of *Cephalotaxus*, Ann. of Bot., 1900, Vol. XIV.
- The Anatomical Structure of *Bowenia spectabilis*, Ann. of Bot., 1900, Vol. XIV.
- The Evolution of the Vascular Tissue of Plants, Bot. Gaz., 1902, 2.
- The Origin of Gymnosperms, at the Linn. Soc., The New Phytol., 1906.
- Young Mary S., The Morphology of the *Podocarpaceae*, Bot. Gaz., 1910, 2.

Erklärung der Tafel X.

Diagrammatische und schematische Darstellung der Koniferenblüten.

Es bedeutet:

A_1 = Achse 1. Ordnung, A_2 = Achse 2. Ordnung, A_3 = Achse 3. Ordnung,
 D = Deckblatt, O = Ovulum, α und β , γ und δ = Vorblätter der Achse 2. Ordnung.
 Die Achsen und Fruchtschuppen sind rot, die Blätter grün gehalten. Wo die
 Leitbündel eingezeichnet sind, ist das Xylem liniert, das Phloem punktiert gezeichnet.

A. Taxoide Fruchtschuppe:

Fig. 1. *Torreya*-Zäpfchen mit 4 Blüten; die IV. ist nur durch ein Blättchen vertreten; die normale I. und II. Blüte ist ein wenig schief gestellt; γ und δ sind vielleicht die zu III und IV gehörenden Brakteen. Diagramm.

Fig. 2. *Torreya*-Zäpfchen normal. Diagramm.

Fig. 3. *Taxus*-Zäpfchen; die Achse 2. Ordnung ist ganz unterdrückt. Diagramm.

Fig. 5. *Cephalotaxus*-Blüte, aus dem *Torreya*-Zäpfchen durch Stauchung entstanden. Diagramm.

Fig. 9. *Torreya*-Blüte, Schema.

B. Podocarpoide Fruchtschuppe:

Fig. 4. *Podocarpus*-Blüte im Diagramm.

Fig. 11. *Podocarpus*-Blüte, schematisch. (Typus: *Podocarpus spicata*.)

C. Cupressoide Fruchtschuppe:

Fig. 6. *Cryptomeria*-Blüte im Diagramm.

Fig. 7. *Saxegothaea*-Blüte im Diagramm.

Fig. 10. *Cryptomeria*-Blüte schematisch.

D. Abietoide Fruchtschuppe:

Fig. 8. *Larix*-Blüte im Diagramm.

Fig. 12. *Larix*-Blüte schematisch.

Neue orientalische Pflanzenarten.

Von Dr. August v. Hayek (Wien).

Sanguisorba cretica n. sp. E. sectione Eupoteria (Boiss.). Perennis, rhizomate crasso ramoso. Folia basalia ca. 20 cm longa, imparipinnato 6-juga, glabra, foliolis breviter pedicellatis rotundato-ovatis vel fere orbicularibus, basi rotundatis vel plerumque leviter (in lateralibus oblique) cordatis, aequaliter grosse serratis, supra obscure viridibus, subtus glaucis, reticulato-venosis et ad nervum medianum paginae inferioris hinc inde crispule pilosis. Folia caulina dispersa, sensim decrescentia, inferiora saepe 4-, suprema 2-juga, caeterum basilaribus similia. Caulis ca. 30 cm altus, glaber, in superiore parte ramosus. Flores capitula densa ovato-globosa 1.2—1.8 cm longa et 1 cm lata formantes, non raro floribus infimis 1—2 remotis pedunculo insidentibus. Sepala late ovata obtusa apice brevissime penicillata pallide viridia margine hyalino albedo hinc inde purpurascente. Stamina numerosa filamentis albidis, antheris pallide flavis. Fructus ignotus.

Kreta, Distr. Sphakia. An den Felswänden der Schlucht von Askiphu leg. J. Dörfler, 1904.

Die vorliegende Art, von der ein reiches Material, leider jedoch durchwegs im ersten Blütenstadium und ohne reife Früchte gesammelt wurde, ist durch die kahlen, großen und 6paarigen Blätter mit auffallend großen (bis über 3 cm langen und 2 cm breiten Blättchen) sehr ausgezeichnet und mit keiner anderen Art zu verwechseln. Im Blütenbau scheint sie der algerischen *S. ancistroides* Desf. am nächsten zu stehen,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [064](#)

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

Artikel/Article: [Die weibliche Koniferenblüte. 321-358](#)