

DIE GYMNOSPERMEN.

EINE MORPHOLOGISCH-PHYLOGENETISCHE STUDIE

VON

Dr. LAD. ČELAKOVSKÝ.

(Abhandlungen der k. böhm. Gesellschaft der Wissenschaften. — VII. Folge, 4. Band.)

(Math.-naturw. Classe Nro 1.)

PRAG 1890.

Verlag der königl. böhm. Gesellschaft der Wissenschaften. — Druck von Dr. Ed. Grégr.

In Commission bei Fr. Řivnáč.

INHALTSVERZEICHNISS.

	Seite
I. Einleitendes.	
1. Geschichtliches und Kritisches	2
2. Morphologischer Werth der Abnormitäten (Anamorphosen)	14
3. Nachweis der Gymnospermie	21
II. Die Coniferen.	
A. Weibliche Blüten	27
1. Entwicklungsgeschichte und Anamorphosen der Abietineenblüthe	27
2. Taxaceen	36
a) Zur Orientirung	36
b) Cephalotaxeen	39
c) Podocarpeen	50
d) Vergleich der Ovula der Podocarpeen und Cephalotaxeen	57
e) Taxeen	68
3. Araucariaceen	70
a) Weibliche Blüten in den verschiedenen Unterfamilien	70
b) Die Ligula resp. Fruchtschuppe der Araucariaceen verglichen mit dem Arillus der Taxaceen	77
B. Männliche Blüten	84
C. Verhältnisse der Blüthensprosse der Coniferen unter einander	89
1. Sprossverhältnisse der weiblichen Blüten der Taxaceen	89
2. Sprossverhältnisse der weiblichen Blüten der Araucariaceen	93
3. Homologie der männlichen und weiblichen Blüthensprosse	96
D. Verwandtschaftsverhältnisse der Coniferentribus unter einander	104
III. Die Gnetaceen	110
IV. Allgemeine Phylogenie der Gymnospermen und deren Beziehungen zu den Gefässkryptogamen	119
V. Anwendung der morphologischen Forschungsmethoden auf die Gymnospermen	135
Grössere Zusätze	143

Ungeachtet der vielen Arbeiten über die Gymnospermen, trotz den klassischen Untersuchungen *Strasburger's* über die Coniferen und die Gnetaceen ist die wahre Natur ihrer Blüten noch immer nicht befriedigend aufgeklärt, und die Auffassungen der verschiedenen Forscher gehen noch immer weit auseinander. Ja, was noch schlimmer ist, es hat gerade die irrthümlichste Interpretation dieser Blüten, die unter dem Namen der Excrescenz- oder Placentaltheorie bekannt ist, in der neuesten Zeit den meisten Anklang gefunden. Die Ursache der bisherigen Unsicherheit der Deutungen, des Zweifels, wo die Wahrheit zu finden ist, liegt einestheils in der Schwierigkeit der Objekte, in dem so bedeutend von allem bei den Angiospermen Bekannten abweichenden Baue besonders der weiblichen Blüten der Gymnospermen, zumal der Coniferen, anderseits in der Ungleichheit und theilweisen Unzuverlässigkeit der angewandten Forschungsmethoden, was näher auszuführen sich im Verlaufe meiner nachstehend mitgetheilten Arbeit mehrfache Gelegenheit finden wird.

Ich habe mich bereits wiederholt mit den Gymnospermen und den die Gymnospermie betreffenden Fragen beschäftigt, namentlich mit der Frage nach der Natur der Fruchtschuppe der Araucariaceen, deren Verständniss mir das Studium der durchwachsenen Fichtenzapfen ermöglicht hatte; allein in verschiedenen anderen Punkten war mir manches dunkel geblieben, manches hatte ich auch noch nicht richtig erfasst. Allein die Wichtigkeit und ebenso auch die Schwierigkeit des Gegenstandes reizte mich, die ungelösten oder von anderer Seite nur noch ärger verwickelten Fragen weiter zu studiren, und ich bin überzeugt, dass mir die Lösung — nicht müheles und schnell (denn seit meiner letzten Publication über die Fruchtschuppe der Abietineen sind acht Jahre verflossen), sondern allmählich und schrittweise, in Folge der Benutzung aller morphologischen Methoden gelungen ist. Ich erwarte zwar nicht, dass die gefundenen Resultate, die auch mit den früheren Ergebnissen meiner teratologischen Studien über das Ovulum zusammenhängen, sofort allseitige Anerkennung finden werden — dies lässt die ungleiche und oft unzutreffende Beurtheilung des Werthes der angewandten morphologischen Methoden von Seite vieler Botaniker nicht zu; allein ich wünschte das abgeschlossene Resultat ohne weitere Berücksichtigung dieses Umstands nunmehr bekannt zu geben, in dem festen Vertrauen, dass dasjenige, was darin wahr und treffend ist, schliesslich obsiegen wird.

Um ein dauerhaftes und richtiges Resultat zu erlangen, dazu bedurfte es keiner neuen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, da die bereits vorliegenden, namentlich die

exakten Untersuchungen *Strasburger's* vollkommen zureichen, wohl aber neuer Gesichtspunkte, neuer Gedanken, neuer Vergleiche.

Da ich mich häufig auf einige Werke und Abhandlungen über die Gymnospermen berufen werde, so schicke ich gleich deren Titel und die gebrauchten Abkürzungen voraus.

Strasb. Conif. — *Ed. Strasburger*. Die Coniferen und Gnetaceen. 1872.

Strasb. Angiosp. — *Ed. Strasburger*. Die Angiospermen und die Gymnospermen. 1879.

Eichl. Weibl. Bl. — *A. W. Eichler*. Über die weiblichen Blüten der Coniferen. 1881.

Eichl. Conif. — *A. W. Eichler*. Coniferae in Natürl. Pflanzenfamilien von Engler und Prantl II. Th. 1 Abth. S. 28 ff. 1889.

Čel. Kritik. — *L. Čelakovský*. Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen. 1882.

Der Übersichtlichkeit wegen theile ich den vorliegenden Stoff in fünf Abschnitte: I. einen einleitenden Theil, II. einen Abschnitt über die Coniferen, III. einen anderen über die Gnetaceen, IV. eine Besprechung der Phylogenie der Gymnospermen, V. eine Schlussbetrachtung über den Werth und das gegenseitige Verhältniss der befolgten Forschungs- und Deutungsmethoden.

Den Cycadeen habe ich keinen besonderen Abschnitt gewidmet, weil ihre Blüten nicht zweifelhaft sind.

I. Einleitendes.

1. Geschichtliches und Kritisches.

Es ist interessant, die verschiedenen Ansichten über die Blütenmorphologie der Gymnospermen, zumal der Coniferen kennen zu lernen; es ist das ein lehrreiches Capitel wissenschaftlichen Suchens und Irrthums, worin nur hin und wieder theilweise wahre Erkenntniss auftaucht. Da jedoch der geschichtliche Theil in *Strasburger's* Werke über die Coniferen und Gnetaceen sehr vollständig und sorgfältig zusammengestellt ist, so werde ich nur einige hervorragendere neuere Ansichten besprechen und von den älteren nur *Al. Braun's* Auffassung der Coniferen anführen, weil diese zuerst dem wahren Sachverhalt am nächsten kam.

Al. Braun sprach zuerst in der Schrift über das Pflanzenindividuum (1853) in Folge seiner Beobachtung durchwachsener Lärchenzapfen die Wahrheit aus, dass die Fruchtschuppe*) der Abietineen aus zwei verwachsenen Fruchtblättern eines Achselsprosses gebildet wird. In dem Werke über Polyembryonie (1860) sagte er weiter, Taxodium, Cryptomeria und vielleicht alle Cupressineen besitzen mehrere unter sich und mit dem Deckblatt verwachsene Fruchtblätter, ein einziges ebenfalls mit dem Deckblatt verwachsenes Carpid scheine Araucaria zu besitzen. Bei den Taxaceen, namentlich bei *Taxus* und *Salisburia*, seien aber keine Fruchtblätter nachzuweisen. Die Zapfenschuppen von *Dammara* und von *Phyllocladus* (also wohl die

*) Ich werde im Nachfolgenden überall den Ausdruck Fruchtschuppe statt „innere Fruchtschuppe“ gebrauchen, weil sie allein diese Bezeichnung verdient, und die „äussere Fruchtschuppe“ überall einfach als Deckblatt oder Deckschuppe bezeichnen.

der Podocarpeen überhaupt) hielt *Braun* für die das Eichen direkt tragenden Fruchtblätter, die Zapfen also hier für Blüten ähnlich den Cycadeen.

Später hat allerdings *Braun* seine Ansicht beträchtlich geändert; er betrachtete die in der Fruchtschuppe verschmolzenen Blätter nicht mehr für die Fruchtblätter der Ovula, sondern für secundäre Deckblätter, welche in ihren Achseln die Ovula als Blüten tragen. Er übertrug nämlich die Ansicht, dass bei *Taxus* das Ovulum die ganze Blüthe ist, auf alle Coniferen, was insofern leicht geschehen konnte, als er die Ovula gleich den Blüten für wirkliche Knospen oder Sprosse ansah. Diese Lehre hat *Eichler* in der Flora brasiliensis 1863 nach *Braun's* Anweisung ausgeführt, indem er den beblätterten Blüten spross der Taxeen dem blattlosen von *Ginkgo* an die Seite setzte und sich weiterhin vorstellte, dass der das Ovulum tragende Blütenstiel immer kürzer und kürzer wird, bis die Blüthe auf ein axilläres Ovulum reducirt erscheint, was bei allen übrigen Coniferen der Fall sein sollte. Dass dies nicht bloss *Eichler's*, sondern auch, und wohl ursprünglicher, *Al. Braun's* Ansicht war, bezeugt dieser noch 1875 in seiner Schrift: „Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen“, indem er pag. 366 sagt, die Coniferen machten eine Ausnahme von der Regel, indem ihre Eichen nicht aus Fruchtblättern entspringen, und einige wenige Familien der Angiospermen glichen ihnen in der centralen oder zum Blüten spross terminalen Stellung des Eichens. In der Anmerkung dazu sagte er aber, er wolle hiemit nicht behaupten, dass den Coniferen jedes Analogon der Fruchtblattbildung fehle, doch gehöre eine Entscheidung hierüber zu den vielen schwierigen Fragen, welche bei den Coniferen noch zu lösen sind. Was er damit gemeint hat (ob er vielleicht den Arillus der Taxaceen dabei im Auge hatte?), ist schwer zu sagen.

Diese spätere Ansicht *Al. Braun's*, dass jedes Ovulum der Coniferen eine Blüthe darstellt, ist, wie sich zeigen wird, irrig. Wäre er bei seiner ersten Auffassung, dass die zur Fruchtschuppe verschmolzenen Blätter des Achselsprosses Carpiden sind, geblieben, und hätte er sich damit begnügt, ausser bei den Taxeen nur noch bei den Podocarpeen und bei *Dammara* die Blüthe auf ein Ovulum reducirt zu betrachten, so würde er bereits vor 30 Jahren eine im Wesentlichen richtige Erklärung der Blüten aller Coniferen begründet haben. Es erschien ihm aber offenbar inconsequent, das Ovulum einmal als ganze Blüthe und ein anderes mal als Erzeugniss eines Carpids zu betrachten, und so glaubte er denn zuerst von allen Coniferen novulis (mit Ausnahme der Taxeen) das Letztere, später von allen das Erstere.

Was *Al. Braun* anfänglich (und bald darauf 1861 auch *Caspari* in „De Abietinearum floris feminei structura morphologica“) aus den Anamorphosen durchwachsender Lärchenzapfen gefolgert hatte, dass die Fruchtschuppe der Araucariaceen und überhaupt das Achselprodukt der Brakteen ein Blüten spross ist, das erkannte und begründete im J. 1869 (in „Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnetacées“) *Van Tieghem* mittelst der anatomischen Methode. Er wies zuerst das doppelte Gefässbündelsystem in den Brakteen und ihrem Achselprodukt nach und schloss aus demselben, dass das Achselprodukt in allen Fällen ein Spross und zwar ein einfacher Blüten spross ist, dessen erstes und einziges Blatt auf einer sonst verkümmerten und daher nicht weiter nachweisbaren Blütenachse als Fruchtschuppe oder Fruchtsiel (bei den meisten Araucariaceen, bei *Ginkgo* und *Cephalotaxus*) die Ovula erzeugt, oder (bei *Dammara*, den Podocarpeen, bei den Taxeen)

selbst unmittelbar ins Ovulum sich umbildet. Dieses Carpid ist stets dem Deckblatt so entgegengestellt, dass sich beide ihre Oberseiten zuwenden. Dort, wo das Carpid als Fruchtschuppe entwickelt ist, entspringen mithin die Ovula aus der Rückseite oder Unterseite desselben. So gelangte *Van Tieghem* mittelst der anatomischen Methode zu demselben Resultat, welches betreffs der Abietineen zuerst *Stenzel* im J. 1865 *) durch das Studium durchwachsender Fichtenzapfen gewonnen hatte, dass nämlich die Ovula aus der Rückseite der (allerdings in zwei Knospenblätter sich theilenden) Fruchtschuppe, also aus der Blattunterseite entspringen, welches Resultat ihm aber anfangs so befremdlich erschien, dass er dessen Bestätigung erst von weiteren Beobachtungen abhängig machen zu müssen glaubte.

Aus dieser rückseitigen Stellung der Ovula auf ihrem Fruchtblatt konnte dann *Van Tieghem* auch den sicheren Schluss ziehen, dass die Ovula keine Blüten sein können (weder axilläre Samenknospenblüthen im Sinne *Braun's* und *Eichler's* noch nackte Fruchtknoten nach *Baillon's* und *Payer's* Ansicht), und damit konnte *Van Tieghem* die bereits stark bedrohte Gymnospermie der Coniferen rehabilitiren.

Van Tieghem's Arbeit bedeutet einen ganz wesentlichen Fortschritt in der Erkenntniss des wahren Baues der weiblichen Coniferenblüthen, trotz der einseitigen Anwendung nur einer, nämlich nur der anatomischen Methode. Derselbe Forscher würde noch weiter gekommen sein, wenn er nicht, in gleicher Weise wie die von ihm bekämpften Genetiker, die Abnormitäten oder Anamorphosen vernachlässigt hätte. Er würde dann erkannt haben, dass die Fruchtschuppe, und überhaupt das Achselprodukt der Braktee, nur sehr selten (*Araucaria*, *Podocarpeen*) von einem einzigen Carpid gebildet wird, in den meisten Fällen aber, was bereits *Al. Braun* und *Caspary* festgestellt hatten, aus zwei oder mehreren verschmolzenen Blättern, also Carpiden, der Achselknospe besteht.

Bedeutsam und, wie wir sehen werden, sehr richtig ist die ganz neue Idee *Van Tieghem's*, dass bei *Dammara*, bei den *Podocarpeen* und *Taxeen*, das einzige Carpid zugleich in das Ovulum metamorphosirt ist oder dass es, in äusserst reducirter Form auftretend, das zugehörige Ovulum terminal trägt. Diese bei *Van Tieghem* nur folgerichtige Annahme hat bisher keine Beachtung oder höchstens (von Seite *Strasburger's*) entschiedenen Widerspruch erfahren; auch ich konnte mich lange nicht mit ihr befreunden; erst jetzt bin ich auf einem ganz anderen Wege dahin gelangt, ihre volle Berechtigung einzusehen.

Irrig ist in *Van Tieghem's* Theorie also nur, dass er die Fruchtschuppe überall für ein einziges die Ovula erzeugendes Blatt ansieht, ebenso den Blütenstiel von *Ginkgo* und das analoge jedoch ungestielte Achselprodukt von *Cephalotaxus*, und dann die schon von *Strasburger* widerlegte Annahme, dass das Carpid oder Ovulum der *Taxeen* nicht terminal zum Blüthensprosse, sondern zu dem obersten Schuppenblatt desselben axillär sei. Hierin äussern sich die Schwächen der allein befragten anatomischen Methode.

Ich komme nunmehr zur Darlegung und Würdigung der Anschauungen, welche sich *Strasburger* auf Grund seiner ausgedehnten und an Gründlichkeit und Exaktheit alles Frühere und Spätere überragenden Untersuchungen gebildet hat. In erster Reihe basirte seine Anschauung auf der Entwicklungsgeschichte; er wendete aber auch den morphologischen

*) *Stenzel*, Jahresb. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur über d. J. 1865. Breslau 1866.

Vergleich und die anatomische Methode an. Die Abnormitäten hat *Strasburger* keineswegs, wie die extremen Genetiker, grundsätzlich perhorrescirt, vielmehr liess er ihnen eine sorgfältige Behandlung zu Theil werden, aber leider nicht unbefangen und nicht in der Absicht, durch sie über die Bedeutung jener Theile (Fruchtschuppe und Ovula), welche er entwicklungsgeschichtlich, anatomisch und comparativ in so vorzüglicher Weise durch alle Typen der Coniferen verfolgt hatte, die nöthige Aufklärung zu erlangen; vielmehr glaubte er durch die Befolgung der drei vorgenannten Methoden die richtige Deutung bereits sicher gefunden zu haben und war deshalb nur bemüht, die Abnormitäten so zu deuten, dass sie seiner im Voraus festgestellten Auffassung nicht im Wege sein könnten.

Das Resultat, welches *Strasburger* hiernach erlangte, stimmt eines Theils mit dem von *Braun* und *Eichler* überein, weicht aber anderseits in zwei wichtigen Punkten bedeutend ab. Gleich *Braun* und *Eichler* betrachtet *Strasburger* jedes Eichen der Coniferen als reducirte Blüthe, und zwar infolge derselben morphologisch-systematischen Deduction; er geht von den Taxeen aus, findet dann in dem Achselprodukt der Braktee von *Cephalotaxus* dieselbe 2blüthige Inflorescenz wieder, welche bei *Torreya* ausser Frage steht, jedoch auf vor- und deckblattlose Sprosse reducirt, und diese blattlosen auf das blosses Ovulum beschränkten Sprosse und die von ihnen gebildeten Sprosssysteme (Inflorescenzen) findet er dann bei allen übrigen Coniferen wieder. Hierin besteht also zwischen *Strasburger's* und zwischen *Braun's* und *Eichler's* Auffassung kein Unterschied. Wesentlich anders deutet aber Ersterer die Fruchtschuppe der Araucariaceen. Dieselbe wird nicht von verschmolzenen Blättern gebildet, wie *Braun* auf Grund der Anamorphosen angenommen hatte, sondern ist nichts weiter als eine axile Exrescenz oder ein Discus, ein Auswuchs der Blüthenachse. Massgebend für diese Deutung der Fruchtschuppe war *Strasburger* die Entwicklungsgeschichte. Sie bildet sich nämlich erst nachträglich, nach Anlage der Ovula oder Blüthen, als eine seitliche Expansion des axilen Achselprodukts, „die man also als discoide Bildung bezeichnen müsse.“ (Conif. pg. 29). Bestände die Fruchtschuppe aus Carpiden oder aus den Blüthendeckblättern, so müssten zuerst diese Carpiden oder Deckblätter sich bilden und aus ihnen oder in ihrer Achsel sodann die Ovula oder Blüthen; da diess nicht der Fall ist, so muss die Fruchtschuppe eine nachträgliche Ausbreitung der Achse oder ein Discus sein. Die Möglichkeit, dass ein Carpid oder Deckblatt sich verspätet, nämlich später als das zugehörige Ovulum oder die zugehörige Achselblüthe bilden könnte, wird gar nicht zugelassen. Und doch sind durch *Warming* verschiedene Beispiele bekannt, dass sich der Blüthenspross früher bildet als das zugehörige Deckblatt, und mit dem Fruchtblatt könnte es sich wohl ähnlich verhalten.

Den Arillus der Taxaceen fasste *Strasburger* ebenfalls als ein Discusgebilde (Cupula) auf.

In dem ersten Werke über die Coniferen und Gnetaceen (1872) ist *Strasburger* als Gegner der Gymnospermie der Coniferen aufgetreten, ebenso wie *Baillon* und *Payer*, und darin bestand eine weitere Verschiedenheit seiner Auffassung von der *Braun-Eichler'schen*. Er fand in der Mehrzahl der Fälle, dass die Hülle um den Eikern mit zwei hufeisenförmigen Primordien beginnt, welche zwar frühzeitig zu einem Ringwalle verschmelzen, aber oft noch später an den zwei Lippen dieser Hülle kenntlich bleiben. Bei *Taxus alternirens* die Primordien mit den zwei voraufgehenden Schuppenblättern, und es ist also klar, dass die Hülle mit zwei anfangs getrennten Blattanlagen beginnt, somit kein Integument, sondern nur ein aus zwei Carpiden

zusammengesetzter Fruchtknoten sein kann. Diese Ansicht hat *Strasburger* mit der grössten Bestimmtheit als nothwendiges Ergebniss der Entwicklungsgeschichte ausgesprochen.

In der Schrift „Die Angiospermen und Gymnospermen“ (1879) hat *Strasburger* jedoch seine Auffassung des Gymnospermen-Ovulum als Fruchtknoten wieder aufgegeben. Aus welchen Gründen dies eigentlich geschah, ist aus dem Werke selbst nirgends zu ersehen; wahrscheinlich bewirkte diese Umkehr die von *Eichler* und *Al. Braun* in mehreren Schriften unternommene Vertheidigung der Gymnospermielehre. Der von *Stenzel* mittelst der Anamorphosen zuerst erbrachte Nachweis, dass die Ovula der Abietineen aus der Unterseite der Carpiden entspringen, welches eigentlich der triftigste Beweis der Gymnospermie der Coniferen ist und welcher mich, auch einen früheren Gegner der Gymnospermie, zu derselben wieder bekehrt hat, konnte für *Strasburger* jedenfalls nicht entscheidend sein, weil dieser trotzdem seine Deutung der Fruchtschuppe als Discus nicht aufgab und die Anamorphosen ganz anders als *Stenzel* zu interpretiren fortfuhr. Der Umstand, dass sich die Entwicklungsgeschichte bezüglich der Deutung des Eichens als Fruchtknoten so schlecht bewährt hatte, vermochte ihn nicht in dem Vertrauen zu der entwicklungsgeschichtlichen Deutung der Fruchtschuppe wankend zu machen. Er änderte in seiner früheren Auffassung nichts weiter, als dass er nunmehr den Fruchtknoten als Eichen bezeichnete, der nach wie vor überall eine ganze Blüthe blieb, eine Samenknospenblüthe wie in der *Braun-Eichler*'schen Auffassung. In dieser hatte sie aber doch noch eine bessere Berechtigung, weil dort die Samenknospe eben als Knospe galt; *Strasburger* erklärte jedoch in „Angiospermen und Gymnospermen“ das ganze Ovulum für ein integumentbildendes Makrosporangium. Da erschien es denn doch sehr sonderbar, dass dieses Makrosporangium nur bei den Taxeen zu einer wirklich nachweisbaren blattbildenden Achse terminal ist — wie es vom Fruchtblatt dahin gekommen, blieb aber durchaus dunkel —, sonst aber zu einer Achse terminal gedacht wird, welche in den angeblichen axillären Inflorescenzen überall ohne die geringste Spur von Deck- oder Vorblättern ein wahrhaft schemenhaftes Dasein führen soll.

Es sind aber weder diese Ovularblüthen der Coniferen (mit Ausnahme der Podocarpeen und Dammara) noch die Discusnatur der Fruchtschuppe in der Natur begründet, sie werden zu nichte durch den einfachen unwiderlegbaren Augenschein der wohlverstandenen Anamorphosen der Abietineen.

Mit einer im J. 1881 erschienenen Abhandlung „Über die weiblichen Blüthen der Coniferen“ brach *Eichler* vollständig mit seiner früheren, von *Al. Braun* inspirirten Auffassungsweise. Nachdem er die Knospennatur der Ovula aufgegeben und eingesehen hatte, dass diese (sei es als Blattzipfel, Excrescenzen oder einfach nur als Macrosporangien) ein Fruchtblatt verlangen und nur ausnahmsweise in Folge einer Unterdrückung (Ablast) des Fruchtblattes ohne ein solches (wie bei *Taxus*) erscheinen könnten, musste es ihm doch unbehaglich vorkommen, überall bei den Coniferen nur fruchtblattlose Ovula auf besonderen blattlosen (nirgends nachweisbaren, sondern nur theoretisch deducirten) Achsen anzunehmen. Da kam ihm der Gedanke, jene Blätter, welche bisher ganz allgemein für die Deckblätter der Coniferenblüthen gehalten worden waren, für die wahren Fruchtblätter der Ovula anzusehen. Hierin war ihm übrigens bereits eine bedeutende botanische Autorität, *Jul. Sachs*, vorangegangen. Die Ovula erschienen damit überall als Produkte der Oberseite, oder allenfalls, herabgerückt, der Blattachsel dieser Carpiden, mit alleiniger Ausnahme der Taxeen und etwa noch Ginkgo, wo dann eine Unter-

drückung des Fruchtblatts als Ausnahme wohl annehmbar erschien. Die Araucarien und Podocarpeen kamen dieser Auffassung von selbst entgegen; bei *Dammara* fehlte ja eine Fruchtschuppe ganz, die *Ligula* von *Araucaria*, der Hautsaum von *Cunninghamia* waren blosse Auswüchse des Carpids. Die meiste Schwierigkeit machten die Abietineen mit ihrer mächtigen Fruchtschuppe, doch auch diese hatte bereits *Sachs* für einen placentalen Auswuchs aus dem Fruchtblatte erklärt. Sie wurde auch für *Eichler* zu einer blossen ventralen Exrescenz des Fruchtblattes; die Verkehrung ihrer Gefässbündel erklärte sich durch das Spreitengesetz, nach welchem eine Exrescenz dem Mutterblatt ihre gleichartige Oberfläche zukehrt, ebenfalls. Die Lage der Gefässbündel, mit welcher *Van Tieghem* sein axilläres Capid bewiesen zu haben geglaubt hatte, musste jetzt zur Stütze der Exrescenztheorie dienen! Die Exrescenz liess *Eichler* auf eine eigenthümliche Weise entstehen. Bei den Cupressineen und manchen Taxodiaceen, sagte er, ist noch gar keine besondere Exrescenz oder Fruchtschuppe vorhanden, sondern nur eine „Anschwellung“ der Oberseite des Fruchtblatts, die verkehrten Gefässbündel bilden sich in dieser Anschwellung (wovon aber sonst nirgends im Pflanzenreich ein analoges Beispiel vorkommt); bei den Abietineen hat sich nun diese obere Blatthälfte „individualisirt“, ist selbständig geworden, deutlicher getrennt von der unteren Hälfte des Fruchtblatts, und erscheint nun als besondere Fruchtschuppe. Ich will hier von einer Kritik dieser eigenthümlichen Vorstellungsweise von der Natur einer Exrescenz absehen und bemerke nur, dass eine Exrescenz niemals in dieser Weise entsteht und auch nie die ihr von *Eichler* hiemit beigelegte Bedeutung hat. Dagegen muss man gestehen, dass die Theorie sehr einfach und leicht verständlich ist und auch noch den Vortheil hat, den weiblichen Zapfen als weibliche Blüthe dem Zapfen der Cycadeen und auch den männlichen Blüthen der Coniferen selbst homolog zu setzen.

Ein entscheidendes Veto gegen diese Deutung der Fruchtschuppe der Abietineen legten aber die Anamorphosen, die Zapfendurchwachsungen ein, welche schon so vielfach, immer mit dem wesentlich gleichen, bereits besprochenen Ergebniss untersucht worden waren. Ich war denn, als mir *Eichler* seine Mittheilung über die weiblichen Blüthen der Coniferen zukommen liess, sehr betroffen von der neuen Theorie, die einmal den Anamorphosen gänzlich zuwiderlief, dann aber auch im untergeordneten Detail sehr viel Sonderbares enthielt. *Eichler* liess später noch eine Abhandlung über Bildungsabweichungen bei Fichtenzapfen nachfolgen, in welcher er ebenso wie *Strasburger* die Identität der Theile einer zertheilten Fruchtschuppe mit den Blättern der Achselknospe leugnete und die Zertheilung etc. durch den mechanischen Druck der neu auftretenden Achselknospe erklären wollte. Hierüber entspann sich ein lebhafter Briefwechsel zwischen uns, der aber keinen anderen Erfolg hatte, als dass *Eichler* wegen meiner Hartnäckigkeit, mit der ich seiner Idee die Anerkennung versagte, und seiner Behandlung der Abnormitäten opponirte, in eine gereizte Stimmung verfiel, welche sich mit dem Erscheinen meiner Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen noch steigerte, so dass seinerseits eine ziemlich vehemente Replik erfolgte, auf deren Argumentation ich aber, meiner Sache vollkommen sicher, in meiner Duplik in keiner Hinsicht die Antwort schuldig blieb.

In meiner „Kritik“ habe ich mich nicht begnügt, die Abnormitäten der Fruchtschuppe der Abietineen aufzuklären und die vorhandenen Ansichten zu kritisiren, sondern ich liess

mich auch in eine Erörterung der morphologischen Verhältnisse der übrigen Coniferen ein, welche aber, wie ich jetzt freimüthig bekenne, im Grossen und Ganzen misslungen war. Ich liess mich nämlich auf ein Compromiss mit der *Eichler'schen* Theorie, was die anderen Coniferengruppen betraf, ein; ich hielt es für möglich, dass bei den Cupressineen und Taxodeen, besonders aber bei den Araucarieen, die Fruchtschuppe eine Excrescenz des Fruchtblatts sein könnte, also morphologisch sehr verschieden von der Fruchtschuppe der Abietineen, und dass auch bei den Podocarpeen die Ovula auf der Oberseite ihrer Carpiden (der bisherigen Brakteen) entspringen möchten. Doch ging ich darin über *Eichler's* Ansicht hinaus, dass ich den Arillus der Taxaceen, der ja ebenso wie die Fruchtschuppe entsteht und desshalb auch von *Strasburger* mit dieser homologisirt worden war, für ein Homologon der Fruchtschuppenexcrescenz bei *Araucaria*, *Cunninghamia* etc. ansah.

Damit war aber ein zweifaches Princip in die Beurtheilung anscheinend homologer Theile der Coniferen eingeführt und wurden die Abietineen weit von den übrigen Coniferen entfernt, ein Resultat, welches nach keiner Seite hin befriedigen konnte und auch mich selbst nicht sonderlich befriedigte.

Gegenwärtig ist mir die ganze Excrescenztheorie von Anfang bis zu Ende unannehmbar und in einer völlig durchdachten Anschauungsweise unmöglich geworden.

Wie bereits erwähnt, hat die *Eichler'sche* Excrescenztheorie vielen Beifall gefunden und ist auch in die neuesten Lehrbücher, wie in *Warming's* Handbuch der systematischen Botanik, Deutsche Ausgabe von E. Knoblauch 1890, und in *F. Pax's* Allgemeine Morphologie der Pflanzen 1890 aufgenommen worden. *Pax* bemerkt von der Auffassung des Coniferenzapfens als ährige Inflorescenz, die nach *Braun*, *Mohl* u. s. w. auch ich vertrete, dieselbe lasse die Beziehungen zwischen Gymnospermen und Gefässkryptogamen, welche die *Sachs-Eichler'sche* Ansicht stützen, unberücksichtigt, auch habe sie mit mancherlei Schwierigkeiten zu kämpfen, welche sie kaum überwinden kann. Die teratologischen Vorkommnisse, auf welche sie sich stützte, habe *Eichler* in anderer, aber befriedigender Weise zu deuten gesucht und mit Recht darauf hingewiesen, dass die Gefässbündelorientirung und ihre Anordnung in einer Ebene wohl einem Blattorgan, nicht aber einem Spross entspricht.

Meine in gegenwärtiger Abhandlung niedergelegte Studie hat den Zweck, die Schwierigkeiten, welche der auf die Anamorphosen gegründeten Auffassung entgegengehalten werden, in naturgemässer Weise zu überwinden und die Beziehungen zwischen den Coniferen und den Cycadeen, mithin auch zu den Gefässkryptogamen auch nach dieser Ansicht befriedigend aufzuklären. Dass die *Eichler'sche* Deutung der Abnormitäten nicht befriedigt, habe ich zwar schon früher dargethan; doch werde ich auf dieselben im Zusammenhange mit der ausgebildeten Darstellung der ganzen Coniferenordnung weiterhin Bezug nehmen. Auch wird gezeigt werden, dass die Anordnung der Gefässbündel in der Fruchtschuppe, wenn sie auch für einen Normal spross ungewöhnlich ist, einem Sprosse von der Beschaffenheit des hier vorliegenden ganz wohl entspricht, und dass die Forderung, die weiblichen Zapfen der Coniferen müssten den männlichen Blüten wie bei den Cycadeen homolog, also gleichfalls Blüten sein, in den That sachen nicht begründet ist.

In den Memorie della Reale Academia delle Scienze dell' Istituto di Bologna 1889 hat *F. Delpino* unter dem Titel: Applicazione di nuovi criterii per la classificazione delle

pianze. II. Mem. seine Auffassungsweise der Coniferen niedergelegt, und in einem besonderen Aufsatze „Valore morfologico della squama ovuligera delle Abietinee e di altre Conifere“ in Malpighia 1889, wie der Titel besagt, noch besonders über die Bedeutung der Fruchtschuppe der Araucariaceen, nach seiner Ansicht, sich ausgesprochen. Um es kurz zu sagen, ist seine Ansicht sehr ähnlich und im Wesentlichen identisch mit der Theorie *Eichler's*, doch ist sie in manchen Punkten mehr durchdacht und anders begründet, und in Einzelheiten doch abweichend. Auch *Delpino* hält die weiblichen Zapfen und Ähren der Coniferen für einzelne Blüten, die Deckblätter für die Carpiden und die Fruchtschuppe der Araucariaceen, aber auch den Samensattel von Ginkgo, sowie den Arillus der Podocarpeen für die ventrale oder axilläre Excrecenz derselben. Er verwahrt sich zwar dagegen, dass er sie für eine Excrecenz ansehen wollte, aber schliesslich ist sie nach seiner Auffassung doch nichts anderes als eine solche. Er homologisirt nämlich die genannten Theile mit dem ventralen fertilen Blattabschnitt mancher Gefässkryptogamen, z. B. der Ophioglosseae, Rhizocarpeen, Lycopodiaceen. Diesen betrachtet er als aus zwei ursprünglich seitlichen, in ventrale Lage verschobenen Blattabschnitten verschmolzen. Bei *Aneimia*, sagt er, sehe man sie noch getrennt neben einander. Der ventrale fertile Blattabschnitt der genannten Kryptogamen ist aber bei seiner ventralen Lage doch nichts anderes als eine Excrecenz, und auch andere ventrale Excrecenzen sind nichts anderes als flächenständige Blattzipfel, welche auch oft als aus zwei Blattlappen verschmolzen betrachtet werden können, über welches Thema ich mich bereits in Pringsheims Jahrbüchern, Bd. XIV. H. 3. (Untersuchungen über die Homologien der generativen Produkte der Fruchtblätter bei den Phanerogamen und Gefässkryptogamen) S. 372 genugsam verbreitet habe. Dass übrigens auch *Eichler* die Excrecenz, für welche er die Coniferenfruchtschuppe hielt, mit der ventralen Excrecenz der Kryptogamen identifizierte, geht daraus hervor, dass er Ligula und Ovulum von *Araucaria* der Ligula und dem behüllten Macrosporangium von *Isoetes* verglich. *)

Auf die zeitweilige Existenz des ventralen fertilen Abschnitts eines im Dorsaltheil sterilen Blattes hat nun *Delpino* eine eigene Theorie des Carpids (teoria generale del carpidio) gebaut. Ein jedes Fruchtblatt, sagt er, besteht aus drei Theilen, zwei fertilen, die Ovula (oder Sporangien) erzeugenden Seitentheilen (Placenten) und einem sterilen Mitteltheil. Gewöhnlich bilden diese drei Theile ein äusserlich ungetheiltes Ganzes, die Placenten sind dann seitlich, und diese Lage der Placenten nennt *Delpino* bei den Phanerogamen Pleurospermie, bei den Kryptogamen Pleurosporie. Wenn aber die zwei Seitentheile sich trennen, auf der Ventralseite zusammenrücken und verschmelzen, so wird die Placenta dem sterilen Mitteltheile opponirt. Diese Erscheinung nennt *Delpino* Antisporie, beziehungsweise Antispermie. Unter den Angiospermen kommen Fälle von Antispermie nur selten vor, nämlich nur dann, wenn eine freie Centralplacenta (wie bei Primulaceen) vorhanden ist, welche aus den

*) Dieser Vergleich entspricht übrigens genau der Foliolartheorie des Ovulums; denn es wird doch wohl Niemand in Abrede stellen, dass das Velum, welches das Sporangium einhüllt, ein blattartiges Produkt (eben auch Excrecenz) des Fruchtblattes, nicht aber ein Erzeugniss des Sporangiums selber ist. Und diesen Vergleich hat *Eichler* in derselben Schrift Üb. d. weibl. Bl. d. Conif. angestellt, in welcher er wenige Seiten weiter die Foliolartheorie, zu der er sich noch im zweiten Theil der Blüthendiagramme bekannt hatte, wieder zurückwies, weil ihm die Lehre, dass das ganze Ovulum nur ein Macrosporangium und ein Gebilde „sui generis“ sei, mehr als jene imponirte.

antispermien Placenten der die Wand des Fruchtknotens bildenden Carpiden verschmolzen ist. *)

Von den Gymnospermen sind die Cycadeen pleuroperm, dagegen die Coniferen nach *Delpino* sämmtlich antisperm oder wenigstens aus antispermier Carpidenform ableitbar (Taxeen, welche axisperm genannt werden). Die Phylogenie der Coniferen stellt sich der italienische Biologe also vor. Er betrachtet mit Recht Ginkgo als die alterthümlichste, noch am meisten an die Cycadeen erinnernde lebende Gattung, der Samenstiel ist nach ihm bereits eine antispermie Placenta, eine ventrale Excrescenz des hier noch vegetativen Blattes. Von Ginkgo leitet dann *Delpino* nicht etwa die übrigen Taxaceen, sondern die Araucariaceen mit Fruchtschuppe ab, wesshalb er Ginkgo von den Taxaceen weit entfernt und zum Typus einer eigenen Familie erhebt, welche zwischen die Cycadeen und die Coniferen gestellt wird. Sie wird damit charakterisiert, dass sie eine diaphytische Blüthe hat, eigentlich aber noch gar keine Blüthe, sondern vegetative Fruchtblätter wie ein Farn, wie eine Ophioglossee! Den phylogenetischen Zusammenhang der Araucariaceen betrachtet aber *Delpino* weit richtiger als *Eichler*, nämlich in umgekehrter Reihenfolge. Während *Eichler* von *Dammara* ohne Fruchtschuppe ausgeht und die Fruchtschuppe durch Verdickung der Carpidenoberseite und allmähliche „Individualisirung“ derselben in Form einer Excrescenz sich bilden lässt, so dass nach ihm die Abietineen mit am meisten individualisirter Fruchtschuppe den Höhepunkt der Entwicklung in der Araucariaceengruppe bilden; betrachtet *Delpino*, wesentlich richtig, die Abietineen, eben wegen der grössten Freiheit ihrer Fruchtschuppe vom supponirten Fruchtblatt, für die ursprünglichste Tribus, dann kommen die Taxodien und Cupressineen, deren Fruchtschuppenexcrescenz bereits mehr oder weniger vollständig mit dem Dorsaltheil des Carpids verschmolzen ist, zuletzt die Araucariaceen, bei denen die Excrescenz nicht nur stark verschmolzen, sondern auch reducirt worden ist, am meisten bei *Dammara*, wo sie total ablastirt ist. *Dammara* ist also für *Delpino* keineswegs, wie *Eichler* annahm, die älteste, sondern die jüngste, die am weitesten vom Urtypus aberrante Araucariaceengattung.

Die Taxaceen (ohne Ginkgo) leitet *Delpino* erst von den Araucariaceen ab als reducirte Bildungen, mit stets monospermien Carpiden und mit Umbildung der placentalen Excrescenz zum Arillus (das Letztere habe auch ich in meiner „Kritik“ hypothetisch angenommen, was mir *Eichler* in seiner Replik sehr übel genommen hat). Zunächst sollen von den Araucariaceen die Podocarpeen abstammen, weil bei ihnen die Carpiden in der oft noch reichblättrigeren zapfenartigen Blüthe mehr oder weniger kräftig entwickelt sind. Auffälliger Weise lässt sie *Delpino* nicht etwa in der Nähe der Araucariaceen, mit ebenfalls reducirter Fruchtschuppe, sich abtrennen, sondern direkt von den Abietineen (sogar von *Abies*, was gewaltig gegen das rationelle Princip phylogenetischer Ableitung verstösst), und zwar desshalb, weil sie wie die Abietineen zwei dem Staubfaden angewachsene Pollensäcken besitzen sollen. Von den Podocarpeen sollen (wie bei *Eichler*) die Taxineen abstammen, indem die Blüthe (wie schon manchmal bei *Dacrydium*) auf ein Carpid reducirt wurde und dieses Carpid sogar schwand oder

*) Diese Auffassung habe ich bereits im J. 1875 in der ersten Abhandlung über Placenten mitgetheilt, und in der zweiten grösseren Abhandlung über dieses Thema (Vergleichende Darstellung der Placenten 1876) habe ich sogar ein solches 3theiliges Carpid der Primulaceen schematisch abgebildet.

ablastirte, so dass das Ovulum mit der Arillus-Excrescenz zum Blüthenspross terminal wurde (Axispermie). Zu den Taxineen rechnet *Delpino* auch *Cephalotaxus* und nimmt also *Strasburger's* Deutung ihres Samenstandes als verarmte, blattlose Inflorescenz an; dann soll das Eichen dieser Gattung auch noch die Arillus-Excrescenz eingeblüsst haben. Die so ganz gewaltige und gewaltsame Auseinanderreissung der Gattungen *Ginkgo* und *Cephalotaxus*, die so ganz verschiedene Beurtheilung ihres im Grunde wenig verschiedenen Samenstandes (*Ginkgo* nach *Eichler's*, *Cephalotaxus* nach *Strasburger's* Auffassungsweise) dürfte wohl wenig Anklang finden. Übrigens muss die Auffassung von *Ginkgo* nach der Excrescenztheorie (Antispermie-theorie) nur consequent genannt werden, und in sofern richtig, als in der That das Achselprodukt der Blätter von *Ginkgo* dem Achselprodukt der Zapfenblätter der *Araucariaceen* homolog ist, was auch *Strasburger* gefunden hat. Dass aber der Samenstiel von *Ginkgo* alle Charaktere einer Achse hat, was am deutlichsten die mehrsamigen abnormen Variationen zeigen, das hat *Delpino* nicht weiter beachtet.

Delpino's Anschauungs- und Darstellungsweise ist dem Schreiber dieses sehr sympathisch, weil sich in ihr ein Streben nach dem Erfassen des tieferen Zusammenhangs der morphologischen und systematischen Erscheinungen der Pflanzenwelt, kurz ein philosophisches Denken ausprägt.

Der italienische Biologe ist in Folge seiner speculativeren Geistesrichtung, wohl selbstständig, zu manchen Ergebnissen gelangt, zu denen auch Verfasser dieses gekommen war, so ausser der oben erwähnten Deutung der Placentation der *Primulaceen* etc. zu der Überzeugung, dass der Spross aus Sprossgliedern als einfacheren morphologischen Elementen besteht, dass also die Achse, die sonst als einfach gedacht wird, von allem Anfang, und schon im blattlosen Vegetationspunkte, aus Gliedern zusammengesetzt ist, zu denen je ein Blatt als ihr Endtheil (der aber am Sympodium der Achsenglieder meist lateral auftritt) gehört, was *Delpino* so ausdrückt, dass die Achse das Resultat der Vereinigung der Basaltheile der Blätter (fusione dei fillopodii) ist. Dies hat *Delpino* zuerst in einer vorläufigen Mittheilung: „Causa meccanica della fillotassi quincunciale“ 1880 ausgesprochen, welcher er 1883 seine ausführliche „Teoria generale della fillotassi“ folgen liess. Dieselbe wohl motivirte Anschauung habe ich bereits 1875 meinen Arbeiten „Über terminale Ausgliederungen“ und über Placenten zu Grunde gelegt, womit ich mir indess nicht die Priorität dieses Gedankens vindiciren will, da die darin enthaltene Wahrheit, von der das Gros der heutigen Botaniker zu ihrem Schaden nichts weiss oder wissen will, schon vordem verschiedenen Vorgängern (*Agardh*, *Engelmann*, *E. Meyer*, *Steinheil*, *Gaudichaud*, *Hochstetter*, *Hanstein*) zum Bewusstsein gekommen war, freilich auch mit Irrthümern vermenget und ohne ausreichende Begründung.

Was aber nun *Delpino's* Lehre von der Antispermie der Coniferen betrifft, welche im Princip mit *Eichler's* Excrescenztheorie identisch ist, so muss ich bedauern, dass sie für mich nicht annehmbarer ist als die letztgenannte Auffassung. Die Anamorphosen durchwachsender Abietineenzapfen lehren etwas ganz Anderes. Natürlich erklärt *Delpino* die auf die Anamorphosen gegründete Ansicht, zu der sich Männer wie *Mohl*, *Al. Braun*, *Caspary*, *Engelmann*, *Parlatore* bekannten, für irrig (una veduta erronea). Wenn wir aber fragen, womit *Delpino* den Irrthum in jener Ansicht nachweist und womit er seine Auffassung als thatsächlich wahr beweist, so berühren wir den schwächsten Punkt in seiner Argumentation. In eine Widerlegung

durch eine andere und gründlichere Interpretation der Abnormitäten lässt sich *Delpino* mit keinem Sterbenswörtchen ein, entweder misst er den Abnormitäten gleich den exklusiven Genetikern keine Bedeutung zu, oder glaubt er, dass schon *Strasburger* und *Eichler* die von *Stenzel* und mir neuestens gegebene Interpretation derselben widerlegt haben. Die Resultate scrupulöser und für das Verständniß der Coniferenblüthen und der Gymnospermie selbst so wichtiger Untersuchungen fertigt er mit einem Machtspruch ab. Noch über die neueste Publication *Velenovský's* (Zur Deutung der Fruchtschuppe der Abietineen in Flora 1888 N. 34), welcher in Folge seiner Untersuchung durchwachsender Lärchenzapfen nur das bestätigen konnte, was genaue und vorurtheilsfreie Beobachter gefunden hatten, sagt *Delpino*: „Der Autor hat in dem Studium der Übergänge von fruchtbaren Carpiden in vegetative Blätter und in der Beobachtung einer allmählichen Bildung einer Achselknospe den Beweis zu finden geglaubt, dass die zwei verschmolzenen eichenbildenden Placenten zwei Blätter dieser Achselknospe sind. Die von diesem Autor beobachteten Thatsachen sind wahr, die Beobachtungen sind richtig, aber ihre Deutung ist verfehlt.“

Von einem Nachweis, wesshalb diese Deutung verfehlt ist, keine Spur, sie muss verfehlt sein, weil sie der Theorie von der Antispermie der Coniferen widerspricht; so wie sie auch früher schon verfehlt sein musste, weil sie der entwicklungsgeschichtlichen Deutung der Fruchtschuppe als Discus, der comparativen Deutung als Excrecenz zuwiderläuft.

Wir wollen also einmal von den Anamorphosen ganz absehen und nur das Gewicht der Argumente prüfen, welche *Delpino* für seine Antispermielehre bei den Coniferen anführen kann. Diese Gründe sind ziemlich einfach: 1. die angeblich evidente Homologie eines Zapfens der Cycadeen mit einem Zapfen der Araucariaceen, z. B. von *Pinus*; 2. die Consequenz der allgemeinen Theorie des Carpid's, wie sie von *Delpino* entwickelt worden ist.

Ad 1. *Delpino* sagt, die vollkommene Homologie eines Zapfens von *Zamia* und eines Zapfens von *Pinus* sei an sich evident und unwidersprechlich (indiscutibile); jener habe gewiss nur eine Achse, folglich auch dieser; folglich müsse Deckschuppe und zugehörige Fruchtschuppe von *Pinus* zusammen ein einziges in zwei Theile getheiltes Blatt, nämlich ein Carpid sein.

Das ist aber ein *petitio principii*. Wenn die Homologie beider Zapfen evident ist, so folgt natürlich aus ihr die Zugehörigkeit beider Schuppen von *Pinus* zu einem Blatt; aber jene Homologie ist etwas, was erst zu beweisen ist. Wäre sie so evident und unwidersprechlich, wie *Delpino* meint, so wäre es ja unbegreiflich, wie scharfsinnige Botaniker ersten Ranges wie *Mohl*, *Braun* u. a., in anderer Weise auch *Strasburger*, diese evidente Homologie nicht nur nicht gesehen, sondern mit ihren Auffassungen hätten geradezu leugnen können. Daraus etwa, dass das Fruchtblatt einer *Zamia* und die Fruchtschuppe von *Pinus* am Ende schildförmig verdickt ist, also aus dem ähnlichen Habitus, folgt noch lange nicht, dass diese Theile homolog sind.

Ad 2. Was die Allgemeine Theorie des Carpid's betrifft, so müssen wir unterscheiden zwischen der Berechtigung dieser Theorie an sich und zwischen ihrer Anwendung auf die Coniferen. Wir wollen zunächst annehmen, die Theorie sei vollkommen wahr und berechtigt, es gäbe nur pleurosperme und antisperme Carpiden. Pleurosperm sind die Carpiden der Coniferen offenbar nicht, man mag Deckblatt und Fruchtschuppe zusammen für ein Carpid

oder nur die Fruchtschuppe für eine carpidiäle Bildung, bei *Araucaria* also für ein Carpid nehmen. Somit bliebe nur die Antispermie übrig. Nähmen wir die Ligula von *Araucaria* für ein dem Deckblatt angewachsenes Carpid an, so würde dieses Carpid sein Ovulum auf der Mitte seiner Unterseite tragen; das ist aber nach der allgemeinen Carpidentheorie nicht möglich, folglich muss die Ligula und auch sonst die Fruchtschuppe eine antisperme Placenta des Fruchtblatts (vulgo Deckblatts) sein. Diese Argumentation ist ganz im Sinne *Delpino's* geführt, obwohl er sich selbst nicht so deutlich ausgedrückt hat, weil er die Antispermie der Coniferen wieder als evident ansieht. Ist also die Carpidentheorie richtig, so ist auch die Antispermie der Coniferen erwiesen und die Deutungen der Anamorphosen, die *Stenzel*, ich u. A. gegeben haben, sind falsch. Damit sind wir auf die Prüfung der Allgemeinen Carpidentheorie selbst hingewiesen. Wir fragen: ist diese Theorie so zuverlässig, dass sie eine sichere Anwendung auf solche fragliche und strittige Fälle, wie sie bei den Coniferen vorkommen, zulässt, umfasst sie alle Möglichkeiten, beruht sie auf einer vollständigen Induction? Die Antwort muss leider lauten: Nein.

Dass die Ränder oder Seitentheile eines Carpids allein eichentragend sind, der Mitteltheil aber steril, ist zwar am häufigsten der Fall und gleichsam normal, doch giebt es Ausnahmen. Manchmal trägt nur der eine Blattrand des Carpids eine Reihe Ovula oder auch nur ein Eichen, der andere ist steril; so z. B. dort wo am Innenwinkel des Faches nur eine Ovularreihe oder ein Ovulum sitzt. Sodann kommt es, freilich sehr selten, vor, dass auch die Mediane des Carpids Ovula erzeugt. Bei *Nuphar* stehen zwar die Ovula gewöhnlich nur auf beiden Flanken, allein nach *Strasburger* können auch einzelne Eichen genau in der Mediane des Carpids stehen. Bei *Brasenia peltata* sind dann nach *Eichler* und *Strasburger* die wenigen (2) Ovula sämmtlich auf der Mediane des Carpids inserirt, die Seitentheile steril, also das Gegentheil von dem, was *Delpino's* Theorie verlangt.

Diese Theorie vergisst ferner ganz auf die zahlreichen Farne, deren Sporangien oder Sori weder am Blattrande noch auf einem ventralen Blattsegment, sondern auf der Unterseite der Fruchtblätter entspringen. Es giebt also auch eine *Hyposporie* und kann darum wohl auch eine *Hypospermie* geben. Die *Araucariaceen* sind aber *hyposperm*, wenn deren Fruchtschuppe aus verschmolzenen Fruchtblättern besteht. Ja es ist noch eine vierte Art der Placentation möglich, wenn nämlich der Sorus oder das Ovulum zu einem sehr einfachen, reducirten Fruchtblatt terminal ist; das wäre also eine wahre *Acrosporie* resp. *Acrospermie*. *Acrosporie* findet sich in einer noch später näher zu erläuternden Weise bei den *Psiloteen* (denn der Sporangienstand ist kein Zweig, sondern eine Blattmetamorphose), und wenn man die Pollensäcken der *Gymnospermen* als Sporangien betrachtet, bei den Staubblättern der *Gnetaceen*, *Acrospermie* dagegen, wie ich noch weiterhin zeigen werde, bei den *Taxaceen* und *Gnetaceen*. Die Induction, mittelst welcher *Delpino* seine Theorie des Fruchtblatts gewonnen hat, ist somit unvollständig, sie umfasst nur zwei Fälle der Placentation, die *PleurospERMIE* und *Antispermie*, ohne von zwei anderen, allerdings selteneren, aber möglichen und wie gezeigt werden wird, wirklich realisirten Fällen, der *Hypospermie* und *Acrospermie* Notiz zu nehmen.

Ausserdem beachtet *Delpino's* Theorie nicht den Unterschied, der zwischen der hypothetischen Antispermie der *Araucariaceen* und der Antisporie z. B. der *Ophioglosseae* bestehen würde. Denn die Sporangien der letzteren sind am ventralen Abschnitt des Fruchtblattes

randständig (etwas nach der Oberseite hin verschoben), das Ovulum der Araucariaceen wäre aber auch auf der ventralen Excrescenz unterseitig. Im ersteren Falle ist die Antisporie aus der Pleurosporie abgeleitet, bei den Araucariaceen wäre aber die Antispermie aus der Hypo-spermie zu deduciren.

Die Hauptsache aber ist, dass *Delpino's* Theorie des Fruchtblatts in keiner Weise geeignet ist, die Excrescenznatur der Fruchtschuppe der Araucariaceen zu beweisen. Die Excrescenznatur dieser Fruchtschuppe bleibt auch einer Carpidentheorie zufolge nur eine gedachte Möglichkeit, welcher die andere Möglichkeit, dass die Fruchtschuppe aus selbständigen Carpiden bestehe, entgegensteht. Welche dieser beiden Annahmen thatsächlich begründet, also wahr ist, das muss in einer ganz anderen Weise, mit ganz anderen Beweisgründen erst erwiesen werden.

2. Morphologischer Werth der Abnormitäten (Anamorphosen).

Den einzigen Ausweg aus dem Labyrinth der so verschiedenen Theorien gewährt nur die Methode der Anamorphosen, jener in continuirlichen Reihen von Übergangsformen existirenden, zumeist durch den Process des Vegetativwerdens erzeugten Umbildungen oder Metamorphosen eines metamorphen und daher morphologisch unverständlichen Gebildes, durch welche dasselbe zuletzt in eine dem morphologischen Verständniss zugängliche Form übergeführt wird, woraus dann mit objektiver Sicherheit erkannt werden kann, welcher morphologische Werth ihm zukommt.

Leider wird diese einfache Wahrheit noch immer von vielen und z. Th. hervorragenden Botanikern nicht anerkannt. Sowohl die Beweiskraft der Anamorphosen, der sogenannten Abnormitäten, wird gelehnet, als auch die Richtigkeit der auf diesem Wege erlangten Erkenntnisse (z. B. morphologische Bedeutung und Bildung des Ovulums, der Anthere, auch der uns hier beschäftigenden Fruchtschuppe der Araucariaceen) bestritten. Ich habe für die Geltendmachung dieser Methode und für die morphologische Richtigkeit der mit ihr gewonnenen Resultate schon so viele Argumente vorgebracht, dass ich darauf verzichten kann, auf neuere Einwürfe und Gegenargumentationen (wie z. B. in *Göbel's* „Vergleichender Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane“), die wesentlich nichts Neues vorbringen, weiter einzugehen, zumal ich nicht erwarten kann, bei jenen, die derartige Anschauungen hegen, mit meiner Ansicht durchzudringen. Bemerken will ich nur, dass die Werthschätzung der Anamorphosen zumeist im umgekehrten Verhältnisse steht zu dem Vertrauen, welches der entwicklungsgeschichtlichen Methode in Ansehung ihrer Bedeutung für das morphologische Verständniss entgegengebracht wird. Ich habe den Werth der abnormen Anamorphosen für die Morphologie desto besser erkannt und schätzen gelernt, je mehr ich mich von der Unzulänglichkeit der entwicklungsgeschichtlichen Methode und von der Verkehrtheit vieler aus ihr deducirten morphologischen Ansichten überzeugte. Dagegen sind zumeist jene Botaniker, welche alle Aufklärung von der Entwicklungsgeschichte erwarten und sich holen, zugleich diejenigen, welche den Werth und die Zuverlässigkeit der Anamorphosen am meisten bestreiten. So sagt z. B. *Baillon* (*Recherches organogeniques sur les fleurs femelles des Conifères*, Ann. d. scienc.

nat. IV. Série Bot. Tome XIV): „Que dirai-je maintenant des faits tératologiques, qu'on ne leur ait souvent appliqué avec raison, à savoir, qu' ils se prêtent avec élasticité à fournir des arguments aux manières de voir les plus opposées?“ Diesen Vorwurf würde aber mit mehr Recht die organogenetische Methode verdienen, mittelst welcher in der citirten Abhandlung nachgewiesen wurde, dass das Ovulum der Coniferen ein Fruchtknoten ist, die Fruchtschuppe der Araucariaceen ein Cladodium und der Arillus der Taxaceen ein Discus, lauter entwicklungsgeschichtliche Ergebnisse, von welchen eines irrthümlicher ist als das andere.

Ich gebe allerdings zu, dass der ferner Stehende, der kein eigenes Urtheil über die Anamorphosen sich gebildet hat, den Eindruck empfangen kann, als ob auch die teratologische Methode die verschiedensten Auslegungen zulassen würde. Früher berief man sich z. B. auf die Abnormitäten des Ovulums, um daraus dessen Sprossnatur zu deduciren; von mir und Anderen wurde mittelst derselben Methode seine Bedeutung als Fiederblättchen bewiesen. Um bei den Coniferen zu bleiben, so ergaben die Abnormitäten der Fruchtschuppe der Abietineen nach den Einen das Resultat, dass dieses Gebilde aus zwei Blättern bestehe, während dieselben Abnormitäten nach *Strasburger* mit dem Discus, nach *Eichler* mit der Carpidenexcrecenz am besten harmoniren sollten. An solchem Zwiespalt der Resultate waren aber nicht die Anamorphosen, sondern die einzelnen Beobachter schuld. Die einstigen Vertheidiger der Sprossnatur des Ovulums, welche im Vorhinein an diese Sprossnatur glaubten, begnügten sich mit der Ausdeutung einzelner abnormen Formen, ohne vollständige Anamorphosenreihen vergleichend zu studiren, und verfelen daher in den doppelten Irrthum, einestheils sprossähnliche Umbildungen des Ovulums für Sprosse anzusehen und andererseits wirkliche, aber dem Ovulum fremde adventive Sprosse für Umbildungen des Ovulums zu halten. Diejenigen aber, welche ohne alle vorgefasste Meinung möglichst vollständige Anamorphosenreihen streng vergleichend untersuchten und in ihnen selbst die Belehrung über die morphologische Natur des Ovulums suchten, gelangten alle (*Brongniart, Caspary, Cramer, Buchenau, ich selbst*) zu wesentlich demselben, höchstens nur in untergeordneten Punkten, welche der Berichtigung durch die Anamorphosen selber immer fähig waren, differirenden Ergebniss, nämlich zur Foliolartheorie des Ovulums. Ganz ähnlich verhielt es sich mit den Anamorphosen der Fruchtschuppe der Abietineen. Alle Beobachter, welche diese Anamorphosen ohne Vorurtheil und bis zur letzten Umbildungsphase verfolgten, und deren ist eine lange Reihe (*Al. Braun, Caspary, Oersted, Parlatores, Stenzel, Engelmann, Willkomm, ich selbst, Velenovský*), erhielten übereinstimmend das gleiche Resultat. Allenfalls vorhandene Differenzen im Detail hatten nur darin ihren Grund, dass nicht alle Beobachter gleich vollständige Reihen vor sich gehabt oder nicht alle Umstände genau erwogen hatten, und diese Differenzen waren daher auch leicht zu beseitigen.

Strasburger's und *Eichler's* völlig abweichende Deutungen der Abnormitäten stehen dagegen ganz vereinzelt da, dadurch veranlasst, dass beide Forscher mit einer bereits fertigen Ansicht an sie herangetreten sind und diese Ansicht um jeden Preis und gewaltsam (namentlich *Eichler* mit seiner Druckhypothese) mit den Abnormitäten in Übereinstimmung zu bringen suchten, statt aus ihnen selbst die Aufklärung zu suchen; wobei sie die durch klare Zwischenformen erwiesene Identität der beiden Spaltstücke der Fruchtschuppe mit den Knospenvorblättern, worauf Alles ankommt, durchaus nicht sehen wollten.

Die Geschichte der Botanik lehrt, dass die Geringschätzung und Vernachlässigung der teratologischen Methode in der Morphologie erst seit jener Zeit allgemeiner geworden ist, seit welcher die Entwicklungsgeschichte zur ersten oder gar einzigen Instanz in allen morphologischen Fragen erhoben wurde. In neuester Zeit ist infolge der Anerkennung der Descendenzlehre wenigstens der morphologische Vergleich wieder zu einer grösseren Geltung gelangt. Die Methode der Anamorphosen, welche doch nur eine Consequenz der ewig wahren Metamorphosenlehre ist, bleibt aber von den Genetikern fortwährend unverstanden. Die älteren Botaniker vor 1840 dachten von den Abnormitäten und von der Methode ihrer Verwerthung in der Morphologie viel besser und viel richtiger als die neueren, zumal die Genetiker. Männer wie *H. v. Mohl*, *Al. Braun*, auch *R. Brown*, *Brongniart*, *A. de St. Hilaire* u. a. schätzten sie hoch als Quelle morphologischer Erkenntniss. Ich habe mit Absicht auch *St. Hilaire* erwähnt, obwohl oder weil in der „Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane“ zum Schlusse der langen Auseinandersetzung des § 3 contra Methode der Abnormitäten ein Ausspruch des französischen Botanikers citirt wird, aus dem man folgern könnte, auch er habe wie die Genetiker die besagte Methode verworfen. „Die bisherige Teratologie, sagt *Göbel*, hat freilich dazu beigetragen, die Missbildungen und deren Studium (wem? den Genetikern) gründlich zu verleiden, denn häufig genug ist es gegangen, wie *A. de St. Hilaire* sagt: „sans cette condition les monstruosités favoriseraient également tous les rêves de l' imagination, et, comme disait *M. Henri de Cassini*, on verrait en elles tout ce qu' on voudrait y voir.“

Dieser ganz aus allem Zusammenhang gerissene Satz hat aber bei *St. Hilaire* eine ganz andere Pointe; nicht gegen die consequente und logische Verwerthung der Abnormitäten zu morphologischer Erkenntniss überhaupt ist er gerichtet, sondern gegen deren unvorbereitete und unverständige Verwerthung. Die ganze Stelle lautet in den *Leçons de botanique* pag. 823. in der Übersetzung also: „Ich habe gesagt, dass die Untersuchung der Monstrositäten uns oftmals die verborgensten Geheimnisse der Pflanzenorganisation offenbart; indessen werde ich nicht verhehlen, dass eine wirkliche Aufklärung durch die Beobachtung der Abnormitäten davon abhängt, dass man zuvor ein tieferes Studium der Morphologie gemacht habe; ohne die Erfüllung dieser Bedingung („sans cette condition“) würden die Monstrositäten in gleicher Weise alle Träume der Einbildungskraft begünstigen.“

Mit dieser Bedingung wird Jedermann einverstanden sein; denn in der That haben oft Dilettanten in der Botanik aus den ihnen leicht zugänglichen Abnormitäten ohne gründliches Studium der Morphologie „in naiver Weise“ recht verkehrte Schlüsse gezogen. Das gilt aber nicht am wenigsten auch von der Entwicklungsgeschichte, welche gerade in neuerer Zeit sehr viele und recht absonderliche „rêves de l' imagination“ favorisirt hat. Auch das ist wahr, dass man in den Abnormitäten alles sehen kann, was man in ihnen sehen will, wenn man sie nämlich nicht unbefangen und nicht ohne ein bereits mitgebrachtes Vorurtheil studirt und auslegt, wofür gerade auch die Geschichte der Deutungen der Fruchtschuppe der Abietineen ein eclatantes Beispiel geliefert hat. Meinen Arbeiten über das Ovulum, die Anthere, die Fruchtschuppe der Abietineen kann dieser Vorwurf nicht gemacht werden; ich habe aus ihren Abnormitäten Aufklärungen gewonnen, die ich anfangs gar nicht erwartet hatte und die meinen früheren Anschauungen zuwiderliefen, denn auch mir waren vor dem

Studium der Abnormitäten die Ovula wahre Knospen, die Ovula der Gymnospermen hielt auch ich mit *Baillon*, *Strasburger* etc. für nackte Fruchtknoten und die Fruchtschuppe der Abietineen galt mir in Folge der *Strasburger*'schen Arbeiten lange genug als ein Discusgebilde.

St. Hilaire's Auffassung der Abnormitäten ist aber so treffend, dass ich mir, den Ansichten des Tages gegenüber, nicht versagen kann, sie hier in der Übertragung anzuführen. Er sagt l. c. pag. 818 ff. Folgendes: „Die Abnormitäten der Pflanzen sind nicht, was man sonst so oft gesagt hat, Naturspiele, bizarre Unregelmässigkeiten, durch zufällige Ursachen veranlasst. Es sind eigenthümliche Modifikationen, deren Erklärung immer auf allgemeine Principien zurückgeführt werden kann, einfache Folgen ganz allgemeiner Gesetze der Organisation. Die Anomalie ist eine abweichende Anordnung, welche ihre Grenzen und ihre Regeln hat; sie zeigt uns manchmal den Übergang aus der gewöhnlichen Ordnung in eine neue und manchmal eine Mischung von beiden.“

„Man darf ihre Charaktere nicht ausserhalb der allgemeinen Organisation der Pflanze suchen; sie sind nur der von der Abnormalität afficirten Pflanzenart fremd. Die abnormalen Erscheinungen, welche gewisse Individuen zeigen, trifft man als normalen Zustand bei anderen Pflanzen wieder, und zwischen zwei Blüthen, von denen die eine monströs, die andere normal ist, besteht oftmals kein anderer Unterschied, als dass derselbe Zustand bei der ersteren ausnahmsweise, bei der anderen aber für gewöhnlich auftritt. Die Monstrosität kann also betrachtet werden als eine bei einem Individuum oder einer Gesamtheit von Organen ungewohnte Annahme des normalen Baues einer anderen Gesamtheit von Organen oder eines anderen Individuum; es ist also eine übertragene Organisation. Folglich sind die Gesetze der Teratologie oder die Kenntniss der Monstrositäten dieselben wie diejenigen der normalen Morphologie (Organographie).“

„Die Botaniker haben seit Langem das Studium der Anomalien vernachlässigt; sie affektirten eine Geringschätzung derselben und die berühmtesten unter ihnen betrachteten die pflanzlichen Monstrositäten als Gebilde, welche die Natur degradirten und für die Wissenschaft kein Interesse besässen.“

So sprach im J. 1840 *St. Hilaire* von seinen Vorgängern, was würde derselbe erst von manchen jetzigen Nachfolgern sagen müssen?

„Es sind kaum vierzig Jahre her, dass man die teratologischen Thatsachen mit Eifer gesammelt und mit Verständniss in Zusammenhang gebracht hat. Die Philosophie hat die Pflanzenabnormitäten nicht mehr vernachlässigt. Man hat nach den Ursachen eines Zustandes geforscht, der nur dadurch bemerkenswerth ist, weil er ungewohnt ist, nach den Umständen, die ihn begünstigen, nach den Hindernissen, welche seine Entstehung hemmen; man hat aufgehört als naturwidrig zu bezeichnen, was nur gewohnheitswidrig war; man hat erkannt, dass das Studium der monströsen Anordnung, wenn ich mich so ausdrücken darf, oft zu einer tieferen Erkenntniss der gewöhnlichen Anordnung geführt hat; schliesslich hat man gefühlt, wie sehr dem Naturforscher die Teratologie nützlich ist, nicht nur um ihn zu einer praeciseren Bestimmung der Gesetze der Organisation anzuleiten, sondern auch um die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzen aufzuklären.“

Das Alles klingt ganz anders als das aus dem Zusammenhang gerissene Citat, welches dem Autor der „Vergleichenden Entwicklungsgeschichte“ gerade gepasst hat. Ganz dieselben Anschauungen, die auch *St. Hilaire* vertritt, sind es, welche ich seit Jahren verrete, in deren Geiste ich die Anamorphosen der Ovula, der Anthere u. s. w. studirt habe, und welche die Genetiker beharrlich ablehnen.

Die Adepten und Jünger sind dann immer noch leichter mit ihrem Urtheil fertig als die Meister. *)

Noch möge ein anderer, wahrhaft goldener Ausspruch aus der älteren Zeit der Gegenwart in Erinnerung gebracht werden.

„Um die hier in Frage stehenden Zweifel zu lösen (betreffend die Deutung der Theile einer Anthere) ist wohl, wie in vielen anderen Fällen, die Beobachtung von Missbildungen geeigneter, als die Untersuchung von normal entwickelten Blüten, indem in den letzteren nur selten, z. B. zwischen den Blumenblättern und Staubfäden von Nymphaea, ein allmählicher Übergang von dem einen Organ ins andere stattfindet, sondern meistens dieser Übergang sprungweise erfolgt und desshalb die Art und Weise des Übergangs durch leicht trügliche Schlüsse und Analogien ermittelt und oft errathen werden muss, während in missgebildeten Blüten häufig ein Rückschritt von der Form des einen Organs zu der des ihm vorausgehenden stattfindet und so durch mannigfache Mittelformen, welche bald mehr zu dem einen, bald mehr zu dem andern Organe hinneigen, eine allmähliche Veränderung der einen Form in die andere dargelegt wird, so dass bei Untersuchung solcher Fälle die Art des Übergangs nicht nur dem Untersuchenden subjectiv wahrscheinlich, sondern auch einem Anderen demonstrierbar wird. **) Desshalb lieferten denn auch die Missbildungen von den Zeiten Linné's an die hauptsächlichsten Data zur Ausbildung der Lehre von der Metamorphose, und man darf wohl behaupten, dass ohne Beobachtungen missgebildeter Blüten der menschliche Scharfsinn kaum im Stande gewesen wäre, den richtigen Weg zur Erklärung der Blütenbildung zu finden; auch jetzt noch sind sie in vielen Fällen der Faden, mittelst dessen allein wir im Stande sind, uns durch die morphologischen Labyrinth zuwinden.“

Der dieses schrieb, vor mehr als fünfzig Jahren schrieb, war aber kein Abnormitätenfex mit beschränktem Gesichtskreise, sondern kein Geringerer als *H. von Mohl* ***), einer der schärfsten Denker unter den Botanikern unseres Jahrhunderts, den ein ungewöhnlich treff-

*) Ein Solcher sagt in „Flora“ 1890. H. 1. S. 67 bei Besprechung meiner Arbeit über die Placenten: „Welchen geringen Werth das Studium der Missbildungen für die Entscheidung entwicklungsgeschichtlicher Fragen hat, ist schon genugsam von anderer Seite betont worden.“ Mit der „anderen Seite“ ist die „Vergleichende Entwicklungsgeschichte“ gemeint. Für die Entscheidung entwicklungsgeschichtlicher Fragen haben die Missbildungen gar keinen Werth, aber die Begriffsverwirrung liegt darin, dass „morphologische Fragen“ eo ipso für entwicklungsgeschichtliche Fragen genommen werden.

**) Freilich aber, was nutzt alles Demonstrieren, wenn der Andere principiell nicht hinsehen will und das ihm subjectiv Wahrscheinliche vorzieht, so wie ich es mit dem Demonstrieren der Vergrünungen des Ovulum vielfach erleben musste.

***) Dissertation vom J. 1836. Beobachtungen über die Umwandlung der Antheren in Carpelle.

sicheres Urtheil alles was er angriff (in Morphologie, Anatomie, Physiologie, Pflanzengeographie) mit einer für seine Zeit sehr seltenen Praecision und Exaktheit behandeln liess. Auch *Strasburger* sagt von ihm (Conif. S. 187), dass „alle Arbeiten dieses Forschers in vieler Beziehung zu den besten gehören, die aus diesen Zeiten stammen; — und selbst dort, wo wir zu anderen Resultaten gelangten, bleiben uns seine Angaben werthvoll, weil sie immer auf genauer Beobachtung und scharfsinnigem Vergleich beruhen.“ *H. v. Mohl* gehörte auch zu jenen immer seltener werdenden Forschern, welche guten Gegengründen zugänglich sind und nicht bei ihren einmal ausgesprochenen Meinungen verharren. Er hielt z. B. zuerst die Fruchtschuppe der Abietineen für ein einziges Blatt (wie später *Van Tieghem*), er corrigirte aber seine Ansicht sofort, nachdem *Caspary's* und *Oersted's* teratologische Untersuchungen bekannt geworden waren; und er erkannte alsbald auch die morphologische Übereinstimmung zwischen der Fruchtschuppe der Abietineen und der Doppelnadel von *Sciadopitys*.*) Auch konnten ihn an der Gymnospermie der Coniferen *Baillon's* entwicklungsgeschichtliche Resultate nicht irre machen. In diesen „anderen Resultaten“ war *Mohl* auch gegen *Strasburger* im vollen Rechte.

An dritter Stelle will ich noch die Ansichten eines neueren ausgezeichneten Forschers, nämlich *Strasburger's*, über die Abnormitäten besprechen. *Strasburger* nimmt zu ihnen eine eigenthümliche Stellung ein, er verwirft sie nicht so ganz, wie die extremen Genetiker, und beurtheilt sie in der Theorie ziemlich richtig; doch macht sich auch bei ihm der Einfluss der Anschauungen der genetischen Schulen bemerkbar, in Folge dessen er sie in praxi nicht viel anders als die Genetiker behandelt. Er sagt (Coniferen und Gnetaceen S. 402), der Werth der Bildungsabweichungen sei sehr verschieden beurtheilt worden, indem die Einen das höchste Gewicht auf dieselben legten, die Anderen ihnen jede wissenschaftliche Bedeutung abgesprochen haben. Das liege in der verschiedenen Natur der Bildungsabweichungen, welche entweder Anpassungserscheinungen oder Rückschlagserscheinungen sind. Die ersteren (z. B. durch Insectenstiche und Parasiten erzeugte Auswüchse, Veränderungen durch Druck u. s. w.) seien ohne morphologischen Werth; von grossem morphologischen Werthe seien dagegen die Rückschlagserscheinungen. „Diese offenbaren uns oft mit einem Schlage den morphologischen Werth eines Gebildes, indem sie uns seinen Ursprung vorführen: so z. B. die Umwandlung der Fruchtschuppen der Abietineen in Laubsprosse (und doch die Fruchtschuppe ein Discus?), die Verwandlung der Staubblätter oder Fruchtblätter in Laub- oder Blumenblätter u. s. w.“

Die Unterscheidung der Anpassungs- und der Rückschlagserscheinungen hat aber ihr Häkchen. *Strasburger* sagt selbst, dass es nicht leicht, ja in vielen Fällen nicht möglich ist, sicher zu entscheiden, was eine Anpassungs- und was eine Rückschlagserscheinung ist. Damit ist aber der Willkür, dem subjektiven Dafürhalten Thor und Angel geöffnet. Wenn das Ergebniss der Abnormitäten dem anderweitig gebildeten Urtheil nicht entspricht, so sagt man einfach, diese Abnormitäten beruhen nicht auf dem Rückschlag, sondern auf blosser Anpassung, und das Zeugniß der Anamorphosen wird schön auf die Seite geworfen. Zu den Anpassungen zählt *Strasburger* überdiess noch „Missbildungen, die durch gewisse Entwicklungszustände begünstigt werden, ohne in der Natur der Gebilde selbst begründet zu sein.“ Dahin sollen

*) Morphologische Betrachtung der Blätter von *Sciadopitys*. Bot. Ztg. 1871. N. 1. und 2.

die Anamorphosen der Ovula gehören. Auf diesem Wege gelangt auch *Strasburger* gleich den Genetikern dahin, die durch die Abnormitäten so klar und anschaulich demonstrierte Natur der Ovula, der Anthere, auch der Fruchtschuppe der Abietineen zu leugnen und die Abnormitäten in einer zu der vorgefassten Ansicht gerade passenden Weise zu interpretiren.

Abgesehen aber von diesem in der Praxis höchst unsicheren Werthe der Unterscheidung der Anpassungs- und der Rückschlagserscheinungen, behaupte ich ausserdem, dass nicht bloss die Rückschläge, sondern ebenso gut auch die progressiven Umbildungen von morphologischem Werthe sind. Reine Rückschläge im Sinne von Atavismus kommen übrigens kaum irgendwo vor. Wenn ein Staub- oder Fruchtblatt verlaubt, so geschieht es nicht in Folge einer atavistischen Kraftwirkung, denn das Stadium eines sporangientragenden Laubblattes liegt unermesslich weit zurück bei den Anfängen der Gefässpflanzen. Ich habe früher geglaubt, dass die Verlaubung der Ovula auf atavistische Zustände zurückführt, dass der zum Ovularblättchen seitliche Nucellus auf ein ursprüngliches phylogenetisches Stadium hindeutet, indem aus einem solchen Blättchen bei den Farnen das Ovulum der Phanerogamen hervorgegangen sein müsste. Dies stiess auf Widerspruch, namentlich von Seite *Strasburger's*, und mit Recht, wie ich zugebe. Die Vergrünungsstadien der Ovula sind in der That keine Rückschläge, sondern haben progressiven Charakter, sind Fortbildungen zunehmend vegetativer Art, sind aber darum nicht weniger werthvoll, als wenn sie regressiven Charakter besitzen würden. Das Ovulum bleibt nämlich immer dieselbe morphologische Bildung, ob es normal reproduktiv entwickelt oder ob es in geringerem oder höherem Grade vegetativ geworden ist; die Grade der vegetativen Ausbildung nähern es aber unserem Verständniss mehr als die normale Bildung, sie zeigen, dass das Ovulum ein Blattglied ist, welches normal reproduktiv ausgebildet wird; die Vergrünungsstadien zeigen ferner, wie die Bildung der Integumente zu Stande kommt; sie widerlegen also die neueste (von *Strasburger*, *Göbel*, *Baillon*, *Eichler* u. a. vorgetragene) morphologische Lehre, dass das Ovulum und sein Hauptbestandtheil, das Macrosporangium, principiell vom vegetativen Blattgliede verschieden, ein sogenanntes Gebilde „sui generis“ wäre. Denn die Reproduktionsorgane sind zwar physiologisch, nicht aber morphologisch verschieden von jenen vegetativen Theilen, in welche sie sich durch Vegetativwerden (über welches *Nägeli's* Abstammungslehre in ausgezeichnete Weise Licht verbreitet) umwandeln. Wenn ein Eikern oder ein Pollenfach vegetativ wird, so schwindet es desswegen nicht vom Fruchtblatt oder vom Staubblatt, sondern es bildet nur dieselben Zellen, aus denen sich in weiteren Zellengenerationen normal Pollenmutterzellen oder Keimsackmutterzellen bilden würden, zu vegetativen Gewebezellen aus, bleibt aber sonst, morphologisch betrachtet, was es im normalen Zustand war; die vegetative Ausbildung lässt aber erst erkennen, welchen morphologischen Werth es eigentlich, im abnormen und im normalen Zustand in gleicher Weise, besitzt. Ich komme übrigens in einem folgenden Abschnitt eingehender darauf zurück.

Auch die Trennung der beiden in der Fruchtschuppe der Abietineen enthaltenen Fruchtblätter und ihre Umbildung in die zwei ersten Blätter einer Achselknospe, welche die Abnormität der durchwachsenen Zapfen zeigt, kann nur in beschränktem Sinne als Rückschlagserscheinung bezeichnet werden. Die Trennung und die Vermehrung der Knospenblätter, welche in einer von *Velenovský* beobachteten Abnormität an Lärchenzapfen sogar alle auf

ihrer Unterseite ein Ovulumrudiment trugen, hat zwar den Charakter eines Rückschlags, denn gewiss hatte die Blüthe der Vorfahren der Abietineen zahlreichere und unter einander freie Carpiden, aber die Ausbildung dieser Fruchtblätter zu Knospenschuppen, ihre Form und Textur sind gewiss nicht atavistisch, sondern durch progressive Weiterbildung der vegetativen Knospe bewirkt; von einer geheimen atavistischen Kraft als Ursache des Rückschlags kann natürlich keine Rede sein. Die vegetative Knospe hat eben auch zahlreiche und freie Knospenschuppen, wie die supponirte Blüthe der Vorfahren Carpiden, daher der Anschein des Rückschlags.

Wir brauchen uns aber keine Scrupel deswegen zu machen, ob eine Abnormität Rückschlagserscheinung ist oder nicht; die einzige Bedingung des morphologischen Werthes der Abnormitäten ist nur die, dass zusammenhängende Übergangsformen derselben vorhanden seien und dass diese wie auch insbesondere das Endglied der ganzen Reihe vollkommen verständlich seien, so dass in der Deutung der minder verständlichen normalen Bildung kein Zweifel und keine Zweideutigkeit übrig bleibe.

3. Nachweis der Gymnospermie.

Bevor ich an die Aufklärung des morphologischen Baues der Blüthen der Gymnospermen gehe, wird es nöthig sein, zuvor die Gründe zu erwägen, durch welche die Gymnospermie dieser Pflanzenklasse nachgewiesen und gegen die Einwürfe der Antigymnospermisten geschützt wird. Zwar könnte dies als ein überflüssiges Beginnen erscheinen, nachdem die Gymnospermielehre bereits durch *Braun* und *Eichler* ziemlich auf der ganzen Linie den Sieg über die Antigymnospermielehre errungen und ihr Hauptgegner in Deutschland, *Strasburger*, die Waffen gestreckt hat. Wenn ich dennoch die Gründe für und gegen die Gymnospermie in Erwägung ziehe, so geschieht es darum, weil das grössere oder geringere Gewicht dieser oder jener Argumente zumeist nicht gehörig nach Gebühr beurtheilt wird.

Die Gymnospermie der Cycadeen war, was die Leichtigkeit ihrer Begründung betrifft, immer sehr im Vortheil gegen die Gymnospermie der Coniferen. (Die Gnetaceen brauchen wir hier nicht weiter zu beachten, weil die Deutung ihres weiblichen Organs als Ovulum oder als Fruchtknoten durchaus von der für die Coniferen erwiesenen Bedeutung abhängt.) Sobald anerkannt wird, dass es bei *Cycas* fiederspaltige Blätter sind, welche die weiblichen Organe an ihren Rändern tragen, so ist damit auch schon die Gymnospermie der Cycadeen so gut wie nachgewiesen, wenigstens im hohen Grade wahrscheinlich gemacht. Denn es giebt kein Beispiel im ganzen Pflanzenreich, dass Blüthen normal auf Blättern entspringen würden (obwohl dies in Abnormitäten allerdings, namentlich von *Caspary* bei Rheum, Cucumis, *Urtica* *) beobachtet worden ist), hingegen ist die Stellung der weiblichen Organe von *Cycas* genau an Stelle eines Blattabschnittes für ein Ovulum vollkommen passend, nachdem das Ovulum in Anamorphosen in einen Blattzipfel wirklich übergeht und ihm (morphologisch, nicht physiologisch) homolog ist. Der Mangel einer Narbe auf der den Nucellus umgebenden Hülle,

*) *Caspary*: Über Blüthensprosse auf Blättern. 1875.

die Verschmelzung des Nucellus und der Hülle in ihrem unteren Theile sind auch dem Ovulum günstiger als dem Fruchtknoten. Freilich der sicherste Beweis, dass auf den Fruchtblättern von *Cycas* Ovula und nicht Fruchtknoten situiert sind, wären wie überall sonst in zweifelhaften Fällen die Anamorphosen, die wirkliche durch Mittelformen nachzuweisende Umbildung in das Fiederblättchen des Carpid. Solche sind aber für die Cycadeen leider nicht bekannt. Trotzdem ist die Wahrscheinlichkeit, dass die an Stelle von Randzipfeln des Blattes befindlichen weiblichen Organe Ovula sind, unvergleichlich grösser als die, dass es blattbürtige Blüten wären, welche auch im Hinblick auf die männlichen Blüten phylogenetisch gar nicht zu verstehen wären.

Kurz, die Gymnospermie der Cycadeen ergibt sich ganz ungezwungen und naturgemäss aus dem morphologischen Orte und der ganzen Bildung ihrer weiblichen Organe, wogegen die Deutung dieser Organe als Fruchtknoten den Cycadeen nur von den Coniferen aus aufgezwungen werden konnte. Wenn der Grundsatz berechtigt ist, dass man bei morphologischen Vergleichen und Analogiebeweisen von den klareren Fällen ausgehen und die minder klaren nach jenen beurtheilen soll, so war *Al. Braun* gewiss wohlberathen, dass er bei der Vertheidigung der Gymnospermielehre von den Cycadeen ausging und die Gymnospermie zuerst bei diesen fest zu begründen bestrebt war.

Die Angiospermie hätte bei den Cycadeen nur dann bessere Aussichten, wenn die fiederspaltigen Carpiden, wie überhaupt die gefiederten Laubblätter der *Cycas* keine Blätter, sondern Cladodien oder flache Äste wären, aus welchen die weiblichen Blüten auf eine naturgemässe Weise ihren Ursprung nehmen würden. Auch diese curiose Idee hatte ihre Vertreter (namentlich *Miquel* *) wegen des acropetalen Wachstums der Cycadeenblätter, also auf entwicklungsgeschichtlicher Grundlage. Wir brauchen uns aber zum Glück mit dieser Ansicht, die zu den vielen entwicklungsgeschichtlich gewonnenen Irrthümern gehört, nicht weiter zu befassen, nachdem heutzutage selbst die Genetiker davon zurückgekommen sind.

Schlimmer als bei den Cycadeen lag die Gymnospermiefrage bei den Coniferen. Hier war es keineswegs so leicht zu entscheiden, was als Carpid betrachtet werden sollte. Darum fand bei ihnen die entwicklungsgeschichtliche Methode ein günstiges Terrain, auf welchem sie der Gymnospermie sehr unangenehm werden konnte. Immer waren es zumeist die Coniferen, auf welche die Opposition gegen *R. Brown's* Gymnospermielehre sich stützte, niemals aber hatte diese Opposition einen so wissenschaftlichen Anstrich, als seitdem *Baillon* und *Payer*, der verdiente und erfahrene Entwicklungsforscher, auf Grund ausgedehnter organogentischer Untersuchungen nachgewiesen hatten, dass die Hülle des Nucellus in vielen Fällen mit zwei getrennten, hufeisenförmigen Primordien angelegt wird und sich somit analog manchen Fruchtknotenhüllen (bei Chenopodeen, Polygoneen) u. s. w. zu bilden anfängt. Diese beiden Primordien könnten doch, sagte man, nichts anderes sein als Fruchtblätter, wofür dann noch

*) *Baillon* (Bulletin de la Soc. Linnéenne de Paris, 5. Aug. 1885) will sogar auf entwicklungsgeschichtlichem Wege gefunden haben, dass das Fruchtblatt der Cycadeen aus einem Deckblatt und einem die Blüten (Ovula) tragenden dazu axillären Flachspross wie bei *Araucaria* zusammengesetzt sei. Dazu bemerkte *Eichler* (Conf. S. 15), dies sei einstweilen sehr zu bezweifeln. Der Flachspross gehört jedenfalls hier wie bei den Abietineen und bei *Araucaria* in den entwicklungsgeschichtlichen Mythos.

besonders die Entwicklung der Hülle von *Taxus* sprach, deren zwei Primordien mit den zwei voraufgehenden Schuppenblättern alterniren, sich also der phyllotaktischen Regel gemäss ganz wie Blätter betragen. Diese Entwicklungsgeschichte wurde dann auch in Deutschland von einem so gediegenen Forscher wie *Strasburger* bestätigt und die Fruchtknotennatur der *Brown'schen* Ovula mit grosser Bestimmtheit daraus deducirt, in Folge dessen sogar der bisherige *Brongniart'sche* Name *Gymnospermae* mit berechtigter Consequenz von *Strasburger* aufgegeben und ihm die Benennung *Archispermae* substituirt wurde. Es war ein schwacher Trost für die Gymnospermie der Coniferen, wenn *Al. Braun* und *Eichler* das Zugeständniss machten, dass wohl auch ein Integument aus zwei verwachsenen Blättern bestehen könnte, nachdem doch die Integumente Blätter der Samenknope seien; denn die Samenknope ist keine Knope und die Integumente sind keine ganzen Blätter.

Ich selbst habe mich in meiner ersten grösseren morphologischen Arbeit: „Über die morphologische Bedeutung der Samenknochen“ in Flora 1874 der Ansicht von *Baillon* und *Strasburger* mit voller Überzeugung angeschlossen, und zwar nicht so sehr aus dem Grunde, dass mir die entwicklungsgeschichtliche Begründung derselben in erster Reihe imponirt hätte (ich wusste ja schon damals, dass die entwicklungsgeschichtlichen Befunde verschiedene Deutungen zulassen, von denen die gerade mit grösster Bestimmtheit aufgestellte Deutung nicht immer die richtige sein muss), sondern weil nach dem Ergebniss der comparativen Untersuchungen *Strasburger's* die weiblichen Organe der Coniferen, wenn es Ovula wären, durchwegs eines Fruchtblatts entbehren würden. Ich hatte in dem eben genannten Aufsatz in der Flora die These aufgestellt und begründet: „Kein Eichen ohne Carpell.“ Von der Wahrheit dieses Satzes war ich vollkommen überzeugt und ich halte ihn noch heute mit aller Bestimmtheit aufrecht. Es hat mir immer sehr widerstrebt, dass bei *Taxus* und *Ginkgo* völlig fruchtblattlose Ovula existiren sollten, so sehr auch der Angenschein dafür war, und ich hegte immer die Erwartung, dass sich diese Ausnahme vom allgemeinen Gesetz des ganzen Reiches der Phanerogamen und selbst der Gefässkryptogamen (wo gewiss Sporangien (Eusporangien) oder die ganzen Sori dem Ovulum homolog sind) als nur scheinbar herausstellen würde. Die Annahme eines totalen Aborts des Fruchtblattes z. B. bei *Taxus* erschien mir immer als ein sehr zweifelhafter Nothbehelf, dem vollends alle Wahrscheinlichkeit abging, wenn er auf alle Coniferen ausgedehnt werden sollte. Desswegen schien mir die entwicklungsgeschichtliche Lehre *Baillon's* und *Strasburger's* auf Wahrheit zu beruhen; durch sie war ja die Hülle des Nucellus als aus zwei Fruchtblättern bestehend nachgewiesen. Die Angiospermie der Coniferen (und damit mittelbar auch der Gnetaceen und Cycadeen) schien somit unumstösslich begründet 1. durch die Entwicklungsgeschichte, 2. durch das Postulat, dass jedes Ovulum ein Fruchtblatt voraussetzt.

Da erschien im J. 1876 *Stenzel's* Schrift: Beobachtungen an durchwachsenen Fichtenzapfen (Nova Acta Leop. Carol. Bd. XXXVIII. N. 3), in welcher durch vollständige Reihen lehrreicher Anamorphosen in erschöpfender Weise der Beweis geliefert wurde, dass die Fruchtschuppe der Fichte (und somit unbedenklich auch der übrigen Abietineen) kein Discusgebilde ist, wie durch *Strasburger's* entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen dargethan zu sein schien, sondern ein Verwachungsprodukt zweier Blätter, welche je ein Ovulum auf ihrer Unterseite tragen.

Durch diese Arbeit *Stenzel's* nahm die Frage nach der Gymnospermie der Coniferen eine ganz andere Wendung. Zwar waren die Abnormitäten durchwachsender Zapfen von *Picea*, *Pinus* und *Larix* schon früher mehrfach beobachtet worden, zuerst von *Al. Braun*, dann von *Caspary*, *Parlatore* und *Oersted*, und auf Grund derselben war schon wiederholt erklärt worden, dass die Fruchtschuppe aus zwei verschmolzenen Knospenschuppen bestehe, allein die früheren Angaben waren fragmentarisch, z. Th. ohne Abbildungen, wenigstens waren keine vollständigen Reihen der Anamorphosen, wie zum erstenmale in *Stenzel's* Arbeit, gegeben worden, ohne welche auch die Abnormitäten keine volle überzeugende Kraft haben. So kam es dann, dass z. B. *Al. Braun* selber die zwei Fruchtschuppenblätter nicht als Carpiden, sondern nur als Deckblätter der Ovula, welche letztere er dann als selbständige axilläre Blüten auffasste, deuten konnte. Wegen dieses Mangels vollständiger Anamorphosenreihen in getreuen und klar verständlichen Abbildungen ist es begreiflich, dass selbst die behauptete Zusammensetzung der Fruchtschuppe aus zwei Knospenblättern zweifelhaft erschien, nachdem *Strasburger*, der doch die Abnormitäten sehr eingehend studirt hatte, dieselben ganz anders zu deuten vermochte und versichern konnte, die Resultate der Untersuchungen der monströsen Zapfen von *Pinus Brunoniana* bestätigten durchaus die entwicklungsgeschichtlich gewonnenen Angaben (*Conif.* S. 169); es sei der Discus, welcher sich in die zwei den beiden „Blüthen“ zugehörigen Theile spalte.

Ich konnte aber bald selbst *Stenzel's* Beobachtungen durch Untersuchung des von *Willkomm* erhaltenen Fichtenzapfens vollauf bestätigen und mich von der Correctheit seiner Auffassung der Anamorphosen durch Autopsie überzeugen.

Nichts konnte die entwicklungsgeschichtliche Lehre, dass die weiblichen Organe der Coniferen Fruchtknoten seien, schlagender widerlegen als eben diese wohlverstandenen Anamorphosenreihen. Das entwicklungsgeschichtliche Trugbild der axillären Ovulum-Blüthen und Inflorescenzen verschwand mit einemmale sammt dem vermeintlichen Discus, statt ihnen erschienen auf der Bildfläche zwei reale Carpiden mit je einem unterseitigen Ovulum. *Strasburger* hatte sich bereits über die beiden Theilstücke der in der Abnormität entzwei gespaltenen Fruchtschuppe geäußert: sie könnten jedenfalls keine Blätter sein, denn sonst könnten die Blüten unmöglich auf ihrer Aussenseite zu stehen kommen (*Conif.* S. 169). Da sie aber ganz gewiss Blätter sind (Blätter derselben Achse, welche die übrigen Knospenblätter erzeugt), so muss der Ausspruch umgekehrt giltig sein; die Ovula können keine Blüten sein; denn sonst könnten sie unmöglich auf die Aussenseite der beiden Blätter zu stehen kommen. Als Ovula mit einfachem Integument können sie aber ganz wohl auf der Unterseite ihres Carpids sich befinden, weil sie einem Sporangien-Sorus mit Indusium, der auch bei Farnen blattunterseitige Stellung hat, homolog und selbst ein monangischer einfach behüllter Sorus sind. *)

Die weiblichen Organe der Abietineen sind also nach dem Zeugniß der Anamorphosen ebenso blattbürtig wie die Ovula der Cycadeen, und dies ist der beste Beweis, dass sie ebenfalls

*) Wenn ich den vergleichenden, von *Prantl* eingeführten Ausdruck monangischer Sorus gebrauche, so will ich damit keineswegs sagen, dass derselbe aus einem polyangischen Sorus durch Reduction entstanden sei; vielmehr ist der monangische Sorus oder das behüllte Einzelsporangium (Eusporangium, Sporocyste) ursprünglicher und aus ihm der polyangische Sorus mit zahlreichen Leptosporangien) durch weitere Blattverzweigung hervorgegangen.

Ovula sind, weil Blüten aus der Unterseite eines Tragblatts womöglich noch mehr dem gesetzlichen Blütenursprung widersprechen würden, als bei den Cycadeen Blüten am Rande eines Blattes. Daraus ergibt sich aber von selbst die Gymnospermie aller übrigen Coniferen und ebenso auch der Gnetaceen. Mein ehemaliger Einwurf gegen die Gymnospermie der Coniferen, dass ihren Ovulis, wenn die Fruchtschuppe eine discoide Bildung ist, die Fruchtblätter fehlen würden, ist durch die Anamorphosen der Abietineen wenigstens für diese Gruppe und gewiss auch für die übrigen Araucariaceen mit doppelter Fruchtschuppe hinfällig geworden. Wir dürfen uns sogar der Hoffnung hingehen, dass selbst bei den Taxaceen noch Carpiden nachgewiesen werden können oder dass ihr scheinbarer Mangel sich wird phylogenetisch befriedigend aufklären lassen. Dies wird denn auch wirklich im weiteren Verlaufe dieser Abhandlung geschehen.

Was aber den entwicklungsgeschichtlichen Nachweis des angeblichen Fruchtknotens der Coniferen, der aus zwei Blattprimordien gebildet sein sollte, betrifft, so gilt von ihm gerade das, was *Baillon* von den Abnormitäten gesagt hat: Die Entwicklungsgeschichte ist so schmiegsam und elastisch, dass sie für die entgegengesetztesten Anschauungen Argumente liefert.

Die Ähnlichkeit der ersten Anlage des Integuments mancher Coniferenovula mit der Anlage einiger angiospermen Fruchtknoten sollte den Beweis liefern, dass dieses Integument ebenfalls ein Fruchtknoten sein müsse. Nun kann zwar die ähnliche Entwicklung als Stütze einer anderweitig aus guten Gründen vermutheten Identität, zumal bei verwandten Pflanzen, von Werth sein, — in diesem Sinne habe ich die ontogenetische Deutung bis zur besseren Belehrung durch die Anamorphosen gelten lassen —, aber für sich allein beweist sie eine solche Identität noch nicht, weil auch Organe von verschiedenem morphologischen Werthe sich ähnlich entwickeln und angelegt werden können. Was z. B. das Verhältniss des Integuments zum Pistill betrifft, so kann bekanntlich ein Pistill in Form eines gleich hohen Ringwalles angelegt werden (Primulaceen); bei *Panicum aduncum* (nach *Payer* Org. tab. 148) bildet es sich als Wall um den Ovularhöcker, einem Integument längere Zeit (bis zum Auswachsen der Griffeltheile) vollkommen ähnlich; doch aber ist trotz der ähnlichen Entwicklung das Pistill kein Integument. Wenn ein Integument, das kreisförmig angelegt wurde, später eine zweilippige Mündung erhalten kann (z. B. *Polygala*), worauf schon *Caspary* hingewiesen*), warum könnte nicht auch ein Integument ganz frühzeitig mit 2 Lappchen, also mit auf zwei entgegengesetzten Seiten gefördertem Wachsthum sich um den Nucellus erheben, ohne dass deswegen die „Primordien“ Blätter sein müssten? Es ist nur ein grundloses Verurtheil, wenn man glaubt, dass die erste Anlage an morphologischer Wichtigkeit und Beweisfähigkeit vor einem späteren Stadium in allen Fällen etwas voraus hat, nachdem doch congenitale Verschmelzungen mehrerer Glieder ebenso häufig sind wie frühzeitige oder ursprüngliche Spaltungen eines sonst einfachen Gebildes. Das Integument ist übrigens in der That als aus zwei verschmolzenen Fiederlappchen des Ovularblättchens gebildet zu denken (*Čelakovský* Neue Beiträge zur Foliolartheorie des Ovulum 1884 S. 11. Fig. 31, 32), daher es nicht zu

*) Auch in Vergrünungsformen inclinirt das innere Integument sehr zur zweilappigen oder zweilippigen Bildung (s. z. B. *Alliaria officinalis* in Bot. Ztg. 1875 Tab. II.)

verwundern ist, wenn es einmal auch wirklich mit 2 Primordien sich zu bilden anfängt. Die Lage dieser Primordien hängt allerdings von dem Symmetrieverhältniss des Integuments zum Carpid oder zur Fruchtschuppe (Abietineen) oder zum vorausgehenden Blattquirl (Taxus) ab. Bei Taxus alterniren die Lappen mit dem letzten Blattpaare, auf der Fruchtschuppe steht der eine Integumentlappen nach aussen, der andere nach innen. Diesem Symmetrieverhältniss entspricht auch die Stellung der beiden Lappchen oder „Primordien“, wenn die Fruchtschuppe mehrere Ovula erzeugt, während diese Stellung der Annahme eines Blütenstandes nach phyllotaktischen Regeln keineswegs entgegenkommt, worüber sich schon *Eichler* in den Blüthendiagrammen I. S. 67. beklagt hat, wo die betreffende Anmerkung lesenswerth ist.

Noch möchte ich bemerken, dass *Strasburger's* Darstellungen von einem getrennten Ursprung der „Primordien“ des Integumentes sehr wenig erkennen lassen. Bei *Pinus pumilio* erscheint das Integument vielmehr wie ein nur unterseits nicht ganz geschlossener Wall. (*Strasb.* Conif. Taf. V. Fig. 8. 10.) Auch bei Taxus (Taf. I. Fig. 2, 3), Ginkgo (Taf. I. Fig. 22, 23), Thuja occidentalis (Taf. III. Fig. 3), Cupressus (Taf. IV. Fig. 33) sieht man nur einen Ringwall mit 2 mehr geförderten entgegengesetzten Seiten, obwohl im Texte von den zwei hufeisenförmigen Carpiden die Rede ist. Bei Podocarpus tritt das innere Integument entschieden als gleich hoher Ringwall auf und dann als zweiter äusserer Ringwall das äusserer Integument (Taf. II. Fig. 39—43). Die weitere Bildung ist vollkommen die einer anatropen Samenknoospe, auf welche der Begriff Fruchtknoten und Discus nur höchst gezwungen angewendet werden kann. In der That ist auch von den Vertheidigern der Gymnospermie der Coniferen der Bau des anatropen Ovulums von Podocarpus öfter geradezu als ein Demonstrationsobjekt verwendet worden.

Die mehr oder weniger ausgesprochene Zweilappigkeit des Integuments der Coniferen erhält übrigens auch noch in dem tief 2lappigen oder zweiklappigen Indusium mancher Farne (Hymenophyllum, Dicksonia, Cibotium) ihr entsprechendes Analogon oder vielmehr Homologon, weil das Integument phylogenetisch sicherlich dem Indusium homolog ist. Der vom Indusium behüllte randständige Sorus einer Hymenophyllacee ist seiner Stellung nach vergleichbar dem randständigen Ovulum einer Cycas, der unterseitige 2klappige Schleier mit Sorus einer Dicksonia aber dem unterseitigen Ovulum einer Abietinee.

Die beiden Typen des Integuments, die bei den Coniferen vorkommen, nämlich der zweilappige und der ganzrandig becherförmige Typus, finden sich wieder beim Indusium der Hymenophyllaceen (Hymenophyllum und Trichomanes) und der Cyatheaceen (Dicksonia oder Cibotium und Cyathea).

Die Thatsachen der Entwicklungsgeschichte beweisen also die Angiospermie der Coniferen nicht im geringsten, sie sind wie gewöhnlich zweideutig und bedürfen der Erklärung von anderer Seite, namentlich von Seite der Anamorphosen. Diese aber lassen nur die Deutung zu, dass die weiblichen Organe Ovula, aber keine Fruchtknoten sind, was mit dem bei den Cycadeen auch ohne Anamorphosen hinlänglich klaren Verhalten derselben Organe auf das beste harmonirt. Dieses Resultat wird dann für die Coniferen noch durch verschiedene, immerhin gewichtige Nebenumstände bestätigt, so durch die für Blüten resp. Carpiden nach phyllotaktischen Regeln oft ungehörige Orientierung der Integumentlappen, die Form des anatropen Ovu-

lums u. a. Schliesslich wird die Zweilappigkeit des Integuments auch noch durch die Analogie mancher Farnindusien vorzüglich illustriert.

Ich habe die Gründe, welche für die Gymnospermie und gegen die entgegengesetzte Deutung (Angiospermie) der Gymnospermen mit Entschiedenheit sprechen, desshalb im Zusammenhange und ausführlicher besprochen, weil dies bisher noch nirgends in wünschenswerther Weise geschehen ist. *Eichler* hat z. B. in seinen Controversen bei weitem nicht alle und gerade die wichtigsten Argumente (Anamorphosen) nicht hervorgehoben, ausserdem manche irrige Anschauungen (z. B. Knospennatur des Ovulums, die Möglichkeit einer Umbildung eines Integuments in einen Fruchtknoten und ähnl.) mit einfließen lassen; *Strasburger* dagegen hat in seinen Angiosp. und Gymnosp. auffälliger Weise die Gründe, welche ihn bewogen haben, die Gymnospermie wieder aufzunehmen, gänzlich mit Stillschweigen übergangen. Und doch glaube ich, dass es nöthig ist, in einer so wichtigen Frage zu voller Klarheit zu gelangen, schon aus dem Grunde, um einer abermaligen Auferstehung der für begraben gehaltenen Irrlehre nach Kräften vorzubeugen.

II. Die Coniferen.

A. Weibliche Blüten.

1. Entwicklungsgeschichte und Anamorphosen der Abietineenblüthe.

Dass ich meine Untersuchung der weiblichen Blüten der Coniferen mit den Abietineen beginne, hat nicht etwa darin seinen Grund, dass ich die Abietineen an den phylogenetischen Anfang der Coniferen stellen wollte, indem ich vielmehr die Taxaceen und vor allen Ginkgo (diese mit *Delpino*) an den Anfangspunkt der ganzen Ordnung stelle; sondern nur darin, dass die Abietineen vollständige Anamorphosenreihen aufweisen, mit deren Hilfe die Entwicklungsgeschichte der Coniferenblüthen aufgeklärt werden kann. Bei den Taxaceen dagegen kennen wir keine Anamorphosen, wir sind daher bei ihrer Deutung lediglich auf die Entwicklungsgeschichte und den morphologischen Vergleich angewiesen und bedürfen desswegen für sie ein sicheres Verständniss ihrer Entwicklungsgeschichte, welches uns nur durch den Vergleich mit der bereits richtig gedeuteten Entwicklungsgeschichte der Abietineen aufgeschlossen werden kann.

Nach *Strasburger's* Untersuchungen erscheint die Fruchtschuppenanlage von *Pinus pumilio* (Conif. Taf. V. Fig. 1—10) in der Achsel des Deckblatts in der Form eines abgeflachten queren Wulstes, an welchem alsbald eine mittlere Erhöhung sichtbar wird, während die beiden seitlichen Ecke zu den beiden Ovulis werden. Durch eine frühzeitige Bevorzugung des Wachstums der dem Deckblatt zugekehrten Seite der Fruchtschuppenanlage werden aber die Ovularanlagen nach der Innenseite verschoben und umgewendet. Nun aber findet eine eigenthümliche Weiterentwicklung der Anlage in der Weise statt, dass dieselbe auf ihrer Deckblattseite über den Ovulis zu dem eigentlichen grösseren Theile der Fruchtschuppe emporwächst, als breiter flacher Schuppentheil, den ich im Folgenden die *Crista* der Frucht-

schuppe nennen will (um sie von der ganzen Fruchtschuppe, dem ganzen Achselprodukt zu unterscheiden). Mit ihr congenital wächst der sich streckende lang kegelförmige mittlere Höcker, auf ihrer Innenseite einen Kiel, am Ende, wo er frei ist, den Mucro bildend, der zuletzt, nachdem der schildförmig verdickte Endtheil durch bevorzugtes Wachstum auf der Innenseite gleichsam umgekippt ist, auf die Mitte des Schildes (Apophyse) nach aussen gelangt. Die Kiel- und Mucrobildung auf der Fruchtschuppe durch den mitwachsenden mittleren Höcker der Anlage ist aber nur der Gattung *Pinus* eigen. In den anderen Gattungen der Abietineen ist der mittlere Höcker klein, wächst nicht mit der Crista fort und bildet zwischen den beiden Eichen nur eine mediane Anschwellung.

Da auch auf den Verlauf und die Lagerung der Gefässbündel in der Fruchtschuppe ein grosses Gewicht gelegt wird, so ist noch zu bemerken, dass die Fruchtschuppe aus der Zapfenrachis zwei Bündel erhält, welche auch sonst in Achselknospen einzutreten pflegen; eines derselben spaltet sich bei *Pinus pumilio* schon in der Rachis, so dass hier drei Bündel, ein medianes und zwei seitliche, mit nach aussen gekehrten Tracheen in die Fruchtschuppe treten. Die Fruchtschuppe der Fichte erhält dagegen nur zwei Bündel, indem jene Spaltung unterbleibt. Es verzweigen sich dann in der Fruchtschuppe diese 2 seitlichen Bündel in zahlreichere Zweige, welche alle in einer Ebene liegen und dem Deckblatt ihre Tracheen zuwenden.

Die Entwicklungsgeschichte, wie sie oben kurz in den Hauptzügen nach *Strasburger* skizzirt worden, lässt aber keine bestimmte Deutung der Fruchtschuppe zu. Sie lässt nicht einmal erkennen, ob die Ovula wirklich Ovula oder Fruchtknoten sind. Das hat *Strasburger* in seinem zweiten Werk *Angiosp. und Gymnosp.* bereits eingesehen und mit dem Aufgeben seiner früheren Deutung zugestanden. Aber auch alle sonstigen Deutungen sind um nichts sicherer. Dass das Achselprodukt des Deckblattes ein Spross ist, das scheint aus seiner Anlage und seinen beiden Gefässbündeln noch am deutlichsten hervorzugehen, doch aber hat dies *Eichler* nicht abgehalten, in der Fruchtschuppe eine Excrescenz zu sehen und das mit dieser Excrescenz versehene Deckblatt als 3spurig zu bezeichnen (er giebt aber an, dass z. B. bei *Abies Douglasii* die Fruchtschuppe aus der Zapfenachse nur ein kräftiges Bündel erhält). In der That wäre es nicht unmöglich, dass sich die Excrescenz eines Blattes gleich an der Basis des letzteren abtrennte und dann gleich aus der Achse besondere Bündel erhielte. Wenn man jedoch die Anlage der Fruchtschuppe für einen Achselspross ansieht, so kann man ferner auch den mittleren Höcker zwischen den Eichen verschieden deuten. *Strasburger* sagt (*Conif.* S. 51) „er lasse sich als der Vegetationskegel der Anlage erkennen.“ Warum? Ein Vegetationskegel giebt sich als solcher nur damit zu erkennen, dass Blattanlagen aus ihm hervorgehen; das ist aber hier nicht der Fall. Der Höcker kann also ebensowohl ein Blatthöcker sein. Auch die Discusnatur der Crista der Fruchtschuppe ist keineswegs damit erwiesen, dass sie sich später als die Ovula bildet. Es können sich auch echte selbständige Blätter verspätet bilden, z. B. das Deckblatt später als die zugehörige Achselknospe; warum also nicht auch das Fruchtblatt später als das zugehörige Ovulum?

Kurzum, die Entwicklungsgeschichte bietet keinen Verlass und keine Gewähr dafür, ob man die Fruchtschuppe für eine axilläre Excrescenz oder für einen Achselspross, und im letzteren Falle für einen einzigen Spross mit einer oder mit mehreren verschmolzenen Carpiden oder für eine 2 — mehrblüthige Inflorescenz ansehen darf; sie widerlegt aber auch keine der bereits

aufgetauchten Auffassungen. Die anatomische Methode kann ebenfalls nichts apodiktisch entscheiden.

Strasburger und *Eichler* berufen sich hauptsächlich noch auf den morphologischen Vergleich zum Erweis ihrer Anschauungen. Da aber dieser die beiden so diametral entgegengesetzten Ansichten begründen soll, so ist leicht einzusehen, dass auch dieses sonst so werthvolle Hilfsmittel im Stiche lässt. Der morphologische Vergleich ist nämlich nur dann annähernd zuverlässig und führt zu richtigen Ergebnissen, wenn der Ausgangspunkt des Vergleiches vollkommen sicher und aufgeklärt ist, wenn ferner kein begründeter Zweifel auftauchen kann, ob nicht etwas Unvergleichbares, etwas Verschiedenwerthiges verglichen wird. Nun beginnt *Eichler* seine vergleichende Deduktion mit den reducirtesten Typen, mit *Dammara* und den *Podocarpeen*; *Strasburger* dagegen, vergleichsweise richtiger, mit den *Taxeen*, welche sich aber desshalb weniger zum Ausgangspunkte eignen, weil das terminale nackte Ovulum jedenfalls eine stark reducirte Blüthe ist. Wegen der so verschiedenen Ausgangspunkte ihrer vergleichenden Deductionen gelangten beide Forscher nothwendigerweise zu ganz verschiedenen Resultaten, welche sich überdies beide von der Wahrheit weit entfernt haben.

Die Erklärung der Entwicklungsgeschichte der *Abietineenfruchtschuppe* liefert weder die Anatomie, noch der morphologische Vergleich, sondern glücklicherweise die Anamorphosen. Diese lehren, dass die Fruchtschuppe nur im untersten Basaltheil axil sein kann, in dem weitaus grössten oberen, bis unter die Insertion der Ovula reichenden Theile aus zwei Carpiden besteht, welche in einer Fläche neben einander liegend, mit den einander zugekehrten Rändern zu einem anscheinend einfachen Gebilde verschmolzen sind, hiebei ihre Oberseite dem Deckblatt zukehren und auf der vom Deckblatt abgewendeten, nach innen schauenden Unterseite die Ovula, ein jedes Carpid ein Ovulum, tragen. Nachdem die Oberseite der Carpiden gegen das Deckblatt schaut, so sind die Gefässbündel derselben mit ihrem Gefässstheil ebenfalls dahin gewendet. In der Durchwachsung bildet aber der Achsel spross, dem die 2 Carpiden angehören, sich reicher ausbildend, weitere Blätter in verschiedenen Übergängen bis zur normalen Achselknospe. Zunächst bildet er öfter ein drittes Blatt, welches nach vorn gegen das Deckblatt steht und meist mit den 2 Carpiden mehr oder weniger verwachsend und sich fruchtschuppenartig ausbildend, die Fruchtschuppe blappig und innen mit den sich ausbildenden Blatträndern der 3 Blätter versehen erscheinen lässt. Ein viertes Blatt steht dann dem dritten gegenüber hinten. Über die beim Übergange aus der vollblättrigen Knospe in die zweiblättrige Fruchtschuppe nothwendig stattfindende Verdrehung der in die Fruchtschuppe eingehenden Blätter, über die Verschmelzung der zwei Carpiden mit jenen Rändern, mit denen sie sich in der vollentwickelten Knospe als deren zwei erste Blätter (Vorblätter) hinten berühren u. s. w., sage ich hier nichts weiter, da ich dies Alles in meiner „Kritik“ und in meiner Duplik eingehend auseinandergesetzt habe. Ich wiederhole nochmals, dass alle Einwände *Eichler's* dagegen ungiltig sind und auf lauter Missverständnissen beruhen.

Wenn *Eichler* gegen den Spross mit verwachsenen Fruchtblättern einwendet (Weibl. Bl. S. 15), dass von der Achse, an welcher die Fruchtschuppe entspringen soll, objektiv durchaus nichts wahrgenommen werden könne, so ist dem entgegenzuhalten, dass die erste Anlage der Fruchtschuppe bis zum Beginn der Ovularbildung als eine solche Achse angesehen werden kann, mit demselben Rechte, mit welchem *Strasburger* die erste Anlage

der Doppelnadel von *Sciadapitys* als Sprossachse betrachtet. Der Einwand aber, dass davon nichts zu sehen sei, dass die Fruchtschuppe aus zwei Blättern zusammenwüchse, sie sei vielmehr schon in der Anlage vollkommen einfach, lässt den comparativen Morphologen, den Verfasser der Blüthendiagramme nicht wiedererkennen. Mit demselben Rechte könnte man gegen die Zusammensetzung des Pistills der *Primulaceen* u. a., die doch auch in den Blüthendiagrammen gelehrt wird, einwenden, dass auch dort nichts davon zu sehen sei, dass die Pistillarwand durch Verwachsung mehrerer Fruchtblätter entstände, dass vielmehr der Ringwall, mit dem das Pistill entsteht, von Anfang an vollkommen einfach erscheint. Darin besteht ja der Charakter der congenitalen Verwachsung, dass sie nur comparativ, nicht aber entwicklungsgeschichtlich erkannt werden kann. Hier aber ist es der Vergleich der normalen Fruchtschuppe mit deren Anamorphosen, der die congenitale Verwachsung der Carpiden in derselben erkennen lässt.

Durch diesen Vergleich wird jetzt erst die sichere Deutung der Entwicklungsgeschichte ermöglicht. Die Fruchtschuppe in ihrer ersten Anlage ist ein Spross, wie dies schon die axilläre Stellung und der Eintritt zweier Gefässbündel in dieselbe, wenn auch nicht beweist, so doch nahe legt. Die beiden Ovula gehören zwei Carpiden zu, welche sich aber später als die Ovula, zur Crista verschmolzen, weiter entwickeln, also verspätet sich bilden, wovon wir den Grund jetzt noch nicht einsehen können, später aber vollkommen begreifen werden.

Was ist nun aber der mittlere Höcker zwischen den beiden Eichen der Fruchtschuppenanlage? Nach Analogie anderer Sprosse, welche einen Vegetationskegel dauernd besitzen, möchte man ihn für einen solchen ansehen und dies war ja auch die Deutung, welche ihm *Strasburger* gegeben hat. Wir haben aber in der Fruchtschuppe der *Abietineen* (und auch anderer *Araucariaceen*) einen Spross vor uns, der in seinem Baue von gewöhnlichen normalen Sprossen in eigenthümlicher Weise abweicht. Er besteht nämlich aus wenigen (drei) Sprossgliedern, welche nicht wie sonst um eine centrale Sprossaxe radial angeordnet, sondern alle in eine Fläche gestellt sind, so dass deren seitlich verschmolzenen Blätter alle mit ihren morphologischen Oberseiten (daher auch die Tracheen der Gefässbündel) gegen die Oberseite des Deckblatts gewendet sind. Weiter gehört es zur Eigenthümlichkeit dieses Sprosses, dass er den Charakter eines Achsengebildes nur im ersten Entwicklungsstadium, als einfaches Primordium besitzt, einen Vegetationskegel aber niemals entwickelt, sondern mit dem Eintritt einer Gliederung sofort in die verschmolzenen Blätter (Fruchtblätter und deren Ovula) ausgeht. Der mittlere Höcker der Fruchtschuppenanlage ist somit kein Vegetationskegel, sondern ein drittes, medianes, aber steriles Carpid, welches hier bei den *Abietineen* kein Ovulum bildet (wohl aber manchmal bei anderen *Araucariaceen*, z. B. bei *Thuja orientalis*). Dieser Blattcharakter des mittleren Höckers ist besonders bei *Pinus* sehr deutlich, wo der Höcker mit der Fruchtschuppen-crista congenital verwachsend wie ein Kiel dieser Crista erscheint, der in eine freie Blattspitze, den Mucro, ausgeht. Bei der Fichte und anderen *Abietineen* ohne Mucro verkümmert aber das mediane Blatt, ohne sich am Aufbau der Fruchtschuppen-crista, die demnach wesentlich nur aus den zwei fruchtbaren Carpiden besteht, weiter zu betheiligen. Mit dieser Verkümmernung des dritten, mittleren Blattes hängt es dann zusammen, dass die Fruchtschuppe der Fichte aus der Rhachis nur die zwei primären Bündel erhält, während *Pinus* mit kräftigerem, als Kiel und Mucro entwickeltem medianen Blatt auch in

Folge der Theilung des einen primären Bündels drei Bündel aus der Achse in die Fruchtschuppe aufnimmt.

Wir würden für einen Spross, wie ich ihn hier, auf Grund der Anamorphosen und zahlreicher anderer Bildungseigenthümlichkeiten der Fruchtschuppe dargestellt habe, schwerlich das richtige Verständniß gewinnen können, wenn uns nicht in der Doppelnadel von *Sciadopitys* ein (nach den Untersuchungen *H. v. Mohl's* und *Strasburger's*) geradezu klassischer Beleg eines solchen Sprosses zum Vergleiche vorliegen würde. *Mohl* hat bereits die grosse Analogie im morphologischen Baue der Doppelnadel und der Fruchtschuppe erkannt und gebührend hervorgehoben. Dagegen hat *Strasburger* diese Analogie nicht anerkannt, theils weil er glaubte, die Discusnatur der Fruchtschuppe entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen zu haben, theils weil in der Entwicklung der Fruchtschuppe und der Doppelnadel einige Unterschiede bestehen (*Conif.* pag. 390), die darin ihren Grund haben, dass die zwei Blätter in der Doppelnadel vegetative Blätter sind, während die zwei fertilen Carpiden der Fruchtschuppe ihr Ovulum frühzeitig zu bilden haben. Dieser ganz natürliche Unterschied berührt aber die sonstige morphologische Zusammensetzung beider Gebilde nicht weiter.

Ein untergeordneter Unterschied zwischen der Abietineenfruchtschuppe und der Doppelnadel von *Sciadopitys* besteht ferner darin, dass letztere nur aus zwei gegen das Deckblatt mit ihren Oberseiten gekehrten und verschmolzenen Blättern besteht, während die Anlage der Fruchtschuppe drei Blätter zu bilden hat. Die Anlage der Doppelnadel, von welcher *Strasburger* sehr richtig sagt, sie erinnere anfänglich an eine junge Fruchtschuppenanlage, etwa von *Picea*, noch mehr von *Ginkgo* (*Conif.* pag. 385), wird daher an der Spitze erst seicht, dann tiefer zweilappig, während die Fruchtschuppenanlage, z. B. bei *Pinus* (*Strasb. Conif.* Tab. V. fig. 6, 7.), an ihrem quer breitgezogenen oberen Rande erst seicht dreilappig wird. Wie bei *Sciadopitys* die zwei Lappchen die zwei freien Blattanlagen bedeuten, die dann am gemeinsamen Grunde vereint weiter wachsen, so sind auch die drei Lappchen der Fruchtschuppenanlage drei Blattanlagen, von denen jedoch nur die mittlere bei *Pinus* unverändert weiter wächst, die seitlichen jedoch zuvor die Ovula aus sich erzeugen, bevor sie in congenitaler Verschmelzung auf der Deckblattseite weiter wachsen.

Ein solcher Spross, wie die Doppelnadel von *Sciadopitys* und die Fruchtschuppe der Abietineen, steht in einem interessanten morphologischen Gegensatze zum *Cladodium* oder *Phyllocladium*, welches bekanntlich auch schon unter den Coniferen bei *Phyllocladus* vorkommt. Bei diesem ist der Achsentheil des Sprosses vorherrschend entwickelt und zugleich die Stengelglieder zweizeilig angeordnet und in einer Fläche verbreitert (blattartig), die Blätter aber verkümmert; bei jenem aber ist die Achse verkümmert, später ohne Achsenskeitel, die wenigen, doch überwiegend entwickelten Blätter aber ebenfalls in eine Fläche gestellt und in dieser Lage collateral verschmolzen. Es wird nöthig sein, für den Begriff eines so eigenartig gebildeten Sprosses, wie der letztgenannte, auch einen eigenen Terminus zu haben. Ich möchte dafür den Ausdruck *Symphyllodium* als passend vorschlagen. Die hervorstechendste Eigenthümlichkeit der *Symphyllodien*, die nur als Achselsprosse auftreten können, ist die, dass sie keine vorgebildete centrale Achse, keinen terminalen Vegetationspunkt besitzen, daher auch die Blätter nicht nach einem gemeinsamen Centrum hin orientirt sind; da nun dieser fehlt, so macht sich die Abhängigkeit des Achselsprosses von seinem Tragblatt dadurch geltend,

dass sich alle Blätter mit ihren morphologischen Oberseiten gegen die Oberseite des Tragblatts orientiren, in welcher Lage sie dann auch mit einander verschmolzen sind. Das Symphyllodium verhält sich daher zu seinem Tragblatt ganz ähnlich, wie eine ventrale Excrescenz, also ein blosser Blattabschnitt, zu dem Blatte, von welchem sie erzeugt wird, und darin ist der Ursprung des Irrthums zu suchen, in den *Eichler* mit seiner Excrescenztheorie verfallen ist. Gleichwohl besteht zwischen einem Symphyllodium und einer Excrescenz ein fundamentaler morphologischer Unterschied, eben derselbe, welcher zwischen einem Spross und einem Blattabschnitt oder Blattauswuchs überhaupt besteht.

Das Verhältniss des Symphyllodium zum normalen Achsel spross mit centraler Achse wird noch besonders durch den Vergleich mit den Anamorphosen durchwachsener Fichtenzapfen aufgeklärt. Denn in diesen Abnormitäten geht das Symphyllodium in eine normale mehrblättrige Achselknospe mit terminalem Vegetationspunkt in allen wünschenswerthen Zwischenformen allmählich über. Da zeigt es sich, dass das Symphyllodium aus den nach vorn gegen das Deckblatt zu gelegenen Blättern einer normalen Achselknospe besteht, deren hinterer der Zapfenachse zugekehrter Theil überhaupt nicht gebildet wird. Dies äussert sich bei den Abietineen bereits darin, dass das median vordere Blatt der normalen Achselknospe den mittleren Lappen einer abnorm 3theiligen Fruchtschuppe bildet, dasselbe Blatt, welches auch auf der Anlage der Fruchtschuppe als mittlerer Höcker erscheint. Dieses median vordere Blatt ist aber in der normalen Knospe das vierte Blatt, weil dort das dritte Blatt nach hinten fällt. Dieses letztere tritt manchmal auch in den abnormen Übergangsstadien auf, als ein sehr kleines Schuppenblatt (Zur Kritik Fig. 5 b), welches niemals in die Zusammensetzung der Fruchtschuppe eingeht. Die normale Unterdrückung des hinteren Blattes einer gewöhnlichen Achselknospe der Fichte war für *Eichler* ein besonderes Argument gegen die Zusammensetzung der Fruchtschuppe aus Knospenblättern, ein gänzlich haltloses Argument, da *Eichler* die Natur und Bildung des Symphyllodiums durchaus nicht gekannt hat.

Nachdem ferner die Blätter des Symphyllodiums gegen das Deckblatt orientirt sind, die Blätter einer normalen Achselknospe aber gegen deren eigene Achse, so folgt daraus von selbst, dass dieselben Blätter im Symphyllodium eine andere Lage haben als in der normalen Knospe. Die beiden lateralen Vorblätter und das median vordere Blatt haben ihre morphologische Oberseite gegen die Achse der Knospenachse gerichtet, im Symphyllodium aber gegen das Deckblatt. Um aus ihrer Lage in der normalen Knospe in jene Lage, die sie im Symphyllodium besitzen, zu gelangen, oder umgekehrt, müssten sie sich entsprechend umdrehen, die seitlichen Blätter weniger als wie das mediane Blatt, welches im Symphyllodium eine gänzlich umgekehrte Lage besitzt. Die Abnormitäten, welche Zwischenstufen darstellen, zeigen denn auch diese Blätter in der entsprechenden, aber noch nicht vollendeten Verdrehung. Hierüber möge man meine Abhandlung über die abnormen Fichtenzapfen (Zur Kritik etc.) und die diesbezüglichen Figuren der beigegebenen Tafel einsehen. *Eichler* kam diese Verdrehung, eben weil er keinen Begriff vom Symphyllodium besass, im hohen Grade absurd vor, daher er mich bezüchtigte, dass ich diese Blätter in einer unmöglichen Weise sich drehen lasse; während doch diese Drehung eine Thatsache ist, von der Jeder, der günstig entwickelte abnorme Fichtenzapfen in Zukunft nachuntersuchen wird, sich überzeugen kann.

Noch ist aber ein gewichtiger Punkt der Entwicklungsgeschichte zu besprechen, dessen Vernachlässigung eine dunkle Stelle und wohl gar einen Zweifel in die aus den Anamorphosen gewonnene Deutung der Entwicklungsgeschichte zurücklassen könnte und dessen Aufklärung auch für das Verständniss der Taxaceen nöthig sein wird. Nach *Strasburger's* Darstellung der Entwicklungsgeschichte von *Pinus pumilio* bilden sich nämlich die Ovula auf der ursprünglich oberen, erst später nach innen verschobenen Kante oder aus dem Scheitel der Fruchtschuppenanlage, die Fruchtschuppenrista aber erst später aus der Rückseite dieses Scheitels und der Ovula, was eben *Strasburger* bewogen hat, die Crista für ein Discusgebilde zu erklären. Die Ovula wie auch das zwischen ihnen stehende sterile Blatt sind also Produkte des quergestreckten Scheitels der (offenbar axilen) Anlage, sind terminal zu derselben erzeugt, die Crista aber ist eine rückseitige laterale Bildung. Wie kann also, wird man einwenden, die Fruchtschuppe mit zwei Blättern identisch sein, welche die Ovula auf ihrer Unterseite tragen und aller Wahrscheinlichkeit nach auch auf ihrer Unterseite, also lateral, erzeugt haben werden?

Zur Aufklärung dieses nach den bisher in der Morphologie herrschenden Anschauungen allerdings befremdlichen Widerspruchs zwischen der Entwicklungsgeschichte, wie sie *Strasburger* gegeben, und zwischen den Anamorphosen verweise ich zunächst auf die Entwicklungsgeschichte der Fruchtschuppe von *Pinus resinosa* nach *Baillon's* Darstellung (Ann. sc. nat. 4. Ser. tom. 14. Tab. 12). Die Entwicklung der Fruchtschuppe dieser Art weicht so bedeutend ab von jener der *P. pumilio*, dass es mich wundert, dass *Strasburger* diese Verschiedenheit bei der Besprechung von *Baillon's* entwicklungsgeschichtlichen Angaben und Zeichnungen mit Stillschweigen übergangen hat. (Er erwähnt nur die verschiedene Lage der „Primordien“ des Integuments bei *Baillon*.)

Nach *Baillon* ist die Fruchtschuppenanlage von *Pinus resinosa* anfangs nur seicht zweilappig (wie oft die Blütenanlage von *Ginkgo*, *Strasb. Conif. Taf. I. Fig. 20 c*); dann erscheint der dritte Höcker, der Mucro, aber nicht zwischen den beiden Seitenlappen, sondern mehr nach Innen, anfangs als aufrechter Höcker (l. c. Fig. 8), dann nach abwärts gekrümmt (Fig. 9). Erst dann, nachdem schon die Fruchtschuppe bedeutend mehr als bei *Pinus pumilio* herangewachsen ist, erscheinen die beiden Ovula, und zwar nicht nahe dem oberen Rande der Fruchtschuppe zu beiden Seiten des Mucro, wie bei *P. pumilio*, sondern bedeutend tiefer auf der Innenseite über der Basis der Fruchtschuppe (Fig. 10). Die beiden Partien der Integumente treten dabei allerdings als zwei getrennte hufeisenförmige Primordien auf und erst ein späteres Entwicklungsstadium (Fig. 13) hat mehr Ähnlichkeit mit dem von *Strasburger* dargestellten jüngsten Stadium der Ovula von *P. pumilio* (l. c. Fig. 8). Von den beiden Primordien (Klappen) des Integuments sieht das äussere mehr nach oben, bei *Strasburger* mehr nach unten gegen die Basis der Fruchtschuppe.

Wenn ich ein Genetiker wäre und für dasselbe morphologische Gebilde auch stets eine gleiche Entwicklung verlangen würde (weil ich eben aus der Entwicklungsweise auf den morphologischen Werth zu schliessen gewohnt wäre), so müsste ich mit Hinsicht darauf, dass es sich hier um zwei Arten derselben natürlichen Gattung (*Pinus pumilio* und *P. resinosa*) handelt, entschieden annehmen, dass entweder *Strasburger's* oder *Baillon's* Darstellung falsch sein muss. Ich habe aber keinen Grund, an der objektiven Richtigkeit der Beobachtungen

zweier so ausgezeichneten Forscher zu zweifeln, und ich wundere mich gar nicht über die Verschiedenheit der beiderseitigen Resultate, weil ich sehr genau weiss, dass die Entwicklung eines und desselben morphologischen Gebildes veränderlich sein kann.

Aus eben diesem Grunde ist es keine gute Methode, welche aus der Entwicklungsgeschichte das Wesen, den morphologischen Charakter des sich entwickelnden Pflanzentheils determiniren will. Wir sehen ja, dass die Fruchtschuppe von *P. pumilio* der Entwicklung nach ein Discus sein sollte, die von *P. resinosa* aber ein blüthentragender Flachzweig, ein Cladodium. Ein Discus, eine Verbreiterung der Blüthenachse (nach *Strasburger's* Deutung der Abnormitäten eigentlich der zu zwei Blüthenachsen gehörende, daher sich in der Abnormität theilende, somit normal aus zweien verschmolzene Discus), ist doch nicht identisch mit einem Cladodium, welches seinerseits erst die Blüthen trägt. Es ist aber absolut unmöglich, dass die Fruchtschuppe bei zwei verschiedenen Pinusarten von verschiedenem morphologischen Werthe sein kann. Dahin führt die Methode der entwicklungsgeschichtlichen Deutung.

In diesem Falle sind nun beide entwicklungsgeschichtlichen Deutungen, der Discus wie das Cladodium*) unrichtig; denn die Crista der Fruchtschuppe ist ein Symphyllodium, eine Symphyse zweier oder dreier Blätter. Wie lässt sich nun aber die verschiedene Entwicklung der beiden Pinusarten verstehen?

Zuvor sei noch hervorgehoben, dass die von *Baillon* beobachtete Entwicklung der *Pinus resinosa* jener Entwicklung entspricht, die wir auch bei den in der Abnormität aus der Verschmelzung befreiten und bereits in transversale Knospenblattstellung gelangten Carpiden, wenn sie unterseits noch ein Eichenrudiment tragen, voraussetzen dürfen. Eben desshalb zweifle ich gar nicht, dass die Entwicklung der Fruchtschuppe auch so vor sich gehen kann, wie *Baillon* sie darstellt, obzwar mir auch die von *Strasburger* gelieferte Entwicklungsgeschichte bei *Pinus pumilio* vollkommen plausibel und verständlich ist.

Die verschiedene Entwicklung der Fruchtschuppe und ihrer Ovula erklärt sich durch das Gesetz der zeitlich-räumlichen Verkehrung, wie ich es zuerst in meiner Abhandlung Über terminale Ausgliederungen (Sitzungsb. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. 1875) genannt und formulirt habe. Dieses Gesetz lautet: „Bei jeder Verzweigung im weitesten Sinne (und als solche kann auch jede Neubildung aufgefasst werden) wächst der kräftigere Zweig von Anfang an terminal, der schwächere lateral, zwei völlig gleich starke Zweige aber unter demselben Winkel zum Verzweigungsstamm geneigt. Jedes Gebilde kann aber einmal als der stärkere, ein anderes mal als der schwächere oder als gleich starker Zweig auftreten. Woraus folgt, dass die terminale oder laterale Stellung von der morphologischen Dignität des Zweiges ganz unabhängig ist. Da ferner derselbe Zweig, wenn er kräftig und terminal entsteht, relativ früher, wenn er schwächer und lateral auftritt, relativ später sich bildet, so nenne ich jenes Gesetz das morphologische Gesetz der zeitlich-räumlichen Verkehrung.“

*) Das Cladodium hat schon *Eichler* treffend abgethan. „Mit einem solchen, sagt *Eichler* (Weibliche Blüthen S. 15) lässt sich die Anordnung der Gefässbündel nicht vereinbaren. Kein Cladodium (auch das blattähnlichste nicht, hat die Gefässbündel in einer Ebene, mit dem Xylem auf der gleichen Seite, sondern bei allen (*Ruscus*, *Xylophylla*, *Carmichaelia*, *Phyllocladus*, *Mühlenbeckia* u. a.) sind die Gefässbündel entweder allesammt oder doch in der Mitte des Organs um ein gemeinsames Centrum gestellt, mit dem Xylem nach innen, entsprechend dem Verhalten bei gewöhnlichen Stengeln.“

Ich brauche wohl kaum hinzuzusetzen, dass ich unter „Zweig“ nicht bloss einen gewöhnlichen Kaulomzweig, sondern überhaupt jedes morphologische Gebilde verstehe, welches gleich einem Zweige auf einem anderen erzeugt wird. Dem genannten wichtigen aber leider von den Morphologen wenig oder gar nicht beachteten Gesetze unterstehen insbesondere die reproduktiven Organe und die sie begleitenden oder aus einer gemeinsamen Anlage mit ihnen entstehenden mehr vegetativen Organe, also z. B. Sporangien und Blattzipfel des Carpid, Nucellus und Integument oder Blattzipfel, Ovulum und sein Carpid, Blüthe oder Knospe überhaupt und ihr Deckblatt. Das rein reproduktive Organ, nämlich als Sporangium oder Eichen-Nucellus bildet sich in normaler Weise gewöhnlich früher und zur gemeinsamen Anlage (Blattglied oder Blattzipfel, resp. Ovularhöcker) terminal, der wenigstens anfänglich schwächlichere vegetative Begleiter desselben, als vegetativer Theil der Lacinie, oder als Integument, später und lateral. Das dynamische Verhältniss in der Anlage kann sich aber umkehren, die Blattlacinie oder das Integument kann sich früher und terminal, das Sporangium oder der Nucellus später und aus jenem lateral bilden, was in Folge stärkeren Vegetativwerdens oder Verlaubens eintritt. So auf verlaubten Ovis, auf laubigen Fruchtblättern der Farne.

Dagegen ist gewöhnlich das Deckblatt kräftiger als seine Achselknospe, das Carpid vegetativ kräftiger als sein Ovulum, demgemäss entspringt die Knospe lateral und später an der Deckblattbasis, das Ovulum ebenso auf seinem Carpid. Aber auch hier kann sich durch Abschwächung des vegetativen Theils (des Deckblatts oder Carpids) das genetische Verhältniss entsprechend umkehren.

Nachdem der Satz von der zeitlich-räumlichen Umkehrung noch wenig gekannt und erwogen scheint, auch noch in kein Lehrbuch Aufnahme gefunden hat, so wird es nöthig sein, wenigstens einen Fall dieser Verkehrung näher zu besprechen. Ein eigentlich schon recht abgedroschenes Beispiel liefert die Achselknospe und ihr Tragblatt. Im vegetativen Bereich ist letzteres kräftig genug, es bildet sich also terminal zum Blatthöcker, den wir aber als gemeinsame Anlage des Blattes und seiner Achselknospe betrachten können, die Knospe meist später an seinem Grunde (gewöhnlich zugleich auch aus der Achse, was hier nebensächlich ist). Im reproduktiven Bereiche, in den Inflorescenzen, ereignet sich, wie uns besonders *Warmings* Untersuchungen belehrt haben, öfter das Umgekehrte, die Blütenknospe entsteht zuerst und terminal zur gemeinsamen Anlage, das Deckblatt lateral und später am Grunde derselben.

Dasselbe Verhältniss besteht nun offenbar in beiden Varianten zwischen dem Carpid und dem Ovulum in der Gattung *Pinus* (wahrscheinlich auch bei anderen Abietineen). Bei *Pinus pumilio* entstehen nach *Strasburger* aus den beiden seitlichen Anlagen zuerst die Ovula terminal, dann die beiden Carpiden nachwachsend aussen in morphologischem Sinne lateral, oder vielmehr, weil die Ovula frühzeitig nach der Innenseite gedrängt werden, der faktischen Richtung nach terminal. Dagegen bei *Pinus resinosa* nach *Baillon* ist die Entwicklung zeitlich und räumlich verkehrt. Zuerst bilden sich, zur Fruchtschuppenanlage morphologisch terminal, die in der Crista verschmolzenen Carpiden, bis zu einem merklich fortgeschrittenen Entwicklungsgrade, an ihrem Grunde dann die Ovula später und verschieden lateral. Dasselbe geschieht jedenfalls auch, wenn die Carpiden in der Abnormität verlauben, vielleicht noch mit eklatanterer Verkehrung. Daraus können wir schliessen, dass in der Entwicklung der Schuppe

von *P. resinosa* etwas einer Verlaubung Ähnliches stattfindet, und ich werde in der That späterhin noch zeigen, dass die Fruchtschuppe ein gewissermassen verlaubtes Gebilde ist.

Nach dieser Aufklärung ergibt sich aus dem Vergleiche der Entwicklungsweise mit den Anamorphosen der Fruchtschuppe als allgemeines Schlussresultat folgende sichere Deutung der Entwicklungsgeschichte derselben. Die Fruchtschuppenanlage ist ein Achsel-spross des Deckblatts, aber nur ein einfacher Blüthenspross, keine zwei-blüthige Inflorescenz, und zwar ein begränkter Spross ohne Vegetationskegel, von symphyllodialelem Baue, aus drei verschmolzenen Sprossgliedern und ebensovielen Blättern bestehend, von denen die zwei lateralen fertilen Carpiden sind, welche zur Fruchtschuppenrista verschmolzen sind, während das dritte mittlere Blatt — der mittlere Höcker der Anlage — steril bleibt und entweder verkümmert oder, mit den zwei anderen, fertilen Carpiden verschmolzen, den Kiel und Mucro (bei *Pinus*) bildet. Dem Gesetz der zeitlich-räumlichen Verkehrung gemäss können entweder erst die beiden Ovula und dann die zugehörigen Carpidentheile (Crista) oder umgekehrt kann erst die Crista und dann erst auf ihr die Ovula angelegt werden.

2. Taxaceen.

a) Zur Orientierung.

In meinem Aufsatze „Zur Gymnospermie der Coniferen“ in *Flora* 1879 N. 17 und 18 habe ich bereits in nuce die richtigen Anschauungen über die Taxaceen entwickelt, jedoch nur hypothetisch als die eine Möglichkeit, welcher ich eine zweite Möglichkeit entgegenstellte. Es sei mir gestattet, das dort dargelegte noch einmal in extenso hier zu wiederholen.

Ich sagte, es entstehe bei den Taxaceen die Frage, wofür der sogenannte Discus, Samenarillus oder Cupula zu halten ist, ob für einen wirklichen Arillus, d. h. ein zweites äusseres Integument oder vielleicht für eine Fruchtblattmetamorphose. Im letzteren Falle könnte, nachdem die Fruchtschuppe der Cupressineen so spät (eigentlich bei fast allen Araucariaceen später als die Ovula) sich entwickelt, auch die spätere Bildung der Cupula kein Grund gegen die Deutung als Fruchtschuppe sein, welche, wenigstens bei den Podocarpeen, wohl nur einem Fruchtblatt einer sonst unterdrückten Achselknospe (im Sinne von *Van Tieghem*) entspräche. Dann wären die ährenförmigen Inflorescenzen der Podocarpeen wirklich Inflorescenzen und nicht Einzelblüthen; ebenso auch die Zapfen der Araucariaceen. Die becherförmige, bei *Dacrydium* (und noch mehr bei *Microcachrys*) aber doch einseitige Bildung der Cupula wäre kein Hinderniss, denn auch die vorderen z. Th. ovulaträgenden Knospenblätter der Achselknospe am durchwachsenen Zapfen der Fichte zeigen öfter eine entschiedene Umrollung nach aussen (nach ihrer Unterseite) und als Extrem der Umrollung sogar Tutenbildungen, dergleichen auch *Stenzel* (später auch ich) abgebildet hat. Selbst der Umstand, dass die Cupula keine Gefässbündel erhält, ist kein absolutes Hinderniss gegen ihre Deutung als Fruchtschuppe, denn es giebt ja Beispiele von Blättern, die ihrer schwäch-

lichen Entwicklung wegen keine Gefässbündel erhalten (z. B. gleich bei den verwandten Gnetales die Perigonblätter der männlichen Blüten von *Ephedra* und *Welwitschia*). Auch die Lígula oder Fruchtschuppe von *Cunninghamia* stellt sich als ein solches gefässbündelloes Carpellargebilde dar.

Für die Fruchtblattnatur der Cupula (Arillus), sagte ich weiter, spricht das nicht geringfügige Argument, dass die Araucariaceen mit eigener Fruchtschuppe durchwegs eines Samenanrillus entbehren, wogegen die Taxaceen, denen die innere Fruchtschuppe (von der Art wie die der Araucariaceen) fehlt, fast durchgängig (*Cephalotaxus* und vielleicht auch *Ginkgo* ausgenommen) die Cupula besitzen, woraus sich auf eine homologe Stellvertretung dieser Gebilde schliessen liesse. Desshalb, sowie wegen der ähnlichen Entwicklungsweise, hat auch *Strasburger* diese beiden Gebilde in gleicher Weise für einen Discus, also für homolog angesehen. Ich sagte darum, dass die Deutung der Cupula als Fruchtschuppe aus dem Grunde vorzuziehen ist, weil sie alle Coniferen, trotz äusseren Formverschiedenheiten, in wesentliche Übereinstimmung bringt und weil sie, *mutatis mutandis*, die am meisten beachtenswerthen, weil consequenten und morphologisch durchgebildeten aber extremen Auffassungen von *Strasburger* und *Van Tieghem* vermittelt und verbindet.

Zu Gunsten der Integumentnatur der Cupula liesse sich aber auch einiges anführen. Diese Deutung erscheint, für sich betrachtet, einfacher, die Verschmelzung der Cupula mit dem (nach dieser Deutung inneren) Integument, bei *Torreya* schon am Grunde beginnend, bei *Podocarpus* weit gediehen, bei *Cephalotaxus* complet geworden (so dass hier wieder nur ein, aber aus zwei verschiedenen Schichten bestehendes Integument vorliegt), scheint mehr mit einem äusseren Integument als mit einem Fruchtblatt verträglich, und besonders beweiskräftig erscheint die exquisit anatrophe Form eines Ovulums mit zwei Integumenten bei *Podocarpus*.

Wenn man die Gründe für und wider als gleich gewichtig anerkennen muss — und dies scheint mir durchaus — so wäre eigentlich die einzig richtige Folgerung die, dass bei den Taxaceen Fruchtblatt und Arillus (oder äusseres Integument) dasselbe ist, oder dass das Fruchtblatt selbst das äussere Integument des einzigen Eichens bildet. Diese Folgerung und ihre weitere Prüfung fiel mir aber zur Zeit, als ich jene „Argumente“ erwog, nicht ein, sondern ich erwartete von einem glücklichen Funde abnormer retrograder Metamorphose in Zukunft die richtige Lösung des Dilemma's. Ist ja doch für den ersten Moment die Gleichsetzung des Fruchtblatts und des äusseren Integuments ein Paradoxon und wird Jenen, welche zwischen Reproductionsorganen (Sporangien, Ovulis mitsamt den Integumenten) als Organen *sui generis* und den vegetativen Organen, zu denen in diesem Sinne auch das Fruchtblatt gehört, eine unüberbrückbare Kluft setzen, geradezu unannehmbar erscheinen. Aber diese Kluft existirt nicht, und jene Gleichsetzung, von der ich sprach, ist in der That richtig. Jedoch muss der Beweis dessen, dass sie richtig ist, noch besonders erbracht werden, was nur durch eine vergleichende genaue Revision aller Typen der Taxaceen möglich ist, wobei es vor allem Noth thut, den richtigen, am sichersten erkennbaren Ausgangspunkt zu finden, ein Postulat, dessen absolute Berechtigung nach dem bereits früher Besprochenen allgemein einleuchten dürfte.

Von welcher der bei den Taxaceen unterschiedenen Tribus und von welcher Gattung soll nun die Untersuchung ausgehen? Vorerst sind diese Tribus festzustellen, denn auch in der Unterscheidung und Abgränzung der Tribus herrscht keine vollkommene Übereinstimmung. Ich finde, dass *Strasburger's* spätere Eintheilung in den „Angiospermen und Gymnospermen“ in 3 Tribus allein wissenschaftlich begründet ist. *) Diese drei Gruppen sind: 1. Die Taxeen, 2. die Cephalotaxeen, 3. die Podocarpeen. *Eichler* nahm nur zwei Gruppen an: die Podocarpeen und die Taxeen. Diese Taxeen *Eichler's* sind aber keine natürliche und wohlumgränzte Gruppe, sie enthalten nicht nur die Taxeen und Cephalotaxeen *Strasburger's*, sondern auch noch *Phyllocladus*, welche Gattung naturgemässer zu den Podocarpeen gehört. *Eichler* begränzte nämlich seine beiden Tribus nach einem hiezu weniger tauglichen untergeordneten Merkmal, die Podocarpeen nach den mehr oder weniger umgewendeten, die Taxeen nach den aufrechten Eichen. Allein zwischen den umgewendeten und aufrechten Eichen giebt es Übergänge und in der von *Eichler* selbst zu *Dacrydium* gerechneten Untergattung *Pherosphaera* sind die Ovula sogar axillär und aufrecht, also wie bei *Phyllocladus*. Übrigens hat derselbe Autor in der Tribus *Taxodiaceae Eichl.*, wo auch Gattungen mit aufrechten und andere mit umgewendeten Eichen vorkommen, diesen Unterschied nicht weiter zur Gruppierung verworther.

Eichler begann seine vergleichenden Deductionen in der Familie der Taxaceen mit den Podocarpeen, speciell mit *Microcachrys* und *Dacrydium*, weil er glaubte, dass bei diesen die Übereinstimmung mit den Araucariaceen nach seiner Auffassung am evidentesten sei, weil dort das Eichen ganz deutlich in merklicher Höhe auf dem zugehörigen Carpid entspringe, als welches sich somit das Deckblatt *Strasburger's* und anderer Autoren herausstelle, sodass auch hier die „Zäpfchen“ als einzelne Blüthen nachgewiesen seien. Aber nach den von mir oben vorgebrachten Gründen und Gegengründen bleibt es trotzdem zweifelhaft, ob das Ovulum der Podocarpeen wirklich nur ein solches und nicht vielmehr ein in irgend einer Weise auf ein Ovulum reducirtes Achselsprösschen ist, das auch selbst bei *Podocarpus*, *Dacrydium* und wohl auch *Microcachrys* ursprünglich wie ein Spross tief am Grunde oder in der Achsel des Deckblatts entspringt und später nur, etwa wie die Blüthe von *Helwingia*, auf dem Deckblatt emporgehoben wird. Von den zweifelhaften Podocarpeen darf man also nicht ausgehen.

Strasburger nahm wiederum die Taxeen zum Ausgangspunkte, weil er damals an die Knospennatur der Ovula glaubte und daher das Ovulum von *Taxus* und *Torreya* (freilich nur den Nucellus, da er das Integument als Fruchtknoten betrachtete) in seiner ursprünglichsten Stellung als Gipfelprodukt einer unzweifelhaften Sprossaxe sah. Wir wissen aber jetzt genau, dass das Ovulum keine Knospe ist und ursprünglich auf dem Fruchtblatt entspringt, daher seine Position auf dem Sprossscheitel immer eine spätere, abgeleitete Bildung anzeigt. Deshalb sind auch die Taxeen gewiss keine älteste ursprünglichste Form der Coniferen und können nicht zum Ausgangspunkte gewählt werden. Somit bleiben nur die Cephalotaxeen.

Diese eignen sich auch vollständig dazu. Enthalten sie ja eine Gattung, die wahrscheinlich von allen lebenden Coniferen das höchste Alter besitzt, nämlich *Ginkgo*, und

*) In den „Coniferen und Gnetaceen“ unterschied er nur die Taxeen (die Cephalotaxeen inbegriffen) und die Podocarpeen.

eine zweite Gattung *Cephalotaxus*, welche beide in ihrem weiblichen Apparat auch entwicklungsgeschichtlich bis zu einer gewissen Entwicklungsstufe mit den *Araucariaceen*, namentlich mit den *Abietineen* übereinstimmen und somit durch die dort ganz sichere Deutung am leichtesten und zuverlässigsten aufgeklärt werden können. Dazu kommt noch, dass bei *Ginkgo* eine Abnormität bekannt ist, d. h. eine morphologische Variation, welche die berührte Deutung noch wesentlich schärfer bestimmt und bekräftigt.

b) *Cephalotaxeen*.

Das hohe Alter der Gattung *Ginkgo* wird allgemein anerkannt, ebenso dass sie von allen Coniferen die meiste Verwandtschaft mit den Cycadeen besitzt. Dies letztere hat schon *Warming* in seiner Schrift *Recherches et remarques sur les Cycadées* 1877 p. 9 (24) durch eine Reihe von ihm hervorgehobener Übereinstimmungen erwiesen. Auch *Eichler* stimmt dem in den „Pflanzenfamilien“ bei. Er sagt diesfalls ganz richtig: „Schon die gelappten dichotomisch-fächerförmigen Blätter, durch welche die Gattung sich unter den „Nadelhölzern“ so fremdartig ausnimmt, bieten einen Anklang an die Cycadeen; mehr noch der zweizellige Archegonhals, die Bildung des Embryo erst nach Abfall der Samen vom Baume und die pflaumenartige Samenschale.“ In gleichem Sinne äussert sich auch *Delpino*, ja dieser geht so weit, die Gattung nicht nur von den *Taxaceen*, sondern von den Coniferen überhaupt zu trennen und zwischen die Cycadeen und die Coniferen als Typus einer eigenen gleichberechtigten dritten Ordnung anzunehmen. Dies ist allerdings übertrieben; es genügt jedenfalls, mit *Ginkgo* die Ordnung der Coniferen zu beginnen, und die Übereinstimmung in der Blütenbildung mit *Cephalotaxus* ist trotz dem abweichenden Habitus so gross, dass beide nach *Strasburger's* Vorgang in einer Tribus beisammen bleiben müssen. *Delpino* findet eine morphologische Übereinstimmung zwischen dem samentragenden Stiel von *Ginkgo* und der Fruchtschuppe der *Abietineen*, wie auch der „Doppelnadel“ von *Sciadopitys*, und das ist vollkommen richtig, aber irrig ist es, wenn er diesen Stiel wieder wie die anderen mit ihm identifizirten Gebilde für eine blattsegmentartige Dependenz des hier oft laubigen Tragblattes erklärt. Er hat dafür keinen anderen Beweis, als dass seine in ihrer Anwendung auf die Coniferen sicher unzutreffende Carpidentheorie es erfordert. Die Folgerungen, die *Delpino* selbst auch hieraus zieht, sind denn auch ebenso unwahrscheinlich, als wegen der von ihm zugegebenen Homologie des Samenstiels mit der Fruchtschuppe der *Abietineen* unmöglich. Der Brachyblast von *Ginkgo* wäre nach ihm eine durchwachsende (diaphytische) Blüthe, ja nicht einmal eine Blüthe, weil die angeblichen Fruchtblätter wahre Laubblätter (oder auch Niederblätter) sind, so dass *Ginkgo* überhaupt keine Blüthen besässe und damit noch tief unter *Cycas* auf der Stufe der Farne, und zwar der *Ophioglosseae* stehen würde. Mit Recht muss man das als eine grosse Unwahrscheinlichkeit bezeichnen, noch mehr aber den Umstand, dass das angebliche Fruchtblatt bald ein Laubblatt, bald ein Niederblatt wäre, was nicht einmal bei den Farnen vorkommt.

Der Samenstiel von *Ginkgo* ist gewiss ein Spross, ebenso wie die Fruchtschuppe der *Abietineen*, mit der ihn *Delpino* (ebenso *Van Tieghem* und *Strasburger*) richtig homologisirt. Es fragt sich nur, was ist daran als Axe, was als Carpiden für die beiden Ovula zu halten?

Auf diese Frage sind bereits dreierlei verschiedene Antworten gegeben worden. *Van Tieghem* hielt den ganzen Samenstiel für das Fruchtblatt, für das einzige Blatt eines sonst verkümmerten Achselsprosses, dessen Achsentheil also nur in der äussersten Basis des Samenstiels zu suchen wäre. Das Fruchtblatt wäre daher wie die Laubblätter langgestielt und 2lappig und jedes Eichen entspräche (nach der Foliolartheorie) einem Abschnitt der Blattspreite. Wie man nun bei Ginkgo Blätter findet, die in 3, 4, 5, selbst 6 Lappen gespalten sind, so giebt es auch bei derselben Conifere Fruchtblätter, die eine entsprechende Anzahl Eichen statt nur zweier Ovula tragen. Für *Strasburger* ist dagegen der Samenstiel ein Kaulom, ein Primanspross, die Ovula sind Blüten, also Secundansprosschen auf dem Primanspross. Für ganze Blüten hielt er die Ovula desshalb, weil ihm der 2samige Stiel homolog mit der 2blüthigen Inflorescenz von *Torreya* zu sein schien. Die Manchette um die Basis jedes Eichens erklärte derselbe Forscher anfangs für ein rudimentäres transversales Blattspaar (obwohl sie nicht mit 2 Primordien, sondern als einfacher Wall angelegt wird), später „eher für die Andeutung eines Arillus oder, weil doch auch bei *Cephalotaxus* der echte Arillus fehlt, für die Andeutung einer durch die Anschwellung der Achse im Umkreis des Eichens gebildeten Cupula“. Die Deckblätter der beiden Blüten sollten ablastirt sein. Nach Fruchtblättern fragt *Strasburger*, nachdem er die Fruchtknotennatur der Ovula aufgegeben hatte, nicht; ihm genügt es, dass die Ovula hier wie bei allen Coniferen zur hypothetischen Blütenachse ohne Fruchtblatt terminal sind.

Eichler hätte, seiner Excrescenztheorie gemäss, den Samenstiel von Ginkgo gleich *Delpino* als eine Excrescenz des Tragblattes betrachten müssen; er that dies aber nicht, weil ihm die Sprossnatur des Stieles sowohl nach dem Gefässbündelverlauf, als auch nach der Stellung der bisweilen vorkommenden zahlreicheren Ovula allzu evident war; lieber gab er die Homologie zwischen dem Achselprodukt von Ginkgo und jenem von *Cephalotaxus* und den *Araucariaceen* auf. Doch nicht für eine zweiblüthige Inflorescenz, sondern für eine Blüthe hält er, diesmal ganz richtig, den Samenstand, und da er bei den Coniferen für die Ovula ebenfalls Carpiden verlangt und in seiner Weise auch findet, so sucht er auch bei Ginkgo nach ihnen und ist geneigt, den manchettenartigen Rand an der Basis des Ovulum als rudimentäres Carpid anzusehen. Dieselbe Auffassung des Samenstandes von Ginkgo habe ich bereits früher in *Flora* 1879 ausgesprochen, doch noch mit einigem Zweifel betreffs der Deutung der Manchette, indem ich zuletzt sagte: „ich wüsste freilich jene abnormen Verzweigungen des Fruchtsstiels, die *Strasburger* erwähnt und einmal auch abbildet (*Conif.* Taf. I. fig. 25), nicht recht darnach zu deuten.“ Es wird sich weiterhin ergeben, dass die Auffassung der Manchette als Carpid in der That nicht richtig ist.

Alle diese Ansichten tragen, wie sie bisher vorgetragen und motivirt worden sind, viel zu sehr ein subjectives Gepräge. Zu einem wissenschaftlich vollgiltigen sicheren Resultat können wir nur dann gelangen, wenn wir zuerst für die normale Entwicklungsgeschichte durch den Vergleich mit den bereits vollkommen aufgeklärten *Abietineen* eine zuverlässige Erklärung suchen und sodann die mehr abnormen Variationen in der Zahl und Stellung der Eichen am Samenstiele befragen. Nach *Strasburger's* Untersuchungen wird das Achselprodukt im Herbst in der Blattachsel als ziemlich breiter Höcker angelegt. Die beiden Flanken oder oberen Ecken desselben schwellen etwas an und bezeichnen die Stellen, an welchen im

nächsten Frühjahr die beiden Ovula gebildet werden. Zwischen beiden Ovularhöckern findet sich manchmal noch ein schwacher mittlerer Höcker (Conif. Taf. I. fig. 21), in anderen Fällen besteht daselbst eine mediane Einsenkung. Nach Anlage der Ovula und der Manchetten an ihrem Grunde streckt sich die bis dahin kurze Basis des axillären Sprosses und wächst in den langen Stiel aus. Im Falle ein medianer Höcker zwischen beiden Eichen angelegt worden, kann er später als ein Spitzchen in dem Winkel, den die beiden Eichen oberseits bilden, gefunden werden (*Strasb. Conif. Taf. I. fig. 25, Eichler Conif. Fig. 68 c.*)

Es wird erspriesslich sein, mit der Entwicklung des Samenstandes von Ginkgo zunächst die Entwicklung des auch nach *Strasburger* homologen zweisamigen Achselprodukts der Zapfenbrakteen von *Cephalotaxus* zu vergleichen. Dieses Achselprodukt erscheint auch hier als Höcker, aber als sehr schwacher Höcker, in der Deckblattachsel, an ihm zeigen sich dann die zwei seitlichen Höcker, welche unmittelbar zu den beiden Eichen sich ansbilden, und abermals ein medianer Höcker, welcher „als runde Erhebung“ zwischen den beiden Eichen sichtbar bleibt, später aber mehr nach Innen steht, sich abflacht, an die Rhachis gedrückt wird und ihr zum Theil anwächst. In Angiosp. und Gymnosp. ist dieses Achselprodukt mit den zwei lateralen Ovulis und dem median nach hinten stehenden flachen Mittelhöcker auf Taf. IX. fig. 4 abgebildet. Zum Unterschiede von Ginkgo unterbleibt hier die Streckung der gemeinsamen Basalpartie, welche überhaupt äusserst wenig entwickelt ist, so dass die Ovula mit dem medianen Höcker unmittelbar in der Deckblattachsel zu sitzen scheinen. Die Homologie des Achselprodukts von *Cephalotaxus* und jenes von Ginkgo ist unbestreitbar; der mittlere Höcker, der auch manchmal bei Ginkgo zwischen beiden Eichen sich findet, entspricht jenem von *Cephalotaxus*, obzwar der letztere besser entwickelt ist.

Wenn wir nunmehr die Anlage des Achselprodukts von Ginkgo und von *Cephalotaxus* mit der Anlage des Achselprodukts einer Abietinee, welches noch nicht begonnen hat, die Crista seiner Fruchtschuppe zu bilden, vergleichen, so bemerken wir eine vollkommene Übereinstimmung. Der kräftige Blüthenhöcker von Ginkgo ist gewiss dasselbe Gebilde, wie der axilläre Blüthenhöcker einer Abietinee; er erzeugt hier wie dort zu beiden Seiten ein Ovulum und zwischen ihnen (bei Ginkgo freilich nicht immer) einen medianen Höcker. Wir können daher getrost die Deutung, welche wir für die Abietineen gewonnen haben, auch auf Ginkgo und *Cephalotaxus* übertragen. Freilich müssen wir dabei den Mangel einer Fruchtschuppen-crista bei den *Cephalotaxen* mit in Rechnung bringen. Da der Blüthenspross der *Cephalotaxen* keine Crista entwickelt, so ist er, verglichen mit der Fruchtschuppe der Abietineen, als ein auf früherer Entwicklungsstufe stehengebliebener Blüthenspross zu betrachten.

Nehmen wir an, dass sich bei einer Abietinee die Fruchtschuppen-crista nicht entwickeln würde, dass sie z. B. ablastirt wäre. Es wären alsdann die Carpiden der beiden Ovula unterdrückt oder es wären die beiden Carpiden auf blosser Ovula reducirt. Da nun nach dem Zeugniß der Anamorphosen das Ovulum sicher einem Blattgliede (sei es Blattzipfel oder Blattexrescenz) entspricht (wenn auch die Genetiker dies nicht zugeben wollen), so wäre in diesem Falle das ganze Carpid auf ein einziges, zum Ovulum umgewandeltes Blattglied reducirt.

In diesem Zustand befinden sich aber die Cephalotaxeen. Damit soll indessen nicht etwa behauptet werden, dass letztere von den Abietineen oder überhaupt von den Araucariaceen durch Verlust der Fruchtschuppenrista abzuleiten wären, vielmehr ist das phylogenetische Entwicklungsstadium, in welchem sich die Cephalotaxeen befinden, ursprünglicher, wie wir uns noch überzeugen werden, und die Fruchtschuppenrista der Abietineen ist eine spätere Bildung. Ob es sich aber so oder umgekehrt verhält, die Deutung des Blüthensprosses der Cephalotaxeen bleibt sich in allen Fällen gleich. Ihr Blüthenspross ist dreiblättrig wie bei den Abietineen, die zwei seitlichen Carpiden sind auf die Ovula reducirt und das mittlere Carpid, nämlich der mittlere flach schuppenförmige Höcker von Cephalotaxus und der kleine Höcker, der manchmal bei Ginkgo zwischen den Ovulis sich findet, ist steril. Wenn aber bei Ginkgo der mittlere Höcker fehlt, und zwischen beiden Eichen ein einspringender Winkel zu sehen ist, so hat der Spross eben nur die zwei in Ovula metamorphosirten Blätter erzeugt. Dass der mittlere Höcker als steriles Blatt und nicht etwa als Achsenskeitel des Blüthensprosses gedeutet werden muss, folgt schon aus der Analogie mit dem mittleren Carpid der Abietineen, wird aber ausserdem durch die blattschuppenartig flache Ausbildung bei Cephalotaxus, und bei Ginkgo noch dadurch bestätigt, dass sich dieser Höcker bisweilen gleich den beiden lateralen Carpiden in ein drittes Ovulum umbildet, welches dann ebenso wie das flache sterile Blattrudiment von Cephalotaxus oder wie das mediane sterile Blatt von Pinus mehr nach innen steht. (*Strasb. Conif. Taf. II. fig. 27*). Da jedoch bei Ginkgo die 3 Gefässbündel, welche dann im Stiel zu den Eichen hin verlaufen, ziemlich regelmässig um ein Centrum gelegen sind und einander die Tracheen zuwenden (*Strasb. Angiosp. Taf. IX. fig. 12 aaaa*), so ist daraus zu ersehen, dass der Stiel hier kein Symphyllodium, sondern eine mehr normale Achse derstellt und dass das mittlere mehr nach innen stehende Ovulum nicht von einem vorderen, sondern von einem nach hinten stehenden Blatte gebildet wird. *Strasburger* beobachtete auch einen Blüthenstiel mit 4 langgestielten Ovulis, von denen zwei transversale kleiner, die zwei mit jenen alternirenden, also median vorderen und hinteren, gross entwickelt waren (*Angiosp. Taf. IX. fig. 11*). „Zwischen dem oberen Eichenpaar war das abgestorbene Achsenende in deutlicher Entwicklung vorzufinden, ausserdem noch ein kleiner Höcker über der Insertionsstelle des rechten Ovulums.“ Dieser kleine Höcker war wohl ein Rudiment eines fünften, transversalen Carpids. Und wenn die Deutung des „abgestorbenen Achsenendes“ richtig war, so hatte dieser mehrblättrige, aus alternirenden Carpidenpaaren bestehende Blüthenspross bereits einen Vegetationspunkt gebildet, der den 2- und 3seitigen Blüthen noch fehlt.

Diese viersamige Blüthe lässt besonders deutlich erkennen, dass der die Samen tragende Stiel eine Achse ist, dem die vier auf Ovula reducirtten Carpiden entspringen als zwei decussirte Blattpaare an seinem Ende, und die vier Gefässbündel, von denen er durchsetzt ist (*Angiosp. Taf. IX. Fig. 12 aaa*), sind regelmässig concentrisch vertheilt, mit nach innen gekehrten Tracheen, was nicht der Fall sein könnte, wenn er aus Basaltheilen der Carpiden selbst symphyllodial verschmolzen wäre. Solche Blüthenvariationen widerlegen denn auch schlagend *Delpino's* Meinung, dass der Blüthenstiel eine Exrescenz des Tragblattes sein könnte, in gleicher Weise wie die Anamorphosen der Abietineen die gleiche Ansicht von der Fruchtschuppe derselben. Beide Variationen sind Abnormitäten, die der Abietineen nur da-

durch verschieden, dass vegetative Umbildung der Carpiden mit im Spiele ist, welche die, bei Ginkgo nicht vorkommende, Verschmelzung der Carpiden wieder aufhebt, und damit die Ursache der Unklarheit des Blütenbaues der Abietineen beseitigt. Die abnormen Variationen bei Ginkgo benützt *Strasburger* ganz unbedenklich gegen *Van Tieghem's* Ansicht, dass die Blüthe von Ginkgo ein einziges Carpid sei, und mit vollem Rechte; warum lässt er die abnormen Variationen der Abietineen nicht in gleicher Weise gelten?

Die viersamige Abnormität, die *Strasburger* abgebildet hat, ist ein weiterer Beleg für den Satz von *St. Hilaire*, dass die morphologisch bedeutsame Abnormität oft nur eine Regelmässigkeit anderer Art ist, welche sogar ursprünglicher und daher leichter verständlich sein kann, als die normale Bildung selber. Denn wir können ohne alles Bedenken annehmen, dass die Coniferenblüthe ursprünglich reichblättriger war und ihre Fruchtblätter in decussirter oder spiraliger Anordnung auf einer wohl entwickelten Achse besass, dass somit der nur zwei Eichen tragende gewöhnliche Blüthenspross von Ginkgo durch Reduction so geworden ist, womit er zugleich an Verständlichkeit seines Baues verloren hat. Die Abnormität stellt die frühere Ordnung wieder her und wirft damit ein helleres Licht auf die weit weniger deutliche normale Bildung. Dasselbe thut auch die von *Strasburger* und von *Eichler* so sehr misshandelte Abnormität des Abietineenzapfens; auch sie bringt eine reichblättrigere (wenn auch vegetativ ausgebildete) Blüthe mit freien und regelmässig spiralig angeordneten Fruchtblättern (welche in der von *Velenovský* beobachteten einen Abnormität von *Larix* sogar alle ihr Ovulum besassen) zur Anschauung. Sie hat ganz denselben Anspruch wie die von Ginkgo auf Verwerthung und Werthschätzung von Seite der Morphologen. Ihre Ignorirung oder Missdeutung rächt sich dadurch, dass das Verständniss der normalen Organe so verdunkelt wird, wie in allen den neueren Theorien, welche wir erlebt haben und welche eingangs dieser Abhandlung besprochen worden sind.

Die Abnormität mit den vier gestielten Eichen erregt noch damit unser Interesse, dass sie eben gestielte Eichen besass. Es kommt übrigens die gleiche Erscheinung auch bei normal 2samigen Blüthenstielen vor. Es spaltet sich dann der Stiel gleichsam in zwei Arme, von denen jeder mit einem terminalen Eichen abschliesst, und auch das kommt nach *Strasburger* vor, dass inmitten des Spaltes noch ein drittes Eichen auftritt (offenbar wieder als Metamorphose des dritten mittleren Blattes). Die Stiele der Ovula sind gewiss nicht axil, sondern Blatttheile; sie repräsentiren ja mit dem Ovulum zusammen ein Blatt, ein Carpid, wovon wir uns so deutlich an dem mehrsamigen Blüthenstiele überzeugen konnten, wo die gestielten Ovula als Blätter in zwei decussirten Paaren auftraten; auch der Vergleich der 2 normalen Ovula von Ginkgo mit den 2 Ovulis der Abietineen liefert den Beweis, dass diese Eichen ganze Carpiden vertreten. Man kann die Stiele der Ovula als Funiculi bezeichnen, sie verdienen diesen Namen jedenfalls, aber sie würden noch eine andere Bedeutung haben, wenn nachgewiesen werden könnte, dass die gestielten Ovula nicht etwa bloss in Folge eines Ablasts der bei den Abietineen das Ovulum tragenden Carpidentheile (der Crista) die Carpiden repräsentiren, sondern dass sie auch selbst, ohne dass zuvor ein Ablast eines solchen vegetativen Carpidentheils stattgefunden hätte, die ganzen Carpiden sind. In diesem Falle wäre Carpid und Ovulum, Fruchtblattstiel und Funiculus ein und dasselbe, und die Ovula zu ihren Carpiden einzeln terminal, oder mit anderen Worten der Endtheil des Carpids

wäre direkt in ein Ovulum umgebildet. Das Ovulum wäre hier nicht aus einem Randzipfel oder aus einer Excrescenz der Blattoberfläche des Carpids entstanden, es wäre hier bei Ginkgo (und sodann auch bei den übrigen Taxaceen) ein Fall realisiert, den man wohl auch schon bei manchen Angiospermen mit freier Centralplacenta, dort aber irrthümlich angenommen hat, indem man sich vorstellte (so *Van Tieghem* und *Cramer*), dass die Ovula der freien Centralplacenta bei Primulaceen, Utriculariaceen u. s. w. aus ganzen Blättern, sogenannten Ovularblättern metamorphosirt seien. Dort sind aber noch besondere Carpiden, die den Fruchtknoten bilden, vorhanden, und ich habe in meinem Artikel über Placenten nachgewiesen, dass die Ovula der Centralplacenta keine besonderen Blätter sind, sondern dass sie den Fruchtblättern als deren Dependenz angehören. *)

Hier bei den Taxaceen sind aber in der That die Ovula aus ganzen Blättern, nämlich aus den Carpiden selbst hervorgegangen und diese Blätter können mit Recht als Ovularblätter oder genauer als Ovularcarpiden bezeichnet werden. Der Hauptbeweis für diese These ist phylogenetisch zu führen zufolge der Stellung, welche die Taxaceen, insbesondere die Cephalotaxeen unter den Gymnospermen einnehmen; insbesondere durch Feststellung des Verhältnisses, in welchem sie einerseits zu den Cycadeen, anderseits zu den Araucariaceen stehen.

Die Taxaceen gehören zu den ältesten jetzt lebenden Coniferen, eine Thatsache, welche sowohl von einem so ausgezeichneten Phytopalaeontologen wie *Osw. Heer* festgestellt, als auch von dem namhaftesten Morphologen, der sich mit den Coniferen höchst eingehend beschäftigt hat, von *Strasburger*, der seine vergleichenden Untersuchungen eben von den Taxaceen aus fortgeführt hat, entsprechend verwerthet worden ist. Insbesondere Ginkgo ist anerkanntermassen ein uralter Coniferentypus, der nach der bereits früher gemachten Bemerkung die meisten Beziehungen auch zu den Cycadeen zeigt. Ginkgo, und die beiden Cephalotaxeen-genera überhaupt, stehen phylogenetisch und systematisch betrachtet zwischen den Cycadeen und den Araucariaceen, speciell den Abietineen in der Mitte. Das hohe Alter der Gattung Ginkgo äussert sich nach dem Vorgesagten schon in der Leichtigkeit, mit welcher die reducirte zweisamige Blüthe in einen mehrsamigen und somit jedenfalls mehrblättrigen Spross mit mehr normaler decussirter Anordnung der Carpiden übergehen kann. Sie steht eben den ausgestorbenen prototypen Coniferen (Proconiferen) mit normaler Phyllotaxie der Blüthe oder, wie wir demnach sagen können, mit cycadeenartigen Blüten noch näher als alle übrigen Coniferen, bei denen theils die Blüten in der Carpidenzahl sehr verarmt sind, und zwar unänderlich fest verarmt, theils (wie bei den Araucariaceen) die ungewöhnliche symphyllodiale Ausbildung erlitten haben, welche sich auch so sehr befestigt hat, dass sie nur durch eine vegetative Umbildung (in den bekannten Anamorphosen) erschüttert werden kann.

Was insbesondere das Verhältniss von Ginkgo zu den Cycadeen betrifft, so kann an einer verhältnissmässig nicht gar zu fernen Verwandtschaft der eigenthümlichen Coniferen-

*) *Strasburger* hat mir in seinen „Angiospermen und Gymnospermen“ das Zeugniß ausgestellt, dass ich daselbst „auf Grund vergleichender Untersuchungen, mit viel Talent und Sachkenntniß den Nachweis zu führen gesucht habe, dass die sogenannte freie centrale Placenta aus den unter sich allein oder auch mit dem Achsenende verschmolzenen Ventraltheilen der Carpell gebildet wird.“ Wie zuvor bemerkt worden, hat sich auch *Delpino* dieselbe Ansicht gebildet.

gattung mit den Cycadeen nicht gezweifelt werden. Der Bau der Eichen und Samen von Ginkgo stimmt mit dem der Cycadeen auffällig überein; selbst der manchettenförmige Kragen am Grunde des Ovulum von Cycas fehlt bei der Ginkgo nicht; das Staubblatt von Ginkgo mit seiner Crista und seinen zwei freien, etwas nach der Unterseite gelegenen Pollensäcken lässt sich leicht aus dem Staubblatt einer Zamia durch Reduction der Zahl der Pollensäcken ableiten und entspricht noch mehr dem Fruchtblatt von Zamia etc. mit seinen zwei lateralen Ovulis; selbst auch die Kurztriebe, welche Schuppen- und Laubblätter, sowie die Blüthen tragen, und die nicht einfachen, sondern eingeschnittenen Blätter weisen auf die Cycadeen zurück. Da entsteht nun die Frage, in welchem Verhältniss dann die Fruchtblätter von Ginkgo zu den Fruchtblättern einer weiblichen Cycas stehen.

In der That in keinem anderen als in dem des einfachen zum zusammengesetzten Blatte. Es giebt aber zweierlei einfache oder ungetheilte Blätter, nämlich echte und unechte. Wenn z. B. die Abschnitte eines fiedertheiligen Blattes immer vollständiger sich vereinigen, sodass das Blatt statt fiedertheilig nur fiederspaltig, dann gezähnt, zuletzt auch ganzrandig wird, so nennt man ein solches Blatt wohl auch einfach oder ungetheilt, aber es ist nur äusserlich so, innerlich ist es nicht einfach, sondern zusammengesetzt, was schon die Fiedernervigkeit anzeigt. Solche unecht einfache Blätter können in schlitzblättrigen Abarten wieder in Folge von Theilung oder Trennung der im scheinbar einfachen, besser gesagt ungetheilten Blatte vereinigten Blattglieder wiederum fiederspaltig, fiedertheilig werden, und die Carpiden auch solcher Angiospermen, welche scheinbar einfache Blätter besitzen, theilen sich auch wieder zum Zwecke der Bildung von Eichen aus den Blattabschnitten. Die Ovula sind dann, wie bei Cycas, zu dem getheilten Carpid randständig. In der Verlaubung gehen die randständigen Ovula in vegetative Blattzipfel über, diese vereinigen sich aber wieder in vollkommeneren und frühzeitigeren Verlaubungsgraden mit dem übrigen Carpid und letzteres erscheint schliesslich als unecht einfaches (besser ungetheiltes) Laubblatt, wenn die Pflanzenart sonst ungetheilte Laubblätter besitzt.

Bei den Coniferen sind aber meistens schon die vegetativen Blätter echt einfach, darum auch einnervig,*) „nadelförmig“, wenigstens aber die Carpiden, und in voller Schärfe gilt das von den Carpiden der Taxaceen mit bleibend terminalem Ovulum. Das nähere Verhältniss des einfachen Carpids, auch von Ginkgo (deren Laubblätter sind aber nicht einfach), zu dem fiederspaltigen oder fiederzähnigen Carpid einer Cycas ist aber dieses. Das Carpid von Cycas revoluta besteht aus zahlreichen, nach dem Typus der Blattverzweigung zweizeilig gestellten Blattgliedern, von denen die untersten, soweit sie frei ausgegliedert sind, sich in Ovula umbilden; das ganze Blatt aber geht nach unten in den gemeinsamen Blattstiel über (des leichteren Verständnisses wegen will ich mich hier so ausdrücken). Wird nun dieses vielgliedrige (polymere) Blatt auf ein Glied reducirt, so stellt sich dieses Glied in die verlängerte Richtung des Blattstiels und da es (wie auch schon bei Cycas jedes der unteren Blattglieder) ein terminales Ovulum bildet, so muss nach dieser Ableitung das wirklich einfache oder monomere Carpid ein terminales Ovulum tragen;

*) Dies ist nicht so zu verstehen, dass die Blätter darum einfach sind, weil sie nur einen Nerven bilden, sondern weil sie einfach sind, bilden sie in der Regel nur einen Nerven.

weil das randständige Eichen aus einem Blattgliede gebildet ist, so muss auch das auf nur ein Blattglied reducirte Carpid selbst in ein Ovulum umgebildet sein, sodass also in diesem Falle Carpid und Ovulum Eins ist. Wenn also bei Ginkgo die Ovula gestielt auftreten, so ist der Stiel ebensowohl Funiculus des Ovulums, als auch Carpidenblattstiel; das Ovulum selbst ist eine Umbildung der einfachen Blattspreite des Carpids.

Nachdem nun das Ovulum der Cephalotaxeen von dem ganzen Carpid gebildet wird, so begreift man leicht, wesshalb dasjenige von Ginkgo langgestielt auftreten kann, das von Cephalotaxus aber immer sitzend erscheint. Das Ovularcarpid ist aus einem Laubblatt metamorphosirt, welches bei Ginkgo langgestielt, bei Cephalotaxus beinahe sitzend ist; es entspricht somit der Stiel des Ovulum bei Ginkgo dem Stiele des Laubblatts und das Integument wird von der ganzen tutenförmig zusammengerollten Blattspreite gebildet. Damit erklärt sich auch jenes minder gewöhnliche Vorkommen, wo das Carpid an der Spitze sich theilt und aus beiden Theilen zwei Ovula neben einander producirt. Diese Spaltung entspricht offenbar der gewöhnlichen Zweispaltigkeit der Laubblätter von Ginkgo biloba, welche nicht monomer sind wie bei den nadeltragenden Coniferen (Nadelhölzern); daher ist auch das Carpid in so einem Ausnahmefalle nicht monomer, sondern dimer gebildet.

Dass die Spaltung des Carpids transversal stattfindet, d. h. dass die beiden Eichen des Carpids in einer zur Blütenmedianen parallelen Ebene stehen (*Strasb. Conif. Taf. I. fig. 25*), ist ganz natürlich, denn diese Ebene ist ja die Blattfläche der zwei einander opponirten Carpiden, welche, wie die mit ihren Tracheen im oberen Theile der Blütenaxe einander zugekehrten Gefässbündel zeigen, ihre Oberseiten einander zugekehrt haben. *Van Tieghem* hat bereits etwas derartiges, jedoch für den ganzen Blüthenspross, da er ihn für ein Blatt hielt, angenommen, indem er meinte, dass dieses Carpid, wenn mehrere Ovula gebildet werden, auch in mehrere Lappen zerspalten sei. Das ist nun in dieser Fassung allerdings nicht richtig; man muss eine Vermehrung der Ovula durch Bildung neuer Carpiden in der Blüthe und eine solche durch Spaltung der bereits vorhandenen Carpiden unterscheiden. *Van Tieghem's* Auffassung ist also nur zum Theile zutreffend. Ein hübsches Beispiel einer in dieser doppelten Weise zugleich bereicherten 6eigen Blüthe giebt *Richard Conif. t. 3* (auch in *Eichler's Conif. fig. 68* in *Nat. Pflanzenf. reproducirt*).

Wie einfach und natürlich erscheint die Spaltung der Carpiden bei Ginkgo, wenn man sich überzeugt hat, dass die normalen Ovula eben ganzen Carpiden entsprechen, die sich wie Laubblätter zweispaltig bilden können; unbegreiflich bleibt sie aber demjenigen, der diese Überzeugung noch nicht erlangt hat und nun ein zu den Ovulis gehöriges Carpid für ablastirt hält oder die Manchette am Grunde des Eichens für ein rudimentäres Carpid hält, wie *Eichler* und wie ich selbst früher geglaubt habe. Ebenso wenig kann man, wenn man mit *Strasburger* den speciellen Samenstiel für eine Achse und das Ovulum für eine Blüthe ansieht, eine einigermassen beruhigende Erklärung der dichotomen Spaltung dieser Achse geben.

Was die besagte Manchette am Grunde des Eichens von Ginkgo betrifft, so hat dieselbe sehr verschiedene Deutungen erfahren. Eine Achsenanschwellung war sie für *Strasburger*, was nicht möglich ist, da der Stiel des Ovulum keine Achse ist. Ausserdem sollte sie entweder ein rudimentäres Carpid oder dem Arillus der Taxeen und Podocarpeen homolog sein. Die erstere Annahme ist sicher unrichtig; es ist wohl eine ringförmige Ausstülpung aus

dem monomeren Carpid um das Eichen herum, aber nicht das Carpid selbst, welches mit dem Ovulum endigt. Besonders widerlegt wird die Annahme durch die gespaltenen zweisamigen Carpiden, weil bei diesen jedes der beiden Ovula seinen eigenen Kragen erhält. Daraus ist klar ersichtlich, dass die Manchette dem Ovulum angehört und nicht vom Carpid als solchen ausgeht. Wie schon erwähnt, wird das Eichen von *Cycas* am Grunde von einem ebensolchen Walle oder Kragen umgeben und bei der sonstigen Übereinstimmung des Integuments im Blüten- und Fruchtzustande (wo es steinfruchtartig wird) in beiden Gattungen ist auch die morphologische Homologie der Manchetten bei *Ginkgo* und *Cycas* nicht zu bezweifeln. Es fragt sich nur, ob die Manchette mit dem Arillus oder äusseren Integument der Taxeen und Podocarpeen homolog ist. Die Beantwortung dieser Frage wird jedoch schicklicher bei den Podocarpeen erfolgen. Nur soviel sei bemerkt, dass bei *Cephalotaxus* dieser Ovular-Kragen fehlt, woraus bereits auf eine nebensächliche Bedeutung desselben geschlossen werden könnte.

Indem wir bei den Cephalotaxeen das Ovulum selbst als monomeres Carpid erkannt haben, bedürfen wir der Annahme irgend welchen Aborts oder Ablastes nicht, weder von Deck- und Vorblättern der angeblichen Ovularblüthen, noch von Carpiden für die Ovula, was ein grosser Vorzug unserer Auffassung vor anderen Theorien ist, da von solchen abortirten Blattorganen niemals auch nur eine Spur bemerkt wird, daher die Annahme eine ganz unbewiesene und eben sehr überflüssige Hypothese ist.

Der Nachweis des monomeren Ovularcarpids, mittelst Ableitung aus dem polymeren Fruchtblatt der Cycadeen durch einfache Reduction, ist für die gesammten Taxaceen von der grössten Bedeutung, da er allein das richtige Verständniss ihres Blütenbaues ermöglicht und deren phylogenetischen Zusammenhang mit den Cycadeen, der bisher äusserst zweifelhaft und vielfach, in Folge der Ableitung der Coniferen von den Lycopodiaceen, geleugnet worden war, ins hellste Licht setzt. Eine solche Reduction des Carpids auf ein Ovulum kann selbstverständlich auch nur bei Gymnospermen vorkommen, und wäre bei den Angiospermen, deren Carpiden nicht nur Ovula erzeugen, sondern auch den Fruchtknoten als schützende Hülle für jene abgeben müssen, ganz undenkbar.

Durch die gewonnene Einsicht, dass die monomeren Carpiden der Taxaceen in Folge ihrer Herkunft von polymeren Fruchtblättern der Cycadeen in der Coniferenordnung die ursprünglichere Bildung sind, werden wir in den Stand gesetzt, ein bestimmtes Urtheil über das Verhältniss der Taxaceen zu den Araucariaceen, zunächst aber der Cephalotaxeen zu den Abietineen zu fällen. Die einfacheren fruchtschuppenlosen Blüten der ersteren sind nicht etwa durch Schwinden oder Ablast der Fruchtschuppenrista der Abietineen zu Stande gekommen, sondern diese Crista hat sich erst später in einer Blüthe, die ähnlich wie bei *Ginkgo* oder *Cephalotaxus* beschaffen war, neu hinzugebildet. Die monomeren Ovularcarpiden der Cephalotaxeen entwickelten bei den Abietineen aus ihrer dem Deckblatt der Blüthe zugekehrten Oberseite einen neuen nachgewachsenen schuppenartigen oder vegetativen Theil; das nackte Ovulum erhielt einen schützenden und von aussen deckenden carpidalen Auswuchs. Der vegetative Theil des Cycadeen-Fruchtblatts war bei den Cephalotaxeen durch Reduction auf ein einziges ovulumbildendes Glied geschwunden, ein neuer vegetativer Theil wird in anderer Weise und anderer Lage zu dem letzteren, also zum Ovulum, hinzugefügt.

Wem es befremdlich scheinen möchte, dass auf die frühere Reduction wieder eine Bereicherung oder Completirung des verarmten Carpids stattgefunden haben soll, der möge bedenken, dass die Completirung nicht zur früheren Bildung bei den Cycadeen zurückführt, sondern zu einer ganz neuen, für den Schutz der Samen besonders vortheilhaften Bildung emporsteigt. Bei den Cycadeen waren die Ovula randständig, bei den Abietineen wird jedes Ovulum auf der Innenseite des neuen Carpidtheils situirt.

Die eigenthümliche Entwicklung der vegetativen Carpidentheile an der Basis der vorgebildeten Ovula bei den Abietineen wird hiemit besser erklärlich, sie ist eine Folge des Ursprungs der Abietineen aus den fruchtschuppenlosen Cephalotaxeen oder vielmehr aus den analog gebauten gemeinsamen Vorfahren. Der erste Anfang in der Entwicklung der Blüthen der Cephalotaxeen und der Abietineen ist so ziemlich der gleiche; zu einer bestimmten Zeit bleibt jedoch die Blüthe der ersteren stabil, sie beschränkt sich auf die beiden Eichen und etwa das sterile mittlere Blatt; bei den Abietineen aber schreitet die Entwicklung weiter, indem vegetative Carpidentheile, zur Fruchtschuppencrista verschmolzen, über den Ovulis nachgebildet werden.

Dass hier eine solche Entwicklung der Carpiden wirklich stattfindet, dass es wirklich Carpiden sind, die sich so entwickeln, und kein Discus, wie *Strasburger* wollte, ist gewiss, denn es wird von den Anamorphosen unwidersprechlich erwiesen. Aber ich werde mich noch bemühen, die Entwicklungsweise durch klare Analogien vollkommen aufzuklären.

Die nächste und treffendste Analogie bietet die Entwicklung der Sporangien und des vegetativen Blattrandes (Schleiers) bei den Schizaeaceen und bei Pteridium. Die Sporangien der Schizaeaceen entstehen (nach *Prantl**) an dem schmalen, weniger entwickelten Carpidenabschnitte (*Sorophor Prantl's*) randständig, also wie z. B. bei den Ophioglosseae, und wie bei diesen ebenfalls Randzipfeln homolog. Sie bleiben indessen nicht randständig, sondern rücken auf die Unterseite des Carpids dadurch, dass ein neuer Randtheil des Carpids auf der Oberseite der Sporangien nachwächst. Ganz dasselbe kommt auch bei *Pteridium aquilinum* vor. Man erklärt zwar gewöhnlich, auf die Entwicklungsgeschichte hinweisend, diesen nachwachsenden Blattrand, der vom gewöhnlichen umgeschlagenen Blattrande steriler Lacinien gar nicht verschieden ist, für einen echten Schleier (s. *Luerssen* Farnpflanzen S. 104). Indessen ist dieser Schleier in der That dem Blattrande steriler Blätter sicherlich homolog; es kommt hier wieder das Gesetz der zeitlich-räumlichen Verkehrung zur Geltung; anstatt dass die Sporangien aus der Unterseite des schon weiter entwickelten Carpidentheils, also später und zu ihm seitlich sich bilden würden, entstehen sie frühzeitig und marginal, d. h. zu den Blattgliedern terminal, und der Blattrandtheil, der sie später bedecken soll, muss dann später erst über sie hinaus lateral nachwachsen.

Offenbar ist dieser Entwicklungsvorgang analog der Entwicklungsgeschichte der Fruchtschuppe, z. B. von *Pinus pumilio*, die wir im vorigen Abschnitt besprochen haben. Wie bei den Schizaeaceen und bei Pteridium die Sporangien zur Blattlacinie marginal entstehen und durch Nachwachsen des Blattrandes unterständig werden, so werden die beiden Ovula der Abietineen (wie bei den Cephalotaxeen) auf der oberen Kante des abgeflachten

*) *Prantl* Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen. II. Heft. 1881.

Sprosse, also marginal, angelegt, kommen aber durch ganz analoges Nachwachsen der Carpidenocrista auf die Unterseite der Fruchtschuppe. Die Sporangien der Schizaeaceen bilden sich terminal zu den jugendlichen Blattgliedern, die Ovula der Abietineen terminal zu den auf ein Blattglied reducirten jugendlichen Carpiden; bei jenen erhalten die Blattglieder einen oberseitigen, zum terminalen Sporangium allerdings lateralen vegetativen Zuwachs, einen neuen Blatttrand, bei diesen die eingliedrigen Carpiden ebenfalls einen zum terminalen Ovulum lateralen, oberseitigen Nachwuchs, die Carpidenocrista.

Mit der bedeutenderen Verlaubung der fertilen Sporophylle der Farne ist eine umgekehrte Entwicklungsweise nach dem Gesetz der zeitlich-räumlichen Verkehrung eingetreten, denn es kann nicht zweifelhaft sein, dass die Entwicklungsweise der Schizaeaceen und von Pteridium älter, ursprünglicher ist, als diejenige bei den übrigen Polypodiaceen und anderen Farnen, wo erst der definitive Blatttrandtheil gebildet wird und die Sporangien, resp. Sori erst später auf der Unterseite der Lacinien angelegt werden.

Es ist ja vom phylogenetischen Standpunkte aus gewiss, dass die randständigen Sporangien (wie bei Ophioglossean) und Ovula, als normale, nur reproductiv ausgebildete Blattglieder, die ursprünglichste Position besitzen, und dass eine anderweitige Stellung auf den beiden Blattflächen erst secundär und später eingetreten sein kann, und zwar in Folge stärkerer Verlaubung oder Vegetativwerdung des Carpids. Die fruchtbaren Blattabschnitte mit marginal erzeugten Sporangien (Ophioglossean, Osmunda) haben vorherrschend reproductiven Charakter; wo aber die Sporangien auf der Unterseite oder Oberseite der Fruchtblätter stehen und auch entstehen, dort sind, wie bei Polypodiaceen, Marattiaceen etc., die fruchtbaren Abschnitte weit mehr als vegetative Blatttheile entwickelt. Die Schizaeaceen (und Pteridium) bilden einen Übergangstypus; die Sporangien werden im Jugendzustand der Lacinien, wo diese noch schmal und nicht ausgesprochen vegetativ entwickelt sind, marginal angelegt, also die Endtheile der Blattglieder werden von ihnen verbraucht; da müssen dann die Blattglieder, da sie in vegetative Ausbildung übergehen, seitlich, oberseitig aus- und nachwachsen.

Denselben phylogenetischen Entwicklungsgang, wie die sporangientragenden Lacinien der Farne, machten die Carpiden der Coniferen durch. Zunächst bilden die auf ein Glied reducirten Carpiden der Taxaceen ihr Ovulum terminal, es sind reine Reproduktionsorgane, so wie die sporangienbildenden Blattglieder einer Ophioglossee; sodann erzeugt bei den Abietineen etc. jedes Ovulum einen oberseitigen vegetativen Nachwuchs, ebenso wie die Sporangien der Schizaeaceen den vegetativen Blattandzipfel (die Verschmelzung dieser Lacinien zu einem höchstens seicht gelappten Saume findet sogar ihr Analogon in der Verschmelzung der carpidalen Auswüchse zur Fruchtschuppenocrista); die dritte Entwicklungsstufe, auf welcher in Folge vollkommener Verlaubung erst der vegetative Theil und dann erst auf seiner Unterseite das Reproduktionsorgan (wie bei Polypodiaceen) angelegt wird, wird bei den Abietineen theilweise normal (*Pinus resinosa*), theilweise abnormer Weise, eben bei vegetativer Umbildung zur gewöhnlichen Achselknospe erreicht.

In dieser Weise stellt sich das Verhältniss der Cephalotaxeen zu den Abietineen dar, wobei jedoch vorläufig auf die Beschaffenheit des einfachen Integuments in den beiden Tribus keine Rücksicht genommen wurde. Die Cephalotaxeen bilden die Brücke von den Cycadeen

zu den übrigen Coniferen, einerseits zu den Abietineen und den übrigen Araucariaceen, anderseits zu den übrigen Taxaceen. Ihre weiblichen Blüten sind als ältester ursprünglichster erhaltener Blüthentypus ausnehmend interessant und werthvoll, denn sie liefern, insbesondere Ginkgo mit seinen abnormen Variationen, im Verein mit der Abietineenblüthe und deren Anamorphosen den wahren Schlüssel zum Verständniss der weiblichen Blüthe aller übrigen Coniferen. Die Übereinstimmung zwischen dem, was die abnormen Variationen von Ginkgo erkennen lassen, und zwischen dem Ergebniss der Anamorphosen der Abietineen bietet die beste Gewähr der Wahrheit der hier vorgetragenen Darlegung ihres Blütenbaues. Die normale Blüthe der Cephalotaxen besteht demnach aus zwei lateralen monomeren, daher als blosse Ovula ausgebildeten Carpiden, zu denen dann meist noch ein medianes drittes aber steriles Carpid hinzukommt.

c) Podocarpeen.

Bei den Podocarpeen hat es ganz den Anschein, als ob das Blatt, auf dessen Innenseite oder in dessen Achsel das doppelt behüllte Ovulum entspringt, das Fruchtblatt des Ovulums wäre. Besonders drängt sich diese Auffassung auf, wenn man das Ovulum hoch oben fast unter der Spitze des besagten Blattes (*Microcachrys*) oder in dessen mittlerer Höhe (*Dacrydium spec.*) befestigt sieht, oder wenn es gar, völlig anatrop geworden, bei *Podocarpus dactyloides* mit diesem fast der ganzen Länge nach verschmolzen erscheint (*Strasb. Conif. t. II. 49, Eichler Conif. Fig. 65 c d*).

Dies scheint sehr für die *Eichler'sche* Auffassung zu sprechen. Daher erschien es auch mir, als ich meine „Kritik“ schrieb, wahrscheinlich, dass die Excrescenztheorie wenigstens bei den Podocarpeen (und Araucarien) zutrifft. Dies nehme ich jetzt als einen fatalen Irrthum zurück.

Die weiblichen Blüten der Podocarpeen sind eine keineswegs ursprüngliche, sondern eine höchst reducirte oder verarmte Bildung, welche nicht aus sich selbst, sondern nur im Zusammenhange mit den Cephalotaxen richtig beurtheilt werden kann. Wir haben bereits erkannt, dass bei den Cephalotaxen jedes Ovulum einem monomeren Carpid entspricht. Da wir nun bei den Podocarpeen an Stelle einer zweieiigen (ausnahmsweise auch mehrreigen) Blüthe ein einziges Ovulum vorfinden, so folgt aus dem phylogenetischen Vergleich mit Nothwendigkeit, dass in dieser Tribus dieses Ovulum die ganze Blüthe darstellt, welche auf ein einziges monomeres Carpid, und da von einer besonderen Achse für dieses Carpid nichts zu sehen ist, auf ein einziges Sprossglied reducirt ist.

Würde man dagegen die Ähren der Podocarpeen für einzelne Blüten, nämlich die Deckblätter für Carpiden der Ovula ansehen, so müssten diese z. Th. noch vielblättrigen Blüten ursprünglicher sein als die der Cephalotaxen. Wir haben gesehen, dass die monomeren Carpiden der Cephalotaxen aus den polymeren Carpiden der Cycadeen durch Reduction hervorgegangen sind. Wie sollten aber Carpiden mit einem dichlamyden Ovulum auf der Oberseite von ihnen abgeleitet werden? Allerdings hat *Eichler* die Coniferen nicht von den Cycadeen, sondern von den Lycopodiaceen hergeleitet. Für die Cephalotaxen und für die Abietineen (demnach auch für die übrigen Araucariaceen) kann aber diese Ableitung, wie bereits nachge-

wiesen, keineswegs Geltung haben; es ist aber auch unmöglich, die eben genannten Coniferen von den Cycadeen, die Podocarpeen aber von den Lycopodiaceen abzuleiten. Vielmehr wäre, da die Podocarpeen mit den Cephalotaxeen einen gleichen Ursprung haben müssen, das Carpid der Podocarpeen nach *Eichler's* Auffassung möglicherweise nur unter der Annahme denkbar, dass das dichlamyde Ovulum in ähnlicher Weise aus terminaler Stellung auf die Oberseite eines nachgewachsenen Carpidentheils abgerückt wäre, wie bei den Abietineen das monochlamyde Ovulum auf die Unterseite eines solchen nachgewachsenen Carpidentheils gelangt. Dann wäre Microcachrys der älteste Typus der Podocarpeen, weil ihr Ovulum noch nahe dem Gipfel des Carpids sich befände, bei manchen Dacrydien wäre es tiefer auf die Mitte des Carpids, zuletzt bei Phyllocladus in die Blattachsel desselben herabgerückt, so wie *Eichler* sich den phylogenetischen Vorgang gedacht hatte.

Diese Hypothese hat mich längere Zeit beschäftigt, ich habe sie aber schliesslich entschieden aufgeben müssen, weil eine ganze Reihe von Gründen dagegen spricht, dass das Ovulum der Podocarpeen eine Excrescenz des Deckblatts, dieses also sein Fruchtblatt sein könnte. Dieselben Gründe stützen dagegen in ausgiebigster Weise die Sprossnatur des Achselprodukts der Zapfenbrakteen.

Erstens ist die Gruppe der Taxaceen eine so natürliche Gruppe, dass es wenig motivirt erscheint, den kleinen Zapfen von Cephalotaxus als Ähre und den so ähnlichen Zapfen von Microcachrys als Blüthe zu betrachten. Desswegen hat denn *Eichler* nicht nur für Microcachrys, sondern auch für Cephalotaxus eine zapfenartige Blüthe, und zwar bei letzterer mit je zwei Eichen pro Fruchtblatt (eine Ausnahme unter allen Taxaceen) angenommen. Da nun diese Gattung gewiss eine Ähre aus reducirten Blüthen besitzt, so ist dasselbe auch für die Podocarpeen die natürlichste Annahme, wobei ein Unterschied der letzteren von den Cephalotaxeen nur in einer noch weiter fortgeschrittenen äussersten Reduction der Blüthe besteht. Die Ähnlichkeit der Zapfen oder Ähren äussert sich noch darin, dass die Blüthendeckblätter von Cephalotaxus am Grunde um den reifenden Samen etwas vergrössert und angeschwollen erscheinen (nach *Strasburger*), womit sie den fleischig werdenden Deckblättern der Podocarpeen oder deren Blattkissen ähnlich sich verhalten.

Zweitens ist die Homologie der eichentragenden Schuppe der Podocarpeen mit einer eichentragenden Zapfenschuppe von Araucaria und Dammara an sich klar und auch noch von keinem Botaniker, welcher Ansicht er auch sonst sein mochte, bezweifelt worden. Das Ovulum von Araucaria mit seiner Ligula hat aber, wie im folgenden Abschnitt näher ausgeführt wird, die Bedeutung eines auf ein Carpid reducirten Achselsprosses. Somit kann auch das Ovulum der Podocarpeen keine andere Bedeutung haben.

Drittens wurde schon früher darauf hingewiesen, in welch' hohem Grade es wahrscheinlich ist, dass der Arillus der Taxaceen der Ligula von Araucaria und somit überhaupt der Fruchtschuppe als einem Verschmelzungsprodukt mehrerer Ligulae homolog ist. Diese Homologie könnte aber nicht bestehen, wenn das Deckblatt des Ovulums der Podocarpeen sein Fruchtblatt wäre, weil dann die Ligula mit dem oberen Theile dieses Fruchtblatts und nicht mit dem Arillus homolog wäre.

Viertens. Die Entwicklungsgeschichte des Eichens entspricht auch viel mehr der eines axillären Blüthensprosses als einer Excrescenz des Deckblatts (resp. in diesem Falle des

Fruchtblatts). Das Ovulum wird in der Achsel des Deckblatts angelegt und verbleibt dort entweder oder rückt später auf der sich streckenden Basis des Deckblatts mehr oder weniger hoch empor. *Strasburger* sagt von *Dacrydium Franklini* Hook. fil., das Hinaufrücken seines Ovulums werde durch eine Verwachsung zwischen dem Stiel desselben und der Blattbasis hervorgerufen und lasse sich sofort aus der medianen Anschwellung des Tragblatts unterhalb der Eicheninsertion und aus dem Gefäßbündelverlauf ermitteln. In gleicher Weise wird auch die kleine Inflorescenz von *Helwingia rusciflora* in der Achsel ihres Tragblattes angelegt und dann von der weiterwachsenden Blattbasis in die Höhe gehoben, so dass sie auf die Mitte des Blattes zu stehen kommt, und auch hier ist eine mediane Anschwellung unterhalb der Inflorescenz auf dem Tragblatte wahrzunehmen (*Payer* Organog. de la fleur Tab. 109 Fig. 21—24). Übrigens findet ja eine Verschiebung der Blüthe auf das Deckblatt auch bei verschiedenen *Araucariaceen* statt.

Wäre hingegen das Deckblatt ein Carpid des Ovulums, so sollte dieses letztere entweder vorgebildet werden und das Carpid nachwachsen (wie bei *Pinus pumilio*), oder wenn das Carpid früher entstände, sollte das Ovulum aus ihm selbst entspringen (wie bei *Pinus resinosa*) und nicht erst nachträglich aus axillärer Stellung auf dasselbe verschoben werden. Die constante Anlage des Eichens in der Achsel des Deckblatts ist daher der Bedeutung des letzteren als Fruchtblatt dieses Eichens durchaus nicht günstig.

Fünftens. Mit der axillären Anlage des Ovulums hängt ferner noch das anatomische Moment zusammen, dass dieses Ovulum nicht vom Deckblatt aus, sondern direkt aus der Rachis seine Gefäßbündel erhält und zwar, wie gewöhnlich jeder Achselspross bei den Coniferen, zwei Bündel, ganz gesondert vom Deckblattbündel. Wo das Ovulum auf dem Tragblatt nachträglich emporrückt, d. h. mit seiner sich streckenden Basis mit dem Tragblatt congenital verwächst, da verlaufen diese Bündel auch getrennt vom Deckblattbündel in dieser verschmolzenen Basis bis hinauf zum Grunde des Nucellus. (Nur bei *Microcachrys* erhält jedoch nach *Eichler* das Ovulum gar kein Gefäßbündel.) In der Fruchtschuppe der Abietineen, Taxodien und Cupressineen, die ganz gewiss eine Blüthe repräsentirt, ist der Verlauf der Gefäßbündel ebenso wie in der angewachsenen Basis des Ovularsprosses der Podocarpeen. (Bei den *Araucariaceen* allerdings erhält der Blüthenspross seine Gefäßbündel abgezweigt vom Deckblattbündel und dasselbe soll nach *Eichler* auch bei manchen *Abies*-Arten der Fall sein.) Dagegen erhalten die Ovula der *Araucariaceen* ihre Bündelzweige stets von den Bündeln ihrer Carpiden (resp. der Fruchtschuppe), niemals direkt aus der Blüthenachse, und so bezeugt auch der Gefäßbündelverlauf im Deckblatt und Ovulum der Podocarpeen, dass das Ovulum der letzte Reductionsrest eines Achselsprosses ist und keine Ovular-Excrecenz des Deckblatts, dem es als seinem Fruchtblatt zugehören könnte.

Sechstens. Bei *Podocarpus* Sect. *Stachycarpus* (*P. spicata* R. Br.) sind die Blätter, in deren Achseln die Ovula stehen, auf eigenen, sonst blattlosen, auf Blatttrieben seitlichen Zweigen weit auseinandergerückt, so dass diese Zweige das Aussehen von lockeren Ähren haben. Im männlichen Geschlecht tragen ebensolche Zweige in den Achseln der Brakteen männliche Blüthen, so dass also diese Blüthen wirkliche Ähren bilden. Es ist nun an sich wenig wahrscheinlich, dass die den männlichen Ähren so ähnlichen weiblichen Zweige nicht Ähren, sondern, ein *Unicum* unter allen Coniferen, so langgestreckte, langgliedrige Ähren

förmige Blüten sein sollten. Vollends unwahrscheinlich erscheint dies aber, wenn man erwägt, dass sonst überall in der Ordnung der Coniferen die weiblichen Blüten mit den männlichen im gleichen Sprossgrade oder öfter noch, weil die weibliche Terminalblüthe überall geschwunden und durch Lateralblüthen höheren Sprossgrades ersetzt worden ist, während die männliche Terminalblüthe erhalten blieb, in einem höheren Sprossgrade befunden werden. Die Deutung der weiblichen Ähren als Blüten würde eine beispieellose und auch gar nicht zu erklärende Stellung der weiblichen Blüten in einem niederen Sprossgrade als der männlichen involviren, während, wenn es weibliche Ähren sind, diese mit den männlichen Ähren völlig congruiren, so wie bei *Cryptomeria* die (freilich terminalen) Zapfen mit den männlichen Ähren. Die Erwägung der (später noch genauer zu besprechenden) Sprossverhältnisse bei den Coniferen und insbesondere bei *Stachycarpus* hat mir den ersten Zweifel an der Richtigkeit der *Eichler'schen* Deutung auch bezüglich der Podocarpeenblüthen erweckt und zu einer gründlicheren Prüfung der ganzen Frage angeregt. Ja *Eichler* selbst gesteht (Weibl. Bl. S. 23), dass auch ihn diese Fälle lange haben zweifeln lassen, ob seine Deutung die richtige sei. Doch beschwichtigte er den Zweifel mit dem Ausspruch, es müsse schliesslich die Sache an sich entscheiden und nicht der Vergleich mit dem anderen Geschlecht. Dieser Vergleich gewinnt aber an Gewicht, sobald auch die Sache an sich, nämlich alle übrigen Argumente, zu demselben Resultate führt.

Aus den angeführten Gründen können die Zapfen der Podocarpeen ebensowenig wie die der Gattung *Cephalotaxus* für Blüten gelten. Die Zapfenblätter, in deren Achseln oder auf deren Innenseite das Ovulum sitzt, können nicht Carpiden der Ovula sein, vielmehr sind es wie bei *Cephalotaxus* Deckblätter und die Ovula repräsentiren deren äusserst reducirte Achsel sprosse. Es ist das die am weitesten vorgeschrittene Reduction einer Blüthe, die man sich überhaupt nur denken kann. Schon bei den *Cephalotaxen* war die Reduction der beiden fertilen Carpiden auf je ein einziges Blattglied mit terminalem Ovulum eingetreten, nunmehr kommt die Reduction der Blätter des Blüthensprosses auf ein einziges solches Carpid, mithin des Blüthensprosses auf ein einziges Sprossglied mit einem einzigen terminalen und monomeren Carpid hinzu.

Van Tieghem war bereits zu demselben Resultat gelangt, aber auf einem ganz anderen Wege, der eigentlich ein Irrweg war. Er hatte nämlich mittelst der anatomischen Methode geschlossen, dass die Blüthe der Coniferen überall, auch wenn sie mehrere Ovula besitzt, auf ein Carpid reducirt sei, welches somit bei den Podocarpeen direkt in das einzige terminale Ovulum metamorphosirt erscheint. Aus einer falschen Praemisse ergab sich ihm ein für die Podocarpeen richtiger Schluss. Unsere Methode war eine ganz andere, eine vollkommen zuverlässige. Wir haben erst die Blüthe der *Cephalotaxen* aus den eigenen Variationen (bei *Ginkgo*) und aus dem genauen Vergleich mit den durch Anamorphosen aufgeklärten *Abietineen* verstehen gelernt. Das Verständniss der Blüthe der Podocarpeen ergab sich sodann durch deren Vergleich mit der Blüthe der *Cephalotaxen* unter der Annahme eines fortgesetzten Reductionsprozesses, dessen Wirkung bereits bei den *Cephalotaxen* sich zweifellos kundgegeben hatte. Das Resultat dieses Vergleiches haben wir aber noch mit einer weiteren Reihe von Gründen gestützt, namentlich gegen die bei den Podocarpeen sehr verlockende Excrescenztheorie.

Nachdem wir aber dahin gekommen sind, dass wir *Van Tieghem's* Auffassung des Achselprodukts der Braktee wenigstens bei den Podocarpeen als vollkommen richtig anerkennen mussten, haben wir einen Einwurf zu widerlegen, der dagegen erhoben wurde, dass dieses Achselprodukt (hier das Ovulum) von dem einzigen Blatte eines reducirten Achsel sprosses gebildet sei. Dieses erste und einzige Blatt, meinte *Eichler* (Weibl. Blüten S. 15), würde in adossirter Stellung entspringen, weil es seine Oberseite dem Deckblatt zuwendet. Dagegen sei aber, wie schon *Mohl* in Bot. Ztg. 1871 bemerkt habe, einzuwenden, dass ein solcher Zweiganfang den Coniferen fremd und vielmehr der mit zwei transversalen Blättern gebräuchlich sei.

Diesem Einwurf (welchen ich selbst früher in der „Kritik“ gegen *Van Tieghem's* Ansicht gemacht habe) liegt aber das Missverständniss zu Grunde, dass dieses einzige Carpid ein hinteres adossirtes Blatt eines normalen Sprosses sein sollte. Einem solchen entspricht aber das einzige Carpid der Dammareen und Podocarpeen gewiss nicht. Es handelt sich ja nur um ein einziges Sprossglied, welches wegen seiner Abhängigkeit von dem Mutterblatt, ebenso wie die zahlreicheren Carpiden im Symphyllodium der Fruchtschuppe, gleich einer Excescenz mit der Oberseite seines Blattes gegen das Deckblatt gewendet ist. Welchem Blatte einer Normal knospe es entspricht, wäre nur durch eventuelle Anamorphosen direkt zu beobachten; jedenfalls ist es eines der drei vorderen Blätter, welche so häufig auch die Fruchtschuppe ausmachen, vielleicht das median vordere Blatt, wobei die beiden seitlichen nicht entwickelt (ablastirt) wären; worauf der Umstand hindeuten dürfte, dass dort, wo drei Eichen gebildet werden (*Cryptomeria*, bei *Cupressus* die drei ersten Eichen) das mittlere zuerst und dann die beiden seitlichen erscheinen.

Bei den Podocarpeen begegnet sich unsere Auffassung der weiblichen Blüthe auch mit *Strasburger's* Ansicht, wenigstens insofern als hier „die Blüthe auf das Eichen reducirt ist“ (*Angiosp.* S. 76), reducirt im Vergleiche mit den Taxeen, deren Blüthenspross ausser dem Ovulum vorher noch Vorblätter trägt; aber den Nachsatz, dass dieses Eichen unmittelbar das „blattlose Primansprösschen abschliesst,“ können wir nicht als richtig anerkennen, denn blattlos ist dieses Sprösschen nicht, sondern einblättrig, und sein einziges Blatt ist das monomere Ovular-Carpid. *Van Tieghem* hat dies erkannt, weil er sich zur Foliolartheorie des Ovulums bekennt, *Strasburger* blieb es verborgen, weil dieser die Foliolartheorie nicht anerkennen will.

Worin wir aber beiden widersprechen müssen, ist diess, dass sie die nur für die Podocarpeen (und ähnlich auch für *Dammara* und *Araucaria*) gültige Reduction auch auf die Cephalotaxeen, Abietineen, Cupressineen und Taxodien übertragen, *Van Tieghem*, indem er auch bei diesen nur ein Carpid annimmt, und *Strasburger*, indem er bei allen Coniferen die Ovula als reducirte Blüten betrachtet.

Wir können die Reduction in allmählichem Fortschritt phylogenetisch verfolgen, von den Cycadeen her durch *Ginkgo* mit seinen Variationen, *Cephalotaxus* bis zu den Podocarpeen; wir sahen die Carpiden zunächst zahlreich, spiralig oder in alternirenden Quirlen rings um die Achse und polymer (Cycadeen), dann wenige monomere, aber noch in alternirenden 2zähligen Quirlen (*Ginkgo* abnormerweise), dann nur 2—3 monomere Carpiden (Cephalotaxeen), zuletzt ein monomeres Carpid (Podocarpeen). Dagegen fehlt die phylogenetische Erklärung, wenn allen Coniferen von *Van Tieghem* nur ein Carpid zugeschrieben wird, überdies ein Carpid von

so verschiedenem Baue in den verschiedenen Tribus; desgleichen bestände zwischen den überall bei den Coniferen nach *Strasburger* auf ein Ovulum reducirten Blüten und den Blüten der Cycadeen ein gewaltiger, unbegreiflicher Sprung, der es dann auch verschuldet hat, wenn der Ursprung der Coniferen überhaupt wo anders als in der Nähe der Cycadeen, nämlich bei den Lycopodiaceen u. dgl. gesucht worden ist.

Doch wird wahrscheinlich Manchem die Reduction eines Sprosses auf ein Ovulum befremdlich, wohl gar unmöglich erscheinen. Ein Spross setzt Achse und Blätter voraus, wird man einwenden; und wenn man auch zugäbe, dass das Ovulum der Podocarpeen zu einem rudimentären Carpid terminal ist, so fehlt doch die Achse für dieses Blatt. Diesen Einwurf hat denn auch bereits *Eichler* gegen *Van Tieghem* erhoben, er würde also in Betreff der Podocarpeen auch mich treffen. Darauf ist zu erwidern, dass die Theorie der Lehrbücher, nach welcher eine Achse einen Vegetationspunkt haben muss, der die Blätter seitlich erzeugt, mangelhaft ist, weil sie nur von einem, allerdings weit verbreiteten Vorkommniß abstrahirt worden ist, andere Fälle aber unberücksichtigt lässt, kurz weil sie auf einer unvollständigen Induction beruht. Die Fälle, welche die gewöhnliche Lehre vom Kaulom und Phylloin nicht berücksichtigt, sind folgende drei:

1. Eine normale Achse, welche eine Zeit lang seitliche Blattanlagen erzeugt hat, erschöpft oder verbraucht schliesslich ihren Vegetationspunkt vollständig zur Bildung von Blattanlagen, indem sie zuletzt in ein terminales Blatt auswächst. Denn was ist denn der Vegetationspunkt anderes, als ein Bildungsheerd, der potentialiter die Anlagen von Blättern in sich enthält, die er dann auch successive, sei es spiralg oder in Quirlen aus sich hervorbringen lässt. In der Regel bleibt zwar oberhalb der jüngsten Blätter ein unverbrauchter Theil des Vegetationskegels im unentwickelten Zustand, aber es ist, wenn der Spross sich begränzt und erlischt, auch ganz wohl möglich, dass auch die letzte Blattanlage, der äusserste Vegetationspunkt als terminales Blatt sich entwickelt. In Blüten sind terminale Staubblätter und terminale Carpiden schon zahlreich bekannt. Ein anderer Verbrauch des Achsenscheitels, darin bestehend, dass zwar die Carpiden anfangs lateral im Kreise angelegt werden, dann aber für die Bildung ihrer basalen Blattscheitel *) den ganzen Achsenscheitel verbrauchen, ist in den meisten Blüten nachweisbar. Nach Ausbildung des Fruchtknotens bleibt gewöhnlich von dem Vegetationskegel gar nichts mehr übrig, er ist in den Blattanlagen aufgegangen.

2. Ferner kann ein Spross von Anfang an nur eine begränzte und bestimmte Zahl von Blattanlagen, die sich sämmtlich entwickeln, enthalten; nur die erste Sprossanlage, der einfache Sprosshöcker kann als axil gelten; sobald sich jedoch aus dieser Achse die Blattanlagen erheben, bleibt kein Vegetationspunkt weiter übrig; der Spross ist ein vegetationspunktloser Spross. Häufig verschmelzen dabei seine Blattanlagen zu einem Symphyllodium, sodass der Spross einem gelappten einfachen Gebilde, einem Thallom gleicht, in dem Achse und

*) In der Flora 1890. H. 1. S. 68 widerspricht der Autor einer entwicklungsgeschichtlichen Abhandlung über Placenten meiner Auffassung, dass die Carpiden Tuten- oder Kappenbildungen sind, und wärmt wieder die, von mir ursprünglich auch gemachte, dann aber aufgegebene, von *Van Tieghem* stammende Annahme einer Blattschleife (Talon) auf. Ich lasse mich in eine Controverse nicht ein, behaupte aber, dass der Bau der Fruchtknoten und Placenten mit der Sohlentheorie nur unvollkommen und theilweise unrichtig erkannt werden kann. Meine ältere Arbeit über Placenten liefert genug Belege dafür.

Blätter nicht deutlich unterschieden sind. Solche Sprosse haben wir, ohne Verschmelzung der Blätter, bei den Cephalotaxeen, mit einer solchen Verschmelzung bei den Abietineen kennen gelernt, sie finden sich auch bei den Taxodiceen und Cupressineen als Fruchtschuppe; bei Sciadopitys als vegetative Doppelnadel. Auch der zweilappige Embryo der Dicotyledonen gehört dahin, nur mit dem Unterschiede, dass der Embryonalspross nur anfangs begränzt und vegetationspunktlos ist, später einen Vegetationspunkt zwischen beiden Keimblättern am Scheitel entwickelt und dann normal weiter wächst.

3. Eine dritte Kategorie von Sprossen, auf welche die gewöhnliche Sprosslehre der Lehrbücher nicht Bedacht nimmt, sind die auf ein einziges Sprossglied reducirten oder monomeren Sprosse. Bei diesen kann vollends von einem Vegetationspunkt, als Anlageort neuer Blätter und also neuer Sprossglieder, keine Rede sein. Wenn man will, kann man das Sprossglied auch als einfaches Thallom bezeichnen, doch entspricht dessen Obertheil dem Blatt, der Basaltheil dem Stengelgliede; letzterer ist also axiler Natur, er würde, wenn mehr Sprossglieder an dem Sprosse hinzukämen, einen Theil der Achse bilden. Solcher Art ist z. B. der Fruchtknoten von Typha, wenn es wahr ist, dass die Haare des Fruchtknotenstiels nicht als Reste eines Perigons betrachtet werden können; dann besteht der ganze weibliche Blüten-spross von Typha aus einem terminalen Carpid am Ende eines Stengelgliedes, welches hier ziemlich lang und anschaulich entwickelt ist. Monomer sind auch die weiblichen Blüten von Centrolepis (*Eichler* Diagramme I. Fig. 63), die auf ein Staubblatt und ein Carpid reducirten Blüten von Lemna u. a. Sogar im vegetativen Bereiche giebt es monomere Sprosse, einfache Sprossglieder mit terminalen Blatt; das sind die blattartigen Sprosse von Lemna, was bereits von *Engler* treffend erkannt worden ist. Auch der monocotyle Embryo ist anfangs ein monomerer Spross, ein terminales Keimblatt mit hypokotylen Stengelgliede; doch bildet er dann an einer zum hypokotylen Stengelglied seitlichen oder (bei Comelynaceen und Dioscoreaceen nach *Solms-Laubach*) terminalen Stelle weitere Sprossglieder und wird dann so wie der dicotyle Embryo polymer. Auch Lemna entwickelt blühend zum ursprünglichen Sprossglied noch einen im morphologischen Sinne eigentlich terminalen, jedoch wegen des thatsächlich terminalen Blattes am Sprossglied de facto seitlich angelegten Blütenstand, was ebenfalls bereits von *Engler* ausgesprochen worden ist.

Zu den letztgenannten monomeren Sprossen gehört auch der auf ein Ovulum reducirte Achselspross der Podocarpeen. Die Reduction geht hier noch weiter als z. B. bei Typha, (wo doch das Carpid polymer ist und das Ovulum als Randglied erzeugt), eben weil bei den Podocarpeen das Carpid unmittelbar als Eichen metamorphosirt, d. h. selbst auch monomer ist. Die erste Höckeranlage des Ovulum mag als eingliedrige Achse betrachtet werden, welche alsbald den oberen Theil als monomeres Carpid, d. i. als Ovulum ausbildet. Wäre das Blatt, zu dem das Eichen der Podocarpeen axillär angelegt wird, dessen Carpid, so wäre die Bedeutung dieses Eichens eine andere, es wäre wie sonst nur ein Blattglied (und zwar axilläre Excrescenz) dieses Carpids, während der phylogenetische Vergleich (mit den Cephalotaxeen) und andere (anatomische, entwickelungsgeschichtliche und comparativ-morphologische) Gründe es zu einem ganzen Sprossglied oder monomeren Sprosse stempeln. Durch sein Aussehen lässt sich das Sprossglied vom Blattgliede allerdings nicht unterscheiden, denn der axile Basaltheil des Sprossgliedes ist durch nichts besonders ausgezeichnet; daher

die Deutung des Ovulums als Excrescenz des Deckblattes hier sehr nahe liegt, und nur durch eine eingehende Erwägung aller Umstände und durch die richtige Ableitung der Podocarpeen aus den Cephalotaxen hintangehalten werden kann.

Die Podocarpeen unterscheiden sich also — um das Resultat zusammenzufassen — in der Zusammensetzung ihrer weiblichen Blüten von den Cephalotaxen dadurch, dass, während der Blüthenspross der letzteren aus 3—2 Sprossgliedern, resp. aus 2 Ovular-Carpiden und meist einem dritten sterilen Carpid besteht, bei ihnen die Blüthe auf ein Sprossglied, d. h. auf ein Ovular-Carpid und somit thatsächlich auf ein zum Deckblatt axilläres, oft auf ihm emporgerücktes Ovulum reducirt worden ist.

d) Vergleich der Ovula der Podocarpeen und Cephalotaxen.

Die Podocarpeen unterscheiden sich von den Cephalotaxen auch durch die Anwesenheit eines Arillus am Grunde des Ovulums. Der Arillus wird jetzt allgemein, auch von *Strasburger* (in Angiosp. u. Gymnosp.), als ein äusseres Integument aufgefasst, und es ist in der That kein Grund zu einer anderen Deutung (etwa als axiler Discus) vorhanden. Dies äussere Integument zeigt bereits die hauptsächlichsten Formen, die auch am angiospermen Ovulum vorkommen. Es ist ringsum frei und gleichmässig scheidig entwickelt am orthotropen Ovulum von *Phyllocladus*, einseitig und zum grössten Theile mit der inneren Eihülle verschmolzen am anatropen Eichen von *Podocarpus*, einseitig (oberseitig) entwickelt, aber frei am Ovulum von *Microcachrys*.

Es fragt sich nun, in welchem Verhältniss das doppelte Integument der Podocarpeen zu dem einfachen später steinfruchtartigen Integument der Cephalotaxen und zu dem ebenfalls einfachen aber nicht in zwei verschiedene Schichten gesonderten Integument der Abietinen und überhaupt aller Araucariaceen steht. Entspricht das einfache Integument in allen Fällen dem inneren der Podocarpeen oder nicht? Hier ist auch der Ort, die Frage wieder aufzunehmen, ob nicht der manchettenartige Wall am Grunde des Eichens von *Ginkgo* und von *Cycas* mit dem Arillus der Podocarpeen identisch ist, mit dem er, obzwar niedriger, eine gewisse Ähnlichkeit besitzt. Wäre er damit identisch, so müsste bei *Cephalotaxus* das äussere Integument ablastirt sein. Ich glaube jedoch bereits in meiner „Kritik“ (pag. 54) hinlänglich die Ansicht begründet zu haben, dass das dicke, in eine fleischige Aussenschicht und eine harte steinernartige Innenschicht sich sondernde Integument der Cephalotaxen nicht bloss der inneren Eichenhülle der Podocarpeen (und Taxeen), sondern dieser und dem Arillus zusammengenommen entspricht, wobei ich mich nicht etwa bloss — was kein zureichender Grund wäre — auf die gleiche fleischig-saftige Ausbildung der Aussenschicht bei jenen und des Arillus bei diesen, sondern hauptsächlich auf die von *Strasburger* aufgedeckte und von ihm selbst merkwürdig genannte Umwendung der Gefässbündel in der fleischigen Schicht von *Cephalotaxus* (die von *Ginkgo* hat keine Gefässbündel) berief, eine Umwendung, die darin besteht, dass die Bündel ihren Gefässtheil nach aussen statt nach innen gekehrt haben, und die durch eine besondere Drehung der zuvor getheilten Bündel bewerkstelligt wird. Es gehen nämlich, wie immer, zwei Bündel aus der Zapfenachse in den Blüthenspross von *Cephalotaxus* und kehren auch ihre Tracheen einander und dem Deckblattbündel zu. Im

Blüthenspross angelangt, beginnen sie, seitlich aneinander rückend, sich in je zwei zu spalten und je zwei Theilhälften drehen sich nun so gegeneinander, dass sie mit den Tracheen nach aussen schauen. In dieser Lage treten sie nun vorn und hinten in das Integument jedes Eichens ein, in welchem sie sich bis zum Scheitel desselben verfolgen lassen.

Nun ist es bekannt, dass alle Gefässbündel eines Blattes, so wie bereits das primäre Blattbündel mit nach oben gekehrten Tracheen aus der Achse in das Blatt übertritt, ihren Gefässstheil nach der morphologischen Blattoberseite gerichtet haben, und wir sahen, dass auch die in der Fruchtschuppe der Araucariaceen verschmolzenen Carpiden, weil sie ihre Blattoberseite gegen das Deckblatt kehren, auch den Gefässstheil ihrer Bündel nach dieser Seite hinwenden. Dieselbe Bedeutung wird auch die analoge Lage der Gefässbündel im Integumente von *Cephalotaxus* haben, nämlich die Aussenseite desselben muss als der organischen Blattoberseite entsprechend angesehen werden. Denn dass die Verdrehung der Bündel nicht zufällig davon herrührt, dass dieselben schon in dieser Lage in das Eichen eintreten, bezeugt *Strasburger's* Beobachtung, nach welcher die Bündel durch eine eigens vollführte Drehung in die verkehrte Lage gelangen.

Diese Verdrehung der Bündel im Integumente von *Cephalotaxus* muss Jenen unverstündlich bleiben, welche es verschmähen, die wahre Natur des Ovulums und insbesondere seiner Integumente aus den Verlaubungs-Anamorphosen desselben kennen zu lernen, und sich die Vorstellung gebildet haben, dass das Ovulum ein Gebilde sui generis, ein von den vegetativen Organen principiell morphologisch verschiedenes Reproductivorgan und nichts weiter, kurz ein Macrosporangium ist, dessen von ihm selbst gebildeten Hüllen keinen genetischen Zusammenhang mit vegetativen Blattheilen des Carpids haben können. Schon der Umstand, dass hier bei den Coniferen ins Integument Gefässbündel treten können, wäre geeignet, die obige Ansicht der physiologischen Morphologen zu erschüttern; schon darin liegt ein Hinweis darauf, dass die Integumente wesentlich vegetativer Natur sind, daher sie auch nach dem völlig klaren Zeugniß der Anamorphosen, noch entschiedener vegetativ sich gestaltend, als offenbare Theile des Carpids selber, als untergeordnete Gliederungen eines Blattgliedes, sei es eines randständigen Blattzipfels oder einer flächenständigen Excrecenz sich ausbilden können.

Ich muss mir hier eine Abschweifung vom Gegenstande, dem Integumente der *Cephalotaxen* erlauben, weil sonst bei der gegenwärtigen Sachlage meine auf die Anamorphosen des Ovulums gegründete Aufklärung dieses Integuments neuerdings principiell Widerspruch begegnen könnte.

Die Ansicht, dass die Reproductivorgane der Pflanzen, als Sporangien, Pollensäcken und Ovula, von den vegetativen Organen principiell derart verschieden sind, dass aus ersteren niemals letztere durch einfache Umbildung (Metamorphose) entstehen können, würde nicht aufkommen sein oder würde sich nicht haben halten können, wenn *Nägeli's* „Theorie der Abstammungslehre“ eine ihrer Wichtigkeit entsprechende Würdigung und Beachtung gefunden hätte. Ich stehe nicht an, diese Theorie, namentlich was die morphologischen Kapitel VII. und IX. betrifft, für das Wichtigste zu erklären, was nach *Darwin's* Werke über die Descendenzlehre vom botanischen Standpunkt publicirt worden ist. Es scheint aber nicht, dass die epochale Schrift besonders regardirt worden wäre, und dass man die von *Nägeli* aufgestellten phylogenetischen Entwicklungsgesetze berücksichtigen und weiter verfolgen würde.

Eines der wichtigsten Entwicklungsgesetze betrifft aber das successive Vegetativwerden ursprünglich reproduktiver Zellen und ganzer Organe. Bereits die Entstehung vielzelliger Algen aus einzelligen Pflanzenorganismen beruht darauf, dass die zugleich vegetativen und reproduktiven, auseinanderfallenden Zellen der letzteren rein vegetativ werden und so zu Geweben vereinigt beisammen bleiben, wobei die reproduktiven Zellen in eine spätere Zellgeneration, in ein späteres Entwicklungsstadium verlegt werden. Die mehrzelligen Archegonien der Moose sind aus den einzelligen Oogonien der Algen in der Weise hervorgegangen, dass die reproduktiven und sogar geschlechtlich differenzierten, sich trennenden und abrundenden Zellen (Oosphären), die durch Theilung des Protoplasten entstanden, vegetativ und geschlechtslos werden, unter Scheidewandbildung im Verbande bleiben und so ein aus vegetativen Zellen aufgebautes, also eigentlich vegetatives Organ bilden, in welchem erst eine innere Zelle späterer Zellgeneration den Charakter der weiblichen Geschlechtszelle annimmt. Ähnlich verhält es sich mit dem phylogenetischen Ursprung des Sporogons der Moose. Wir sehen in der befruchteten Eizelle (Oospore) z. B. von Oedogonium den Protoplasten sich in vier Schwärmsporen theilen, bei Coleochaete sehen wir dieselbe Eizelle durch Theilung mit Scheidewandbildung einen kleinen vegetativen Zellgewebskörper im Inneren der „Frucht“ bilden, alsdann sämtliche Zellinhalte dieses Körpers sich in Schwärmsporen umbilden. Das Sporogon von Riccia ist aus einem derartigen Zellgewebskörper, wie ihn Coleochaete besitzt, in der Weise entstanden zu denken, dass die Zellen einer äussersten Zelllage völlig vegetativ werden, während die inneren Zellen, nach vorhergehender Viertheilung zu den (hier unbeweglichen) Sporen werden. In den Sporogonen der höheren Leber- und Laubmoose schreitet das Vegetativwerden der Zellen derselben weiter fort; es entstehen sehr reichzellige und in den verschiedenen Zellschichten differenzierte Sporogone, in denen die Sporenmutterzellen nur auf bestimmte Zellenzüge und Zelllagen weiterer Zelltheilungsgenerationen beschränkt werden.

Wir sehen ganz deutlich, wie der Prozess des Vegetativwerdens der Zellen und ganzer reproduktiver Organe der hauptsächlichste Faktor der phylogenetischen Entwicklung gewesen ist. Noch ausgiebiger, ja geradezu kolossal gestaltet sich dieser Prozess bei der Entstehung und Fortentwicklung der Gefässpflanzen, zunächst der Farne. Das Sporogon der Moose, ein blosses sporenbildendes Fortpflanzungsorgan, als Repräsentant einer ganzen Pflanzengeneration und in morphologischer Beziehung ein einfaches Thallom, ist die Grundlage für alle weitere Entwicklung der Gefässpflanzen, deren Stamm, Blätter und Wurzeln nur durch weiter fortgesetztes Vegetativwerden des sich verzweigenden Sporogons sich entwickelt und differenziert haben können. Wie man sich auch diese Entwicklung vorstellen mag (meine eigene, im Sinne der Anaphytosenlehre gebildete und wohlbegründete Ansicht habe ich in *Pringsheim's* Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XIV. H. 3. in den Grundzügen entwickelt), soviel ist sicher, dass die Achse aus dem gemeinsamen Stiele eines verzweigten Sporogons und die Blätter aus den zu diesem Stiele seitlichen Sporogonen sich entwickelt haben müssen, die rein vegetativen Blätter durch vollkommenes Vegetativwerden der seitlichen Sporogone oder Sporangien, die reproduktiven Blätter durch Verzweigung, wobei einzelne Blattzweige, Blattglieder, reproduktiv als Sporangien sich weiter bildeten, andere vegetativ geworden sind.

Wir sehen also aus diesem phylogenetischen Entwicklungsgange, dass Reproduktivorgane durch Vegetativwerden ihrer reproduktiven Zellen allerdings in vegetative Organe und

zwar in Blattorgane umgewandelt (metamorphosirt) werden können, dass also die Kluft, welche zwischen den Organen beider Kategorien von den neueren physiologischen Genetikern durch die Proklamirung eines Gebildes *sui generis* gesetzt wird, in Wahrheit nicht existirt. Wohl ist als physiologisches Organ das Sporangium, das Ovulum ein Gebilde *sui generis*, es hört auf ein solches Organ zu sein, sobald es nicht die ihm zukommenden reproduktiven Zellen, Sporen, Pollenzellen, Keimsack, entwickelt, aber es hört damit nicht auf überhaupt zu existiren; nur existirt es dann als vegetatives Organ weiter, welches als solches einer der bekannten morphologischen Kategorien zugehören muss. Wenn z. B. der Nucellus des Ovulums in der Verlaubung keinen Keimsack mehr entwickelt, so hört er auf ein Macrosporangium als reproduktives Organ zu sein, aber als vegetatives Gebilde besteht er fort, denn er wird ja in den Anamorphosen bei sehr verschiedener Ausbildung der Integumente vorgefunden, und zwar ist es derselbe Nucellus, der normal den Keimsack u. s. f. bildet, und daher von gleicher morphologischer Bedeutung. So wenig als nun der Nucellus trotz dem Verlust oder vielmehr trotz dem Vegetativwerden seiner Keimsackmutterzelle verschwindet, ebenso wenig verschwinden mit dem Organ als solchen die Integumente; sie sind schon im normalen Zustand vegetative Hüllen, da sie keine Reproduktionszellen zu erzeugen haben. Tritt jedoch ein wirklicher Verlaubungsprozess des ganzen Carpids ein, so ergreift derselbe auch die Hüllen des Eichens und führt sie in die Form des vegetativen Fiederblättchens über. Die abnorme Verlaubung ist nur eine Wiederholung jenes in ausgedehntem Masse stattgefundenen Verlaubungsprozesses, durch welchen aus dem Sporangium ein vegetatives Blatt oder im höheren Verzweigungsgrade ein vegetatives Blattglied auch phylogenetisch geworden ist. Nur ist der Vorgang bei der Verlaubung des Ovulums dadurch complicirter, dass die tuten- oder scheidenartigen Ausgliederungen oder Ausstülpungen des Ovular-Blattgliedes in ein einfaches Blättchen gleichsam eingezogen werden oder in Eins verschmelzen müssen. Das normale Ovulum ist die reproduktive, das Fiederblättchen oder Blattglied die vegetative Organ-Form desselben morphologischen Gebildes, dessen morphologische Bedeutung sich in beiden Formen gleich bleibt, obgleich das physiologische Organ in beiden Fällen verschieden ist. Das eben ist der Sinn und Inhalt der pflanzlichen Metamorphose.

Warum aber erwarten wir von den vegetativ werdenden Formen der Reproduktivorgane eine besondere Aufklärung, die uns die normale reproduktive Gestaltung und selbst seine Entwicklungsgeschichte nicht geben kann? Einfach deshalb, weil das normale Reproduktivorgan nur seine physiologische Bedeutung klar zur Schau trägt, seine morphologische Bedeutung aber verbirgt, welche letztere erst durch die Form, die das Organ im vegetativ gewordenen Zustande erlangt, vollkommen erkennbar wird. Der morphologische Werth wird durch den Verzweigungsrang im ganzen Sprossbau gegeben, aber nur in der vegetativen Ausbildung ist mit dem morphologischen Werthe auch eine bestimmte charakteristische Form verbunden, in der reproduktiven Ausbildung ist die Form in den verschiedenen Verzweigungsstufen wesentlich gleich oder ähnlich. Dass z. B. die randständigen Sporangien und Ovula ihrer Entstehung und ihrem Range nach den Werth von Blattgliedern haben, können wir zwar vermuthen, aber volle Überzeugung davon erhält man nur, wenn man das Ovulum in allen möglichen Übergangsstufen in einen vegetativen Blattzipfel sich umwandeln sieht. Das Ovulum einer *Cycas* ist dasselbe Organ wie das Ovulum einer *Cephalotaxus*, und seine Form

ist in beiden Fällen gleich, der morphologische Werth beider aber ist nicht ganz gleich, bei der *Cycas* ist es ein Blattglied und wird vegetativ werdend in einen Blattzipfel sich umbilden, bei *Cephalotaxus* ist es ein ganzes, allerdings eingliedriges Blatt (*Carpid*) und würde verlaubend in ein Blatt des Blüthensprosses sich umbilden, wenn wie bei den *Abietineen* Anamorphosen der *Cephalotaxeen*blüthen beobachtet werden könnten.

Nach dieser Darlegung wird durch das Vegetativwerden eines Reproduktionsorgans sein morphologischer Grundwerth nicht verändert, sondern nur seine Funktion und die mit dieser Funktion zusammenhängende Eigenthümlichkeit des inneren Baues und der äusseren Form; wohl aber wird der morphologische Werth desselben erst in der vegetativen Umbildung (überhaupt in den Anamorphosen) deutlich erkennbar. Desswegen ist eben das Studium der Anamorphosen oder vegetativen Umbildungen nothwendig, um den morphologischen Werth eines Reproduktionsorgans, z. B. des Ovulums, mit Sicherheit festzustellen, und desswegen ist auch der Schluss aus den vollständigen Reihen der Anamorphosen auf den morphologischen Werth vollkommen berechtigt. Wenn dies bestritten wird, so ist der Grund davon der, dass man zwischen dem physiologischen Organ und dem diesem zukommenden Bau und zwischen dem morphologischen (oder vielleicht besser gesagt ontologischen) Pflanzengliede nicht unterscheidet. Dies spricht sich sehr deutlich aus z. B. in folgender Stelle einer gegen die morphologische Verwerthung der Verlaubungsanamorphosen des Ovulums gerichteten Argumentation: „Es ist zu constataren, dass in allen Fällen die Vergrünung begleitet wird von einer Verkümmernng des Nucellus, also desjenigen Theils, welcher überhaupt das Characteristicum der Samenknope ist, und das ausmacht, was sie von einer beliebigen anderen Gestaltung unterscheidet. Dagegen erfahren die Integumente und oft auch der Funiculus eine vegetative Ausbildung, es können aus ihnen blättchenartige Gebilde hervorgehen. Aus dem Gesagten ergibt sich ohne Weiteres, dass wir in den vergrünten Samenknospen verkrüppelte, krankhaft veränderte Bildungen zu sehen haben. Nichts desto weniger werden in zahlreichen botanischen Abhandlungen diese Missgeburten als solche gepriesen, welche den besten Anschluss über das Wesen der Samenknope geben. Die Natur der Samenknope an derartigen Verkrüppelungen, bei welchen gerade der wichtigste, den Sexualapparat producirende Theil verkümmert ist, studiren zu wollen, ist, wie nicht weiter ausgeführt zu werden braucht, unstatthaft . . . u. s. w. (*Göbel* Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane S. 120).

Dagegen ist zunächst hervorzuheben, dass die verlaubten Samenknospen weder verküppelte noch krankhafte Bildungen sind. Vegetative Ausbildung ist keine Krankheit, sonst müssten alle Laubblätter, alle nicht gerade blühenden Pflanzen krank sein; im Gegentheil zeugt sie von einem nur zu üppigen Wachsthum. Die „verküppelten Missgeburten“ sind meist viel kräftiger, stattlicher gebildet als die normalen Reproductivorgane, und Schönheit, Eleganz ist vielen der abnormen Formen (s. z. B. die vergrünten Eichen von *Alliaria* in meiner Abhandlung) gar nicht abzuspochen. Auch der Nucellus ist nicht verkümmert, er ist vielmehr oft viel grösser und stattlicher als im normalen Zustand. Alle die Attribute „verkümmert, verküppelt, krankhaft, Missgeburt“ haben nur vom einseitig physiologischen Standpunkte einige Berechtigung, nämlich nur dann, wenn man das für seine Funktion vollkommen ausgestattete, dementsprechend ausgebildete Organ als „wohlgebildet und gesund“ betrachtet. Wenn ferner gesagt wird, die „Natur der Samenknope“ aus den Abnormitäten studiren zu wollen,

sei verkehrt, so wird mit dieser Natur der normale Bau und die normale Funktion des Organs gemeint, und dann hat der Autor dieses Ausspruchs recht; es ist auch dem Verfasser „der zahlreichen botanischen Abhandlungen“ nie in den Sinn gekommen, diese „Natur“ an den Abnormalitäten studiren zu wollen. Diese Natur ist jedoch weit verschieden vom morphologischen Werthe des Ovulums, und nur um diesen, von dem der Autor offenbar keinen rechten Begriff hat, handelt es sich beim Studium der Anamorphosen. „Die Integumente erfahren eine vegetative Ausbildung“ — ganz richtig; daraus folgt aber nur, dass sie auch im normalen Zustand die morphologische Bedeutung haben, die sie in der vegetativen Ausbildung offenbaren, denn sie könnten diese Ausbildung nicht erfahren, wenn ihre morphologische Natur eine andere wäre, als die hiedurch entstehenden vegetativen Gebilde (tutenförmige Theile eines Blättchens, des Ovularblättchens).

Ein ähnlicher Unterschied in der Funktion und in der Ausbildung für diese Funktion, wie zwischen dem normalen Ovulum und dem Ovularblättchen, besteht auch zwischen den verschiedenen Blattformationen, z. B. auch zwischen dem Staubblatt (auch abgesehen von den Pollenfächern) und zwischen einem Laubblatt. Es wäre ganz ebenso thöricht, den normalen Bau und Gestaltung, also die „Natur“ des Staubblatts durch seine vergrünte Form, seine Ausbildung als Laubblatt studiren zu wollen, wie etwa die „Natur“ des Ovulums aus den Anamorphosen. Doch aber müssen selbst die extremen physiologischen Genetiker zugestehen, dass die morphologische Natur, die Blattnatur des Staubgefäßes am besten und sichersten aus seiner Fähigkeit, die Gestalt und Ausbildung eines vegetativen Laubblatts anzunehmen, erkannt werden kann. Warum soll dasselbe nicht auch vom Ovulum und vom Pollenfächer oder Sporangium gelten? Dieser logische Widerspruch, in dem sich die Denkweise der Genetiker befindet, muss mit vollem Nachdruck constatirt werden.

Um den Satz, dass die vegetative Ausbildung eines Reproduktionsorgans dessen morphologischen Werth nicht ändert, in ein zweifelhaftes Licht zu stellen, berufen sich die Genetiker auf Erscheinungen, welche nur eine scheinbare Ähnlichkeit mit den vegetativen Umbildungsformen der Reproduktionsorgane zeigen. Sie weisen darauf hin, dass an Stelle eines Sporangium, auch eines Archegonium, und anscheinend aus der Anlage eines solchen ein vegetativer Spross entstehen kann. Dahin gehören die sog. apogamen Sprosse der Farnprothallien, die Adventivsprosse auf den Blättern von Isoëtes. Man argumentirt also: wenn das Ovularblättchen, welches an Stelle eines Ovulums sich bildet, diesem morphologisch aequivalent ist, so müsste auch der Spross der an Stelle eines Archegoniums oder eines Sporangiums entsteht, mit diesem gleiche morphologische Dignität haben, was absurd ist. Wenn aber das Letztere nicht zulässig ist, so ist es auch das erstere nicht. Man hat sich diese Erscheinungen, die man für analog ansah, auch so zurechtgelegt: „es streiten hier an derselben Stelle zwei Bildungskräfte, von denen die eine einen Spross, oder ein der Stelle entsprechendes vegetatives Blättchen, die andere dagegen ein Reproduktionsorgan zu setzen bestrebt ist; bald kommt nur die eine oder die andere zur Herrschaft, bald wirken beide zusammen und geben die Zwischenformen. In keinem Falle ist ein morphologischer Schluss zulässig.“

In dieser Argumentation werden aber zwei total verschiedene Prozesse vermengt. Die Bildung des Ovularblättchens und der verschiedenen Mittelformen zum normalen Ovulum be-

ruht lediglich auf vegetativer Ausbildung eines und desselben Pflanzentheils; es bilden sich aber die Integumente und der Nucellus selbst vegetativ aus, es bleiben also dieselben Theile, die das normale Ovulum bilden, nur in anderer Gestalt. Der Adventivspross von Isoëtes, die Bulbille von *Lycopodium selago*,*) der apogame Spross eines Farns ist aber nicht durch vegetative Ausbildung des Sporangiums oder Archegoniums entstanden, er hat ja eine ganz andere Zusammensetzung, besteht aus einer Achse und Blättern, während die Reproduktivorgane ganz einfache Gebilde sind. *De Bary* hat die Bildung des Sprosses an Stelle des Archegoniums als Apogamie, Geschlechtsverlust, bezeichnet. Damit ist aber wieder nur die physiologische Seite dieser Erscheinung markirt, und sie hat doch auch eine morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Seite. Der Spross ist ganz sicher identisch mit dem Embryonal-spross aus dem Archegonium, denn das Prothallium erzeugt ja sonst keine beblätterten Sprosse; diese gehören vielmehr der zweiten Generation an. Es ist also hier die Entwicklung abgekürzt, es sind Glieder oder Entwicklungsstufen verloren gegangen, und zwar hier das Archegonium, in Folge dessen der Spross, nunmehr ungeschlechtlich erzeugt, direkt aus dem Prothallium entspringt. Ich möchte diese Erscheinung als Entwicklungsverlust, d. h. als Verlust eines Theils der Entwicklungsreihe, als Apog^ene^sis**) bezeichnen. Es ist begreiflich, dass der Spross nicht dem Archegonium gleichwerthig sein kann. Eine ebensolche Apog^ene^sis, doch complicirter, äussert sich bei der Bildung der Adventivsprosse von Isoëtes. Hier ist nicht bloss das Sporangium, sondern auch das Prothallium sammt Archegonium aus dem Entwicklungskreise eliminirt, daher es ebenso selbstverständlich ist, dass kein Grund vorliegt, den Spross mit dem unterdrückten Sporangium zu identifiziren. Von den Achselsprossen (Bulbillen) von *Lycopodium selago* gilt dasselbe.

Zu den Formen des Entwicklungsverlustes oder der abgekürzten Entwicklung gehört auch die von *Druery* und *Bower****) an mehreren Formen beobachtete Aposporie, die darin besteht, dass ein Sporangium, ohne erst Sporen im Inneren zu bilden, unter günstigen Umständen alsbald direkt in ein Prothallium auswächst. Diese Form der Apog^ene^sis ist also nicht mit Apogamie verbunden. Niemand wird sagen, das Sporangium habe sich in ein Prothallium metamorphosirt oder sei mit ihm in morphologischer Hinsicht identisch.

Wenn man also zwischen vegetativer Umbildung und zwischen fremder Stellvertretung in Folge der Apog^ene^sis gehörig unterscheidet, so kann man die Erscheinungen der Apog^ene^sis nicht gegen die morphologische Identität bei vegetativer Umbildung anrufen.

Was aber das Zusammenwirken (wohl z. Th. eher Nacheinanderwirken) zweier Bildungskräfte an demselben morphologischen Orte, welches besonders von *Strasburger* betont wird, betrifft, so muss dabei derselbe Unterschied gemacht werden. Wenn die Anlage des Sporangiums früher oder später direkt in den Spross oder ins Prothallium auswächst, so folgen einander zwei Bildungskräfte (ein figürlich und hypothetisch gebrauchter Ausdruck)

*) Die Bulbille wird von *Strasburger* (Coniferen S. 255) sehr richtig interpretirt: das grosse äussere Blatt ist ihr Deckblatt, nach dem Gesetz der zeitlich-räumlichen Verkehrung verspätet an ihr sich bildend; sie ist zu diesem Blatt ebenso axillär wie das Sporangium, statt dessen sie in Folge der Apog^ene^sis auftritt.

**) Zu unterscheiden von *De Bary's* Apog^ene^sis.

***) *Druery* Observations on a singular mode of development in the Lady-Fern (Linn. Soc. Bot. Vol. XXI. 1885). — *Bower* On Apospory in Ferns (ibidem).

unmittelbar, die im normalen Entwicklungsverlaufe durch die Zeit eines längeren oder kürzeren Zwischenstadiums auseinandergehalten würden, ihre Objekte sind aber disparat, daher giebt es keinen eigentlichen Kampf, und auch keine wirklichen Zwischenformen zwischen beiden morphologisch verschiedenen Objekten der beiden Kräfte. Zwar wirken auch bei der vegetativen Umbildung, bei der Vergrünung, Verlaubung u. s. w. zwei Bildungskräfte, theils nach einander, theils wohl auch gleichzeitig im Kampfe mit einander, nämlich die das reproduktive Organ und die das vegetative Gebilde schaffende Bildungskraft. Diese beiden Kräfte haben aber ein und dasselbe Kampfobjekt; was das Ovulum betrifft, ein Blattglied, welches nach der einen reproduktiven Kraft als Ovulum, nach der anderen vegetativen Bildungskraft als Blättchen ausgebildet werden soll; aus der zeitlich und dynamisch mannigfach ungleichen Betheiligung beider Kräfte ergeben sich die vielfachen, scheinbar so unregelmässigen Zwischenformen, welche aber gerade den Beweis liefern, dass das morphologische Glied, das Grundwesen, welches alle diese Formen (ganz richtig Metamorphosen) vom normalen Ovulum bis zum Blättchen durchmacht, dasselbe ist, dass also die unveränderliche morphologische (oder vielleicht besser ontologische) Natur, welche die vegetative Form am klarsten darlegt, als Blattglied, auch dem Ovulum zukommt. Dies und nichts anderes ist es, was ich mit meinen Studien über Anamorphosen beweisen wollte, und auch trotz aller gegentheiligen missverständlichen Ansichten bewiesen habe.

Dasselbe, was von den vegetativen Anamorphosen des Ovulums gesagt worden, gilt auch von den Anamorphosen der Fruchtschuppe der Abietineen. Ich stimme *Strasburger* vollkommen bei, wenn er sagt: „Betrachtet man unbefangen alle Zwischenformen zwischen der Fruchtschuppe und einer gewöhnlichen vegetativen Knospe, so geht aus denselben soviel hervor: dass hier zwei Bildungskräfte gegen einander ankämpfen, deren eine bemüht ist, eine normale Fruchtschuppe, die andere eine vegetative Knospe zu erzeugen, und dass je nach dem Vorwiegen der einen oder anderen Kraft die Missbildungen diesen oder jenen Habitus erhalten.“

Aber auch hier haben die beiden Bildungskräfte ein und dasselbe Objekt, die zwei, resp. auch drei ersten Blätter der Achselknospe, welche sie einerseits in fruktifikativer Bildung, in der Verdrehung gegen das Deckblatt und in der Verschmelzung zur Fruchtschuppe, anderseits als zwei gewöhnliche getrennte und laterale Knospenblätter auszubilden streben, wodurch eben alle Zwischenformen hervorgebracht werden. Diese Zwischenformen sind aber der sicherste Beweis und gleichsam eine Demonstration ad oculos, dass beide Kräfte ein und dasselbe Objekt beeinflussen. Von einem Bestreben, den axilen Discus, der die Fruchtschuppe bilden soll, in die Blattbildung hereinzuziehen, kann sich aber Niemand einen klaren Begriff machen.

Die vegetative Ausbildung eines reproduktiven Organs tritt allerdings nicht überall auf, sondern nur dort, wo sie durch den für vegetative Bildung überhaupt passenden Ort begünstigt wird. Die Umbildung des Ovulums in ein Blättchen findet z. B. nur dann statt, wenn es die für ein Blattglied normale Stellung am Blattrande besitzt, wo eben Fiederblättchen normal gebildet werden. Die Stellung als Excrescenz der Blattfläche ist für ein vegetatives Blatt ungewöhnlich, daher schreitet die Verlaubung eines flächenständigen Ovulums nicht so weit vor, dass zuletzt ein vegetatives Excrescenzblättchen an Stelle des Ovulum's zu erblicken wäre, sondern das Ovulum wird nur in geringerem Grade verlaubt und schwindet

bei vollständiger Verlaubung des Carpids spurlos. Dasselbe ist der Fall mit dem sogenannten achsenbürtigen, eigentlich nur auf den Grund der Carpidentute gerückten Ovulum. Das hat besonders *Strasburger's* Ansicht beeinflusst, dass das Ovularblättchen an Stelle eines randständigen Ovulums mit diesem nicht homolog ist. Diese Folgerung ist aber nicht nothwendig, wird durch die Übergangsformen und schon durch folgende Erwägung widerlegt. Wenn das Ovularblättchen nicht vom Ovulum herstammte, wo sollte es denn beim Schwinden des Ovulums, welches *Strasburger* annimmt, auf einmal herkommen, nachdem doch sonst das Fruchtblatt und bei vielen Pflanzen, deren Ovula verlauben, auch die Laubblätter nicht gelappt oder getheilt sind? Die Bildung des Ovularblättchens ist nur dann begreiflich und motivirt, wenn eben die dem Orte angemessene Verlaubung des ganzen Ovulums oder seines unteren Theils, als des randständigen Blattgliedes, dasselbe hervorgebracht hat. Wenn sich dagegen eine Terminalknospe an Stelle eines axenbürtigen Ovulums erhebt, so ist das ganz etwas anderes, hier schwindet das Ovulum und die Blütenaxe wächst vegetativ weiter.

Die vegetative Ausbildung der Integumente lässt nun an ihnen eine deutlich differenzierte Blattober- und Unterseite erkennen, also auch wieder etwas, was an den Hüllen des normalen Eichens nicht zu sehen ist. Man findet insbesondere, dass die beiden verlaubenden Hüllen genau nach dem bekannten Spreitengesetze einander die homologen Seiten zukehren, und zwar immer die organischen Unterseiten, weil das innere Integument stets innen um den Eikern herum seine Oberseite besitzt. Es hat somit das äussere Integument seine Oberseite aussen. Man sehe z. B. *Hesperis „Flora“* 1879 Tab. XI. Würden die Eihüllen der Angiospermen Gefässbündel führen, so würden demgemäss die der inneren Hülle ihre Tracheen nach innen, die der äusseren nach aussen gekehrt haben. Da nun bei *Cephalotaxus* die Gefässbündel des Integuments mit ihren Tracheen nach aussen schauen, so erweist sich damit die Aussenseite als die organische Oberseite. Aus diesem Grunde kann das Integument von *Cephalotaxus* nicht der inneren Eihülle allein, deren Aussenseite der Unterseite gleicht, homolog sein; ebenso wenig aber nur dem äusseren oder dem Arillus der Podocarpeen; denn auch bei den Coniferen wird, ebenso wie bei Angiospermen, die Innenseite des den Nucellus unmittelbar umgebenden Integuments von der Blattoberseite gebildet. Dies geht ganz deutlich daraus hervor, dass bei den Abietineen (und allen Araucariaceen) die einzige, wirklich einfache Eihülle aus der Unterseite des Carpids entspringt, daher auch auf der dem Carpid zugekehrten Aussenseite seine organische Unterseite, mithin innen um den Eikern seine Oberseite haben muss. Diese Erwägungen führen zu dem Endresultat, dass die Eihülle von *Cephalotaxus* sowohl aussen als innen die morphologische Oberseite besitzt, was nur in der Weise möglich ist, dass in ihr die beiden Integumente der Podocarpeen zu einer Hülle vereinigt oder verschmolzen sind, dass also die einzige Hülle von *Cephalotaxus* beiden Integumenten der Podocarpeen zusammengenommen entspricht. Wenn wir uns das entwicklungsgeschichtlich vorstellen, so müssen wir sagen, dass dieselbe Ringzone am Ovularhöcker, welche bei den Podocarpeen in zwei getrennte superponirte tutenförmige Membranen auswächst, bei den *Cephalotaxen* als ein einziger, dafür dickerer Ringwall in die Höhe wächst. Dass dann diese Dupplicatur, in zwei Schichten sich differenzirend, die saftige Aussen- und die harte Innenschicht analog dem äusseren und inneren Integument der Podocarpeen ausbildet, steht mit der aus dem Gefässbündelverlauf und den Verhältnissen der

Ovular-Anamorphosen erschlossenen Erklärung in bester Harmonie und kann dieser nur zur Stütze dienen. Wir haben aber noch andere Analogie-Beweise für die Richtigkeit dieser Auffassung. Es gibt nämlich Übergänge zwischen zwei völlig freien und zwischen einem anscheinend einfachen, jedoch zwei verschmolzenen Hüllen aequivalenten Integumente, nämlich solche, wo zwei Hüllen nur theilweise, manchmal aber beinahe schon ganz bis auf sehr geringe noch reie Gipfeltheile mit einander verschmolzen sind. Solche hochgradig verschmolzene zwei Integumente, einem einzigen mit einer seichten Ringfurche am oberen Rande gleichend, hat *Strasburger* bei *Delphinium elatum* entwicklungsgeschichtlich beobachtet (Conif. pag. 415), und er hat auch durch den Vergleich mit den zwei völlig gesonderten Integumenten von *Aconitum* sogleich erkannt, dass sich bei *Delphinium* „beide Integumente gemeinschaftlich erheben, was jedenfalls einen interessanten Fall von vorgeschrittener Verschmelzung uns bietet.“ Und ohne „in die Ferne zu schweifen“, bei *Podocarpus* finden wir dieselbe Erscheinung; die beiden Hüllen des Eichens werden als sanfte Kreiiswälle angelegt (*Strasb.* Conif. Taf. II. Fig. 39—43), wachsen aber dann sehr bald am Grunde gemeinsam fort, so dass sie in der grösseren unteren Hälfte ein dickes, erst ganz am Gipfel sich in 2 Hüllen sonderndes Integument bilden. Und richtig hat auch hier *Strasburger* die gleiche Orientirung der Gefässbündel mit nach aussen gekehrten Tracheen an der Basis des unten einfachen Integuments constatirt, wie bei *Cephalotaxus* (nur dass die Bündel in mehrere Äste getheilt waren). Das Nähere in *Strasburger's* Angiosp. u. Gymnosp. Taf. IX. fig. 13 a—c. Die Bündel sind aber in beiden Fällen, bei *Podocarpus* und *Cephalotaxus*, desshalb gleich gerichtet, weil sie in beiden Fällen in die der äusseren Hülle entsprechende Gewebepartie des complexen, ganz oder im grösseren unteren Theile einfach erscheinenden Integuments oder (bei *Podocarpus*) wenigstens seines Grundes eintreten. Es kann somit kein Zweifel darüber bestehen, dass die anscheinend einfache Hülle des Eichens der *Cephalotaxen* (denn von *Ginkgo* muss das nämliche gelten) den beiden Hüllen der *Podocarpeen* zusammen entspricht. Dasselbe muss auch für die Eichenhülle von *Cycas* (und der *Cycadeen* überhaupt) wahr sein. Nachdem nun die *Cycadeen* gewiss älter sind als die *Coniferen*, so darf nicht behauptet werden, dass die beiden freien Integumente ursprünglicher und erst später bei den *Cephalotaxen* verschmolzen wären, sondern es ergibt sich, dass das einfache, aber den zwei Integumenten dichlamyder *Ovula* equivalente, aussen und innen von der Oberseite gebildete, daher einer wahren Dupplicatur entsprechende Integument bei den *Gymnospermen* die ursprünglichere Bildung ist. Die phylogenetische Entwicklung des Eichens erfolgte dann bei den *Taxaceen* in der Weise, dass sich das anfangs (bei den *Cephalotaxen*) noch einfache, aber den beiden Integumenten dichlamyder *Ovula* homologe Integument bei den *Podocarpeen* und *Taxeen* entwicklungsgeschichtlich in zwei Theile getheilt oder gesondert hat, von denen der äussere Theil den *Arillus* oder das äussere Integument bildet.

Das einfache Integument der *Abietineen* und der *Araucariaceen* überhaupt entspricht aber nur dem inneren Integument der *Podocarpeen*, weil es auf der Unterseite des *Carpids* situirt ist und daher auch aussen seine morphologische Unterseite haben muss; dann aber auch darum, weil das Aequivalent der äusseren Eihülle, wie ich noch weiterhin zeigen werde, in der *Ligula* oder *Carpidencrista* gesucht werden muss. Man könnte die Eihülle der *Araucariaceen* als echt einfaches Integument (*integumentum simplex genuinum*) von dem unecht einfachen (*integ. simplex spurium*) der *Cephalotaxen* und *Cycadeen* unterscheiden.

Wir können aber nicht bei den Gymnospermen stehen bleiben und müssen weiter fragen: welchen Werth hat das einfache Integument bei den Angiospermen? Ist es ein integumentum simplex spurium oder genuinum? Die Ovula der Angiospermen, mögen sie einfach oder doppelt behüllt sein, entspringen am Rande der Carpiden oder auf der Oberseite derselben, niemals auf der Unterseite des Carpids. Auch die randbürtigen Ovula sind bei der Verwachsung der Carpiden untereinander mehr oder weniger nach der Innenseite des Fruchtknotens, also nach der Oberseite des Carpids verschoben, denn die Verwachsung geschieht nicht eigentlich mit dem in die Ovula zerschlitzen ursprünglichen Blattrande, sondern mit von der Rückseite des Carpids ausgehenden besonderen Randauswüchsen, also nachgewachsenen secundären Blatträndern, welche wir mit vollem Rechte dem bei Schizaeaceen und bei Pteridium (jedoch umgekehrt von der Oberseite her) nachwachsenden neuen Blattrande oder marginalen Velum, durch dessen Bildung die Sporangien wiederum nach der Unterseite verschoben werden, vergleichen könnten. Diese Verschiebung der randständigen Ovula zeigt sich sogar noch im ersten Verlaubungsstadium des Carpids, indem dort die mehr oder weniger verlaubten Eichen oder Ovularblättchen, obzwar in der That, wie das auch spätere Stadien zeigen, randbürtig, dennoch neben dem freien Carpidenrande aus der Oberseite des Carpids entspringen, was schon *Caspary* bei *Trifolium repens* fand und abbildete, auch ich selbst bei Cruciferen (*Hesperis*) u. a. beobachtet habe. Die Entwicklungsgeschichte (z. B. *Payer's* Tafeln zur Organogenie) zeigt dies auch sehr deutlich, indem z. B. die Wandplacenten zwischen den zwei Ovularreihen oft sehr breit sind oder nach innen vorspringen und bei den Cruciferen in die unechten Scheidewände auswachsen, die also von den breit entwickelten rückseitigen Randsäumen gebildet werden. Die dichlamyden Ovula kehren daher entsprechend dem Spreitengesetze der Oberseite des Carpids die Oberseite ihres äusseren Integuments zu, und so lässt sich denn sicher auch für monochlamyde Eichen das Gleiche behaupten. Es muss also auch das einfache, meistens sehr dicke, Integument der monochlamyden Ovula der Angiospermen dem doppelten Integument der dichlamyden Eichen homolog sein, und daher dem monochlamyden Eichen der Cycadeen und Cephalotaxen sich gleich verhalten. Dies muss insolange als allgemein gültig angenommen werden, als nicht bei den Angiospermen ein Fall nachgewiesen wird, dass ein monochlamydes Ovulum aus der Rückseite des Carpids entspringt, was vorläufig wenig wahrscheinlich ist. — Die einfachen Integumente der Angiospermen sind also wohl durchgehends unecht oder complex; ein echt einfaches, nämlich dem inneren Integument dichlamyder Eichen entsprechendes Integument kommt also mit Sicherheit nur bei Gymnospermen und zwar bei den Araucariaceen auf der Carpidenunterseite vor. Da ein echt einfaches Integument nur der oberen Hälfte des unecht einfachen entspricht, so könnten die Ovula der Araucariaceen als hemichlamyd (den übrigen monochlamyden, eigentlich aber synchlamyden oder holochlamyden Eichen gegenüber) bezeichnet werden.

Das Verhältniss der Podocarpeen zu den Cephalotaxen ist also, was die Integumente betrifft, dieses. Das doppelte Integument der Podocarpeen (davon das äussere Arillus heisst) ist zusammengenommen homolog dem einfachen, dicken, zweischichtigen Integument der Cephalotaxen und ebenso auch schon der Cycadeen; die fleischige Aussenschicht ist also dem Arillus equivalent.

e) Taxeen.

Nachdem die Blüten der Cephalotaxeen und der Podocarpeen vollkommen aufgeklärt worden, wird uns jetzt die dritte kleine Unterfamilie der Taxeen, aus *Taxus* und *Torreya* bestehend, keine besonderen Schwierigkeiten mehr verursachen. Hätten wir sie zuerst erklären wollen, so wäre uns die Frage nach dem Verbleib des Carpids, zu dem das einzige, terminale Ovulum gehört, unlöslich geblieben oder wir hätten leicht auf eine falsche Lösung gerathen, so wie es mir und anderen vordem passirt ist. *Strasburger* hat nach einem Carpid bei den Taxeen nicht gesucht, er sagt ausdrücklich (Angiosp. u. Gymnosp. S. 121), er nehme bei *Taxus* ein achsenständiges Ovulum ohne Fruchtblatt an, entgegen meiner Meinung, dass es Eichen ohne Carpiden nicht giebt. — Dieser Meinung bin ich auch heute noch; denn nachdem bei allen Angiospermen, unter den Gymnospermen sicher auch bei den Cycadeen, auch bei den Araucariaceen Fruchtblätter als Träger oder wenigstens Begleiter der Ovula existiren, und schon bei den Gefässkryptogamen die homologen Sporangien oder Sori überall Produkte der Blätter sind, so muss es einem Phylogenetiker unfassbar und unmöglich erscheinen, dass bei den Taxeen das Ovulum einmal zur Abwechslung ohne Carpid auf dem Scheitel einer Achse auftreten könnte. Wenn also bei den Taxeen ein terminales Ovulum ansehend ohne Carpid sich darbietet, so erwächst dem Phylogenetiker die Aufgabe, den wirklichen oder vielleicht nur scheinbaren Verlust des Carpids phylogenetisch überzeugend nachzuweisen. *Eichler* und *Delpino* nahmen denn an, es sei mit der Terminalstellung des Eichens sein Carpid ablattirt. Mir schien dagegen eine solche Annahme unnöthig zu sein und so sprach ich schon in der „Flora“ 1879 die doppelte Hypothese aus, es sei entweder der Arillus (natürlich auch bei den Podocarpeen) das gesuchte Carpid, oder eines der beiden obersten Schuppenblätter; denn wenn auch dem Gefässbündelverlauf nach zwischen diesen und dem Ovulum, wie *Strasburger* einwendete, kein näherer Zusammenhang ersichtlich ist, so gilt doch das Gleiche von dem basal-terminalen Ovulum und den Carpiden der Polygoneen nach *Strasburger's* eigener Darstellung (Angiosp. S. 9 und Taf. III. Fig. 22), weil eben das Ovulum auf den Achsenscheitel herabgerückt ist.

Der Annahme, dass eines der obersten Schuppenblätter das Carpid sei, ist von *Strasburger*, *Eichler* und *Delpino* widersprochen worden, und ich gebe sie als irrig um so lieber auf, als ich die Lösung des Räthfels bereits bei den Cephalotaxeen und Podocarpeen gegeben habe. Das Ovulum der Taxeen hat sicherlich dieselbe Bedeutung wie in den beiden anderen Tribus; es ist selbst ein monomeres Carpid mit terminalem Ovulum, oder, da der Basaltheil nicht besonders entwickelt wird, es ist ein als Ovulum ausgebildetes Carpid. Was aber die Hypothese betrifft, dass der Arillus das eigentliche Carpid sein könnte, so hat sie wenigstens theilweise Berechtigung. Der Arillus ist zunächst äusseres Integument, insoferne als er von dem das Ovulum bildenden Blattglied erzeugt ist, er ist aber auch offene Carpidenhülle, insofern er vom ganzen Fruchtblatt gebildet wird. Diese ohne vorherige Anklärung paradox scheinende Charakteristik des Arillus ist eben die Folge davon, dass hier und sonst bei den Taxaceen das Carpid monomer ist. Es wird sich noch später deutlicher ergeben, dass der Arillus mit dem Carpid der Araucariaceen homolog ist.

Was von dem Verhältniss des Arillus der Podocarpeen zu dem einfachen Integument der Cephalotaxeen in dem vorigen Paragraphen ausgemacht worden, gilt natürlich ebenso vom

Arillus der Taxeen. Bei der Samenreife selbst fleischig werdend, entspricht er der fleischigen Aussenschicht des Integuments der Cephalotaxeen, und bei *Torreya* ist er zur Reifezeit mit dem inneren Integument verwachsen, so dass der Same wie bei den Cephalotaxeen steinfruchtartig erscheint.

Bei den Podocarpeen war das Ovular-Carpid terminal zu seinem Stengelglied, weil dort der Spross auf ein einziges Sprossglied reducirt war. Eine so weit gehende Reduction findet sich bei den Taxeen nicht, der Blüthenspross trägt hier 2 bis 3 decussirte Vorblattpaare, bevor er mit dem terminalen Carpid abschliesst.

Er fragt sich nun, in welchem phylogenetischen Verhältniss die Taxeen zu den übrigen Taxaceen stehen. *Eichler* und *Delpino* leiten sie von den Podocarpeen ab, indem sie das zum Carpid „axilläre“ Ovulum, wie z. B. von *Phyllocladus*, zugleich mit dem Ablast des Carpids terminal werden lassen. Die Ovula der Podocarpeen sind aber nicht zu einem Carpid axillär und bei den Taxeen hat auch kein Ablast eines Carpids stattgefunden, daher diese Ableitung verfehlt war. Da vielmehr die Eichen der Podocarpeen reduzierte axilläre Sprösschen sind, so wäre eine Ableitung der Taxeen aus ihnen nur so denkbar, dass entweder das axilläre Sprösschen zum Secundausspross „pseudoterminal“ geworden wäre, oder so, dass es unterhalb des terminalen Eichens mit mehreren Paaren von Vorblättern sich bereichert hätte. Für die erstere Annahme — bekanntlich *Van Tieghem's* Ansicht — ist nicht der geringste Anhaltspunkt vorhanden; weder entspricht dem der Gefässbündelverlauf, noch ist jemals neben dem Ovulum eine Durchwachsung des Secundaussprossens beobachtet, wie sie allerdings bei der Achse des Primansprossens manchmal vorkommt (*Strasb. Conif. Taf. I. Fig. 7.*) Nachdem ferner die Primanachse von *Torreya* manchmal eine Terminalblüthe bildet, so spricht auch dies dafür, dass auch die normalen zwei Blüthen zu den Secundaachsen der Inflorescenz echt terminal sind. Überdies wäre die weibliche Inflorescenz der Taxeen dieser Supposition nach dreiachsig, was in der ganzen Ordnung der Coniferen nirgends vorkommt und daher auch hier nicht im mindesten wahrscheinlich ist. Auch ein Zurückgreifen des aufs Äusserste, auf ein Sprossglied, reducirten Sprosses auf ein früheres, reicher gegliedertes, Vorblätter bildendes Stadium der phylogenetischen Entwicklung ist nicht gut denkbar, noch auch sonst irgendwo beglaubigt (ausser abnormer Weise, wie bei der zur Knospe sich fortbildenden Fruchtschuppe der Abietineen, und selbst da erscheinen unter den beiden Carpiden keine Vorblätter, sondern diese werden selbst zu Vorblättern der Knospe).

Viel eher könnte die reducirtere vorblattlose Blüthe der Podocarpeen aus der mit Vorblättern begabten der Taxeen abgeleitet werden; aber bei diesen ist wieder die 1—2blüthige Inflorescenz zu stark reducirt, als dass die vielblättrigen, ausserdem auf wenig verkürzten Laubtrieben terminalen Zapfen z. B. von *Microcachrys* von ihnen ausgegangen sein könnten. Von den Cephalotaxeen können die Taxeen ihren Stammbaum ebenso wenig herleiten, weil auch diese bereits vorblattlose Blüthen haben, auch umgekehrt können die Cephalotaxeen, da sie weniger reducirte, wenigstens aus zwei Carpiden bestehende Blüthen haben, nicht von den Taxeen mit einem terminalen Carpid abstammen. Die Ableitung der Blüthe von *Cephalotaxus* aus der zweiblüthigen Inflorescenz von *Torreya* von Seite *Strasburger's* beruhte auf einer zufälligen, missverstandenen Ähnlichkeit, wobei irrtümlicherweise die Ovular-Carpiden der ersteren

Gattung für Sprosse angesehen wurden. Kurz, die drei Tribus der Taxeen sind für sich abgeschlossene, getrennte Zweige, die nur nach rückwärts in gemeinsamen Vorfahren zusammenlaufen, von denen sie sich theils früher theils später abgetrennt haben. Zufolge der Vorblattbildung ihrer Blüthensprosse sind die Taxeen alterthümlicher als die beiden anderen Gruppen mit vorblattlosen Blüthen, und auch die Fähigkeit des Primansprösschens (bei *Torreya*), mit einer Terminalblüthe abzuschliessen, weist noch auf eine nähere Verwandtschaft der Taxeen mit alten Urahnen hin, denn diese Fähigkeit besitzt keine andere Tribus der Coniferen mehr, deren Zapfen oder Ähren sonst immer unbegrenzt sind. Andererseits stellen sich die Taxeen zufolge ihres einzigen terminalen Ovular-Carpids, ihrer verarmten Inflorescenz u. s. w. als ein jüngerer Ausläufer eines alten Seitenzweiges dar, während in vielen anderen Beziehungen die Cephalotaxeen, insbesondere *Ginkgo*, mehr alterthümliche Charaktere sich bewahrt haben.

Bei den Taxeen besteht also die weibliche Blüthe wie bei den *Podocarpeen* aus einem einzigen Ovular-Carpid, allein dieses ist zu einer normalen Sprossachse, welche zuvor noch 2—3 Paare decussirter schuppenförmiger Vorblätter producirt, terminal. Durch die Anwesenheit dieser Vorblätter stehen die Taxeen nicht nur unter den Taxaceen, sondern unter allen Coniferen einzig da.

3. Araucariaceen.

a) Weibliche Blüthen in den verschiedenen Unterfamilien.

Wie die Taxaceen so besteht auch die zweite Coniferenfamilie, die der Araucariaceen, aus mehreren gut unterschiedenen Subfamilien, deren Zahl jedoch bald grösser, bald kleiner genommen wird. *Strasburger* unterscheidet ihrer sechs, *Eichler* nur vier. Mir scheint, dass die vier *Eichler'schen* Tribus *Abietineae*, *Taxodiaceae*, *Cupressineae* und *Araucarieae* genügen, und dass die *Sequoieae* und *Sciadopityeae* besser als blosser Subtribus der *Taxodiaceae* behandelt werden; allenfalls könnten die *Sciadopityeae* noch als fünfte, zwischen den zwei ersten Tribus intermediäre Tribus beibehalten werden. Mit dem Bau der weiblichen Blüthe der *Abietineae* und ihrer Fruchtschuppe haben wir uns bereits beschäftigt; wir fanden, dass die Blüthe als Secundanspross aus drei ursprünglich monomeren Carpiden besteht, von denen das mittlere immer steril, die beiden seitlichen in Ovula umgewandelt werden und dann mit den nachgewachsenen Carpidentheilen zur Fruchtschuppenrista verwachsen, wobei sich das sterile Blatt mitbetheiligt (*Pinus*) oder auch nicht.

Die Blüthen der übrigen Tribus sind ähnlich gebaut, nur mit folgenden Abweichungen. Bei den *Taxodiaceen* besteht die weibliche Blüthe oftmals aus mehr als drei (bis 9) Carpiden, demnach gewöhnlich auch aus ebensoviele Ovulis, weil die Carpiden meist alle fertil zu sein pflegen; doch können auch etliche Carpiden steril, d. h. nur an der Bildung der Crista theilgenommen, aber ohne Ovulum sein. So hat *Taxodium* nur 2 Ovula, aber der gekerbte Rand der Fruchtschuppe deutet auf eine Zusammensetzung aus zahlreicheren Carpiden hin. Die Fruchtschuppe der *Taxodiaceen* unterscheidet sich von der der *Abietineen* dadurch, dass sie

mit dem Deckblatt immer weit mehr vereinigt ist, so dass hier also eine hochgradigere Verschmelzung der Carpiden nicht bloss unter einander, sondern auch mit dem Deckblatt stattfindet, was sich bei den Cupressineen in noch höher fortgeschrittenem Grade wiederholt. Entwicklungsgeschichtlich besteht zwischen Cupressineen und Taxodieen einerseits und Abietineen andererseits der bemerkenswerthe Unterschied, dass die Anlage des Blüthensprosses oder der Fruchtschuppe bei den ersteren nur als eine geringe Anschwellung in der Achsel des Deckblatts auftritt und daher die Carpiden resp. Ovula direkt in der Blattachsel zu entspringen scheinen. Bei den Cupressineen sind wahrscheinlich überall drei oder 2 Carpiden in der Fruchtschuppe verschmolzen, entweder alle fertil oder das mittlere wie bei den Abietineen steril und nur im Beginn der Entwicklungsgeschichte als Höcker zwischen beiden Ovular-Carpiden (z. B. bei Thuja) nachzuweisen. Die Identität dieser biovalaren Blüthen mit den Blüthen der Abietineen, von Cephalotaxus, Ginkgo ist unverkennbar, wird auch bereits von *Strasburger* hervor gehoben. Bei Thuja orientalis besteht aber die Blüthe des mittleren Deckblattpaares aus nur einem Ovulum, welches aus dem einzig vorhandenen mittleren Höcker entsteht. Bei Juniperus § Oxycedrus dagegen ist nur ein laterales Ovulum pro Blüthe und pro Deckblatt vorhanden. Daraus folgt aber noch nicht, dass in beiden Fällen nur ein Carpid vorhanden wäre, es können ganz wohl noch 1 bis 2 sterile Carpiden in der Fruchtschuppe vorhanden sein, und bei Juniperus ist das offenbar, weil auch die andere sterile Seite der Fruchtschuppe entwickelt ist. Nur bei den Cupressineen kommen Carpiden vor, zu denen mehr als ein Ovulum gehört, nämlich bei Cupressus und Thujopsis, über welche noch später die Rede sein soll. Actinostrobus würde unter den Cupressineen eine merkwürdige Ausnahme bilden, wenn seine sechs Fruchtschuppen von den darunter befindlichen Deckblättern wie es scheint völlig frei wären, wie es ursprünglich von *Parlatore* angegeben wurde (s. *Eichler* Conif. Fig. 48). In *De Candolle's* Prodromus bemerkt *Parlatore* jedoch, er habe sich überzeugt, dass auch bei Actinostrobus Deckschuppe und Fruchtschuppe (lepidium) verschmolzen seien. Ich kenne diese Gattung nicht aus Autopsie.

Bei den Araucariaceen kommt in den zwei Gattungen Araucaria und Dammara (Subtribus Dammareae) wieder eine Reduction des bei den Taxodieae und Cupressineae wenigstens bicarpellären, oft pluricarpellären Blüthensprosses auf ein einziges Sprossglied, also auch auf nur ein Carpid vor, ganz analog wie unter den Taxaceen bei den Podocarpeen. Die Fruchtschuppe oder Crista besteht hier aus nur einem oberhalb des einzigen Ovulum nachwachsenden Carpidentheil; sie führt bei Araucaria den Namen Ligula. Die Ligula gehört also einem einzigen Carpid und Ovulum an, während die Fruchtschuppen-crista (bei den übrigen Araucariaceen) aus 2 oder mehreren Ligulis zusammengesetzt oder verschmolzen ist. Bei Dammara (Agathis) abstirbt und verschmilzt mit dem Deckblatt die Ligula, daher sie anscheinend fehlt, so dass die Blüthe nur auf das Ovulum reducirt ist wie bei den Podocarpeen. Die dritte Gattung der Araucariaceen, Cunninghamia, welche auch für sich eine Subtribus Cunninghamieae darstellen kann, nähert sich mehr den Taxodieen, indem sie drei Ovula, also drei Ovular-Carpiden in der Blüthe besitzt. Die Fruchtschuppe, welche im erwachsenen Zustand der Blüthe einen queren häutigen gezähnelten Saum über den Eichen darstellt, ist nach der Abbildung der Flora japonica im Jugendzustand blappig, über jedem zur Zeit noch nicht umgewendeten Eichen ein Lappchen bildend, also aus den drei Ligulis dreier eineiigen Carpiden gebildet (*Delapino* nennt sie eine ligula tridentata).

Diese hier in den Hauptzügen gegebene Interpretation der Blüten und Fruchtschuppen der Cupressineen, Taxodien, Araucariaceen befindet sich ganz allein in Übereinstimmung mit der auf Anamorphosen basirten Deutung der Abietineen, so wie der Blüten der Taxaceen.

Ich habe zwar in meiner „Kritik“ die *Eichler'sche* Excrecenztheorie wenigstens für die Araucariaceen acceptirt, und demgemäss ihre Zapfenbrakteen für Fruchtblätter, ihre Ovula sammt Ligula für Excrecenzen dieser Fruchtblätter anerkannt; hinsichtlich der Cupressineen und Taxodien liess ich es unentschieden, ob ihre Fruchtschuppe mit dieser Ligula oder mit der Fruchtschuppe der Abietineen homolog ist. Damit liess ich für die Gesamtfamilie der Araucariaceen eine doppelte Erklärung gelten, welche ich gegenwärtig, besser belehrt, durchaus nicht mehr zugestehen kann. Vom phylogenetischen Standpunkt aus dürfen die Araucariaceen nicht anders als die Abietineen beurtheilt werden, und die zwei übrigen Subfamilien desgleichen. Ich kehre daher mit Überzeugung auf den Standpunkt *Strasburger's* zurück, der auch alle Subfamilien von demselben Gesichtspunkt betrachtet und stimme mit diesem Forscher darin rückhaltlos überein, dass das Achselprodukt aller Araucariaceen, mag es nun deutlicher axillär bleiben oder auf das Deckblatt verschoben werden, ein Achselspross (wie bei den Taxaceen) des Deckblatts ist, und zwar überall ein einfacher Blüten spross (worin ich wieder von *Strasburger* abweiche). Die Excrecenztheorie ist mir also nicht einmal für die Araucariaceen, wo ihr die Verhältnisse noch am meisten günstig sind, annehmbar.

Was die Taxodien und Cupressineen betrifft, so wird die Homologie ihres Achselprodukts mit der Blütenanlage der Abietineen und besonders von *Cephalotaxus* (wo der axile Theil auch sehr wenig entwickelt ist) bereits entwicklungsgeschichtlich unverkennbar nachgewiesen. Dieselben zwei seitlichen Ovula und der sterile mittlere Blatthöcker wie bei *Cephalotaxus* (und den Abietineen) finden sich bei *Thuja* und manchmal (nach *Strasburger*) bei *Cryptomeria* wieder. Erst späterhin äussert sich die Verschiedenheit, die darin besteht, dass bei *Cephalotaxus* keine, bei den Abietineen eine freie, bei den Taxodien und Cupressineen eine mit dem Deckblatt verwachsene Fruchtschuppencresta gebildet wird. In meiner Abhandlung „Zur Kritik“ habe ich dieser entwicklungsgeschichtlichen Übereinstimmung mit Unrecht zu wenig Gewicht beigelegt; gerade bei der Feststellung phylogenetischer Homologien leistet die vergleichende Entwicklungsgeschichte oft vortrefliche Dienste. Ich war damals nur aus dem Grunde in Betreff der Taxodien und Cupressineen zweifelhaft, weil bei diesen die Natur ihrer Fruchtschuppe noch durch keine genau studirten Anamorphosen so wie bei den Abietineen sicher erwiesen war, obwohl wenigstens bei den Taxodien Durchwachsungen der Zapfen ebenfalls vorkommen. *Al. Braun* sah bei *Cryptomeria*, *Taxodium*, *Glyptostrobus* an Stelle der inneren Fruchtschuppe eine Knospe auftreten, doch sind dabei keine entscheidenden Übergangsformen erwähnt worden, welche allein die Identität der Fruchtschuppe mit den ersten Blättern der Knospe erweisen können. In neuerer Zeit erklärte *G. Engelmann* (in *Silliman's Amer. Journal* Sept. 1882), er besitze einen durchwachsenen Zapfen der *Sequoia gigantea*, welcher zu beweisen scheint, nicht nur dass die Fruchtschuppe dieser Art so wie die der Abietineen aus Carpiden zusammengesetzt ist, sondern auch, dass diese Blätter in grösserer Anzahl vorhanden sind, seitlich aneinander gereiht und mit einander verwachsen, eine entsprechende grössere Anzahl von Eichen auf ihrer Rückseite tragend.

Leider hat *Engelmann* eine Abbildung und genauere Beschreibung dieser Abnormitäten, zu der ich ihn dringend aufgefordert habe, seines nicht lange darauf erfolgten Todes wegen nicht mehr geliefert; trotzdem ist mir auch diese vorläufige Mittheilung eines gewissenhaften Beobachters um so weniger zweifelhaft, als bei *Cryptomeria* die Zusammensetzung der Fruchtschuppe aus 6 bis 3 Fruchtblättern auch ohne Anamorphosen durch die blosse Betrachtung der ausgebildeten Form mehr als sehr wahrscheinlich wird und unter Berücksichtigung aller Analogien unmittelbar einleuchtend erscheint. Dass nämlich die Spitzen der Fruchtschuppe nicht bloss eine bedeutungslose (aber auch in diesem Falle ganz unverständliche) Zähnelung einer Excrescenz oder gar eines Discus sein können, erkennt man daraus, dass diese 3—6 Spitzen gar nicht einmal immer vollkommen in einer Ebene stehen, sondern sich öfter theilweise decken, die seitlichen mehr nach aussen, die mittleren mehr nach innen sich befinden, und dabei in der glatten, glänzenden Spitze und ihrer angeschwollenen und kantigen Basis genau das Deckblatt wiederholen. Am Grunde des Zapfens gehen die nadelförmigen kantigen Blätter der Fruchtzweige in die (zunächst sterilen) Deckblätter über, indem sie immer breiter werden; und da die Achselspresse von *Cryptomeria* überhaupt anfangs keine Schuppenblätter, sondern nur Nadeln bilden, so ist es begreiflich, dass auch in der aus ähnlichen Blättern verschmolzenen Fruchtschuppe die nadelförmigen Spitzen dieser Blätter so weit hervorragen, wie sonst bei keiner anderen Conifere. Die Zapfen von *Cryptomeria* sind das beste Demonstrationsobjekt, an welchem man die Zusammensetzung der Fruchtschuppe aus Carpiden ohne weiters sehen kann, wenigstens gewiss dann, wenn man ohne eine vorgefasste Meinung an sie herantritt.

Strasburger wendet gegen die Deutung der Fruchtschuppenzähne der *Cryptomeria* als Carpidenspitzen ein, dass die Zahl dieser Spitzen mit der Zahl der Eichen nicht immer genau übereinstimmt; es kommen manchmal 4 Zähne an 3samigen und umgekehrt auch 3 Zähne an 4samigen, dann auch 3 Zähne an 2samigen Fruchtschuppen vor. Das erklärt sich aber sehr einfach damit, dass entweder nicht alle mit den Spitzen hervorragenden Carpiden fertil sind (mehr Zähne als Samen), oder dass umgekehrt nicht alle Ovular-Carpiden (ergo Ovula) den nachwachsenden Carpidentheile in der Fruchtschuppe entwickelt haben (mehr Samen als Zähne). *Strasburger* untersuchte z. B. die Entwicklungsgeschichte einer *Cryptomeria*, deren Fruchtschuppe konstant nur 2 Samen und regelmässig 3 Zähne besass; zwischen den Samenanlagen fand sich aber oftmals der dritte mittlere Höcker, wie bei *Thuja* und *Abietineen*, vor, eben das dritte aber sterile Carpid, welches dann in die Zusammensetzung der Fruchtschuppe mit eingeht. Der obige Einwand ist daher ohne Gewicht und leicht beseitigt. Man kann sicher erwarten, dass, sobald am durchwachsenen Zapfen von *Cryptomeria* einmal Übergänge zwischen Fruchtschuppe und Achselknospe gefunden werden, in ihnen zunächst die Trennung der Carpiden und dann ihre Einordnung unter die Blätter eines normalen Achselprosses zu beobachten sein wird. Von den übrigen Taxodien gilt dann das Gleiche, nur die Zahl der Fruchtblätter kann verschieden sein.

Die Verschmelzung der Fruchtschuppe mit dem Deckblatt ist aber nichts so gar Auffälliges, indem auch bei Angiospermen analoge Verschmelzungen des Deckblatts mit Blattorganen der axillären Blüthensprosse, z. B. mit den Blüthenvorblättern bei den *Betulaceen*, vorkommen. Verschmelzungen oder congenitale Verwachsungen der mannigfachsten Art sind

überhaupt bei den Pflanzen ungemein häufig, und die Scheu mancher Morphologen vor ihrer Anerkennung sehr unmotiviert. Die collaterale Verwachsung zahlreicherer Carpiden, wie bei manchen Taxodien, findet bei den Coniferen ihr Seitenstück in der mitunter vorkommenden Verwachsung vegetativer Nadeln, wie das von *Al. Braun* an *Taxus tardiva*, von *Caspary* an einer Fichte beobachtet wurde. *Braun* fand 2—11 seitlich verbundene Laubblätter, *Caspary* 2—7 ziemlich auf gleicher Höhe stehende Nadeln zu einem einzigen, gefurchten, mit mehreren Spitzen versehenen scheinbaren Einzelblatte (einer Symphyse wie im *Symphylodium*) verschmolzen. Was aber bei vegetativen Blättern möglich ist (auch *Sciadopitys* gehört dahin), das ist bei Blütenblättern, die zu Verschmelzungen weit mehr hinneigen, um so eher zu gewärtigen.

Nachdem in dieser Weise die Homologie der dem Deckblatt mehr oder weniger angewachsenen Fruchtschuppe der Taxodien mit der freien Fruchtschuppencrista der Abietinen festgestellt worden, so ergibt sich daraus die gleiche Homologie der Fruchtschuppe der Cupressinen von selbst, weil die Zapfen der letzteren wesentlich gleich gebaut sind, mit dem einzigen Unterschiede, dass ihre Schuppen quirlständig, bei den Taxodien aber spiralig angeordnet sind, und dass die Verschmelzung von Deckblatt und Fruchtschuppe im Allgemeinen noch vollkommener ist (*Actinostrobus* ist mir zweifelhaft). Vielleicht werden noch Zapfendurchwachsungen die Zusammensetzung der Fruchtschuppe aus Carpiden auch hier anschaulich demonstrieren, keinesfalls aber widerlegen können. Bisher fand man, anderweitigen Angaben nach, an solchen Durchwachsungen die Zapfenschuppen unverändert und höherhin am durchgewachsenen Terminaltriebe gleich die axillären Normalknospen, und es scheint, dass eben die innigere Verschmelzung der Fruchtschuppe mit dem Deckblatt die Bildung von Übergangsformen erschwert.

Was schliesslich die Araucarien betrifft, so sind auch bei diesen keine Anamorphosen, keine Übergänge aus dem reducirten axillären Ovularsprösschen in einen vegetativen Spross bekannt. *Strasburger* berichtet nur (Conif. S. 160), er habe im botanischen Garten zu Neapel einen jungen kräftigen Baum von *Cunninghamia sinensis* gesehen, der „nachdem er einen Zapfen getragen, seinen Gipfeltrieb durch denselben hindurch weiter entwickelt hatte.“

Die Verwandtschaft der Araucarien und der Taxodien ist aber eine so enge, dass nicht daran zu denken ist, dass die Zapfen der ersteren Blüten, die der anderen ährige Blütenstände sein könnten, dass die Fruchtschuppe bei diesen ein Blüten spross und bei jenen eine ligulaartige Excescenz sein könnte. Entweder ist der Zapfen in beiden Gruppen eine Blüte oder in beiden eine Inflorescenz. Da nun das letztere für die Taxodien als ausgemacht gelten kann, so bleibt auch bei den Araucarien keine andere Wahl übrig.

Die Verwandtschaft der Araucarien und der Taxodien ist eine derartige, dass sogar die Grenze zwischen beiden und die unterscheidenden Charaktere nicht allgemein in demselben Sinne aufgefasst werden, so dass die Gattung *Cunninghamia* von *Eichler* den Taxodien, von *Strasburger* und auch *Delpino* den Araucarien zugetheilt wird. Man kann indess nicht zweifelhaft sein darüber, dass hier *Strasburger* gegen *Eichler* im besseren Rechte ist. Denn nach der *Eichler'schen* Auffassung reducirt sich der Unterschied beider Gruppen eigentlich nur darauf, dass die Araucarien nur ein Ovulum, die Taxodien ihrer 2, 3 oder mehrere pro Zapfenschuppe besitzen. Wichtiger als die Eichenzahl scheint aber doch der Umstand, dass die Fruchtschuppe bei den Taxodien an Mächtigkeit über das Deckblatt überwiegt,

während sie bei den Araucarien sehr abgeschwächt und dem hier dominirenden Deckblatt eingeschmolzen, nur als zahnförmiger Innenfortsatz (*Araucaria*) oder als niedriger häutiger Saum (*Cunninghamia*) auf der Innenfläche des Deckblatts, zuletzt gar nicht mehr oder höchstens als unbedeutende Anschwellung über dem Ovulum (*Dammara*) erblickt wird. Damit hängt nach *Strasburger's* (und *Van Tieghem's*) Untersuchungen ein anatomischer Unterschied zusammen, indem bei den Taxodiaceen die Fruchtschuppe aus der Zapfenspindel ihre eigenen, von dem Bündel des Deckblatts unabhängigen, sich weiter verzweigenden Gefäßbündel erhält (wie dies auch für Tragblatt und vegetative Achselknospe gilt), wogegen bei allen drei obigen Gattungen der Araucariaceen die reducirte Fruchtschuppe entweder gefäßbündellos bleibt (*Cunninghamia*, manche *Araucarien*) oder (wie vorher die *Ovula*) ihre Bündel von Zweigen des Deckblattbündels aus erhält.

Die Blüthe von *Cunninghamia*, aus 3 Carpiden mit drei Eichen bestehend, unterscheidet sich von einer Blüthe von *Thuja* oder einer *Cryptomeria* mit 3zähliger zweieiger Fruchtschuppe nur dadurch, dass der bei *Thuja* sterile mittlere Höcker bei jener in ein drittes Ovulum umgebildet ist und dass der Blüthenspross, der eine so schwächliche, membranöse, sogar gefäßbündellose Fruchtschuppenkrone bildet, höher auf sein Deckblatt hinaufgerückt erscheint.

Was die Gattungen *Araucaria* und *Dammara* betrifft, so sind sie, ebenso wie die *Podocarpeen*, allerdings am meisten geeignet, der *Eichler'schen* Theorie einen gewissen Schein von Berechtigung zu verleihen. *Eichler* fand ein Analogon der Ligula von *Araucaria* in der gleichnamigen Ligula von *Isoetes* und das Analogon des Ovulums der ersten Gattung in dem vom Velum bedeckten und mehr oder weniger eingeschlossenen Sporangium von *Isoetes*. Mithin müsse auch das Fruchtblatt von *Isoetes* sein Analogon in der Deckschuppe der *Araucaria* besitzen und letztere ebenfalls ein Fruchtblatt sein. Diesen Analogien, anscheinend sogar triftigen Homologien, konnte ich meinen Beifall nicht versagen, und hat mich insbesondere dieser treffende Vergleich bewogen, in der „Kritik“ die *Eichler'sche* Theorie wenigstens für die *Araucariaceen* (und *Podocarpeen*) anzuerkennen. Wenn aber trotzdem, zufolge zwingender Consequenz des früher Bewiesenen, das Ovulum von *Araucaria* mit seiner Ligula ein axillärer Spross ist, so entsteht die Frage, wie sich dies mit dem obigen Vergleich vereinen lässt? Beides lässt sich ganz gut vereinen; man darf nur nicht ausser Acht lassen, dass der Ovularspross von *Araucaria* auf ein Sprossglied und dessen Blatt auf ein Blattglied (Ovulum) reducirt ist, wodurch der Anschein entsteht, als ob der Spross selbst nur ein Blattglied wäre. Bei *Isoetes* ist aber die Ligula mit dem behüllten Sporangium ein in ventraler Lage gebildetes Blattglied des Carpids, daher es als Blattglied allerdings dem Ovulum von *Araucaria* mitsamt Ligula homolog ist. Weil aber das ovulumbildende Sprossglied von *Araucaria* von einem blossen Blattglied für die Beobachtung nicht unterschiedbar ist, so entsteht der Anschein, als ob auch das Deckblatt von *Araucaria* dem Fruchtblatt von *Isoetes* homolog wäre, was es doch in Wahrheit nicht ist.

Von *Dammara* wiederum heisst es, ihre Zapfenschuppe sei ein einfaches Blatt mit einem Ovulum auf der Innenfläche und ohne Spur einer inneren Fruchtschuppe. So ganz einfach ist die Sache aber doch nicht. *Strasburger* hat nämlich nachgewiesen, dass auf der Deckschuppe von *Dammara* über der oberen Basis des umgewendeten Ovulums eine, wenn-

gleich unbedeutende, Anschwellung besteht (Conif. Taf. VII. Fig. 72.), und dass die zur Eicheninsertion verlaufenden Gefässbündel, bevor sie unterhalb derselben sich in Schraubenzellen auflösen, seitlich je ein schwaches Seitenbündel abgeben, welche nach ganz kurzem Verlauf innerhalb der erwähnten Anschwellung erlöschen (Conif. Taf. VII. Fig. 82.). So geringfügig diese in die Anschwellung abgehenden Bündel und die ganze Anschwellung selbst scheinen mögen, so haben sie doch für den comparativen Systematiker eine phylogenetische Bedeutung. Sie deuten noch einen letzten Rest des oberen Carpidentheils (Ligula) an, welcher jedoch mit dem Deckblatt derartig vollkommen verschmolzen ist, dass er nur eine wenig auffallende Anschwellung auf dem Deckblatte darstellt. Dammara ähnelt hierin manchen Cupressineen (auch Taxodien), deren Fruchtschuppe mit dem Deckblatt so sehr verschmolzen ist, dass sie auch nur wie eine Anschwellung der Innenseite des Deckblatts aussieht (z. B. *Thuja orientalis*), wesshalb *Eichler* auch den Cupressineen nicht einmal eine Excrescenz, sondern nur eine Innenanschwellung (Weibl. Blüth. d. Conif. S. 1035 [18]) zuerkennen wollte. Dass diese Innenanschwellung bei den Cupressineen immer noch viel bedeutender ist als die von Dammara, begreift sich leicht, da doch die Fruchtschuppencrista bei den Cupressineen immerhin noch mächtiger, auch aus 2 oder mehr Carpiden zusammengesetzt ist, bei Dammara aber (wie bei den Arancariaceen überhaupt) sehr abgeschwächt und auf nur ein Carpid reducirt auftritt.

Die monocarpide Blüthe von *Araucaria* und *Dammara* findet aber ihr vollkommenes Analogon in der monocarpiden Blüthe der Podocarpeen; sodass also die bereits festgestellte Natur der Podocarpeenblüthe die gleiche Natur der Blüthe der Dammareen, die sich uns durch Ableitung aus der Blüthe von *Cunninghamia* und den Taxodien ergeben hatte, bestätigt. Die Homologie einer Zapfenschuppe von *Microcachrys* mit ihrem umgewendeten aber freien Ovulum und einer Zapfenschuppe von *Dammara* ist so offenbar, dass sie von *Strasburger* ebenso wie von *Eichler* anerkannt wird, trotz der verschiedenen morphologischen Deutung; ebenso frappant ist die Übereinstimmung zwischen dem Verwachsungsprodukt des anatropen Ovulums und seines Deckblatts von *Podocarpus dactyloides* und zwischen der ein ebenso umgekehrtes und angewachsenes Ovulum tragenden Zapfenschuppe von *Araucaria*. Ein Unterschied zwischen beiden ist nur darin vorhanden, dass das Ovulum der *Araucaria* meist in eine Ligula nach oben ausgeht, das von *Podocarpus dactyloides* aber ein äusseres Integument besitzt; doch auch dieser Unterschied ist nur relativ, denn es wird im Nachfolgenden der Beweis geliefert werden, dass die Ligula und das äussere Integument unter einander homolog sind.

Die Araucariaceen sind also durch gleichartige Reduktion in den Dammareen zu einem wesentlich gleichen Endziele gelangt, wie die Taxaceen in den Podocarpeen, was ja ganz natürlich ist, nachdem die Ausgangspunkte der Entwicklung (Cephalotaxeen, Abietineen), wie wir sahen, ebenfalls wesentlich von gleicher Art waren. Die reducirten jüngeren Formen, die Dammareen und die Podocarpeen, sind aber nur durch den Vergleich mit den älteren vollständiger entwickelten, also nur phylogenetisch zu verstehen. Wenn alle Coniferen bis auf die reducirten Dammareen und Podocarpeen ausgestorben wären, so würde kein Morphologe anstehen, gleich *Eichler* die Zapfenbrakteen der letzteren für die Carpiden der Ovula anzusehen; es gäbe eben kein Mittel, sich des trügerischen Scheines zu erwehren. Es wäre auch diese Auffassung ganz gerechtfertigt, wenn der morphologische Werth nur von räumlichen Verhältnissen abhinge; denn die axilläre, aber auf das Deckblatt verschobene Ovularblüthe der Dam-

mareen und Podocarpeen ist von einem blossen Ovulum empirisch nicht unterscheidbar und hat zum Deckblatt dasselbe Verhältniss, wie ein ventrales Ovulum zu seinem Fruchtblatt, besonders bei den Dammareen, wo auch die Gefässbündel des Ovulums vom Deckblattbündel abgehen. Allein Raumbeziehungen allein bestimmen den morphologischen Werth nicht — was schon *Strasburger* treffend hervorgehoben hat — vielmehr sind die morphologischen Gebilde auch phylogenetisch fixirte Grössen, deren Bedeutung oft nur comparativ erkannt werden kann. Der genetische Zusammenhang der reducirten Blüthen der Dammareen mit den besser verständlichen, reichlicher entwickelten Blüthen, wie sie bei den Abietineen, Taxodien, *Cunninghamia* vorkommen, lehrt und verbürgt erst die Bedeutung des scheinbar gewöhnlichen Ovulums als Blüthenspross und der scheinbaren Carpiden dieser Ovula als Brakteen der Blüthensprosse. Die umgekehrte Ableitung der Abietineen u. s. w. von den Araucariaceen, des reicher gegliederten, verständlicheren Gebildes von dem ärmlicheren, zweideutig gewordenen, ist widersinnig, ist unmöglich, und der Versuch einer solchen umgekehrten Ableitung muss, auch wenn er von einem so ausgezeichneten Morphologen, wie sonst *Eichler* war, gemacht wird, nothwendig missglücken, zu absurden Suppositionen Anlass geben *) und schliesslich bei den Abietineen zu einem Resultate führen, welches an dem Veto der glücklicher Weise vorhandenen Anamorphosen zu Grunde geht.

b) Die Ligula resp. Fruchtschuppe der Araucariaceen verglichen mit dem Arillus der Taxaceen.

Eine besondere comparative Aufklärung bedarf noch die Ligula und die von mehreren verschmolzenen Ligulae (zu denen die Spitzen der Carpiden von *Cryptomeria* gehören) gebildete Fruchtschuppenrista. Ich habe die Ligula bisher als „nachgewachsenen Carpidentheil“ bezeichnet, der sich eigentlich — gemäss der Entwicklung anderer Carpiden — früher bilden und an seiner Basis das Ovulum erzeugen sollte, welcher aber, dem Gesetz der zeitlich-räumlichen Verkehrung folgend, später als das zur Carpidenanlage terminale Ovulum nachwächst. Damit ist die Sache aber noch nicht vollkommen erledigt, es muss auch nachgewiesen werden, welche Bedeutung denn dieses Nachwachsen des Carpids hat, und namentlich ist die damit zusammenhängende Frage comparativ zu lösen, ob eine Analogie oder gar Homologie zwischen der Ligula und dem Arillus in den beiden Hauptfamilien der Coniferen besteht oder nicht.

Strasburger hat (Conif. u. Gnetac.) ursprünglich die Identität der Fruchtschuppe resp. Ligula mit dem Arillus gelehrt, nämlich beide für Discusbildungen der Blüthenachse erklärt, so lange ihm die Ovula als Fruchtknoten galten. Später (Angiosp. u. Gymnossp.) ging er von dieser Homologie wieder ab, indem er für die Araucariaceen seine frühere Deutung beibehielt,

*) Solche unglückliche morphologische Suppositionen, die in der fehlerhaften rückschreitenden Deduction ihren Grund hatten, waren: das angebliche sich Individualisiren der oberen Blatthälfte des vermeintlichen Carpids, woraus die Excescenz hervorgehen sollte, durch welchen sonderbaren Vorgang die Ovula von der Oberseite des Carpids selber auf die Innenseite der Excescenz gelangen sollten, welche, obwohl sie vordem die morphologische Oberseite des Carpids war, nunmehr auf der als Excescenz individualisirten oberen Blatthälfte zur Unterseite geworden wäre u. ähnl. mehr.

den Arillus aber als zweites äusseres Integument des nunmehr von ihm anerkannten Eichens acceptirte.

Auch in *Eichler's* Excrecenzlehre war für eine Homologie des äusseren Integuments (Arillus) als eines Auswuchses aus der Basis des Macrosporangiums und der Ligula oder Fruchtschuppe als Excrecenz des Fruchtblattes selber kein Platz. Wir sind dagegen nach der hier entwickelten Auffassung der weiblichen Coniferenblüthen in der günstigen Lage, dass wir sowohl die Homologie des Arillus mit der Ligula als auch die Integumentnatur des ersteren gelten lassen können. Jene Homologie habe ich schon im J. 1879 in der „Flora“ für die wahrscheinlichste Hypothese erklärt, obzwar ich damals über dieselbe noch bei weitem nicht im Klaren war, indem ich sie mit der Integumentnatur des Arillus, die doch auch viel Wahrscheinlichkeit besass, nicht in Einklang setzen konnte. Auch nachdem ich in der „Kritik“ *Eichler's* Excrecenzlehre für die Araucarien und Podocarpeen angenommen hatte, habe ich diese Homologie festgehalten, wozu mich die Kenntniss der Anamorphosen des Eichens befähigte.

Die Homologie der Ligula (resp. Fruchtschuppencresta) mit dem Arillus hat bereits darin eine starke Stütze, dass die Araucariaceen, welche stets die Ligula oder Fruchtschuppe bilden (auch wenn erstere, bei *Dammara* und bisweilen bei *Araucaria*, ablastirt oder dem Deckblatt incorporirt ist), dafür niemals einen Arillus, sondern stets nur ein echt einfaches Integument entwickeln, und dass wiederum die Taxaceen, denen eine Fruchtschuppe oder Ligula fehlt, entweder einen Arillus um das innere Integument aufweisen oder ein unecht einfaches Integument haben, welches zwei Eihüllen aequivalent ist. Dies lässt schon mit grosser Wahrscheinlichkeit auf homologe Stellvertretung des Arillus und der Ligula schliessen. Auch die Entwicklungsgeschichte ist dieser Homologie günstig, denn der Arillus entsteht später am Grunde des erstgebildeten Integuments ebenso wie meistens auch die Ligula oder die Fruchtschuppe, wenn auch der freie Theil derselben manchmal in Folge ursprünglicher Verschmelzung aus dem Deckblatt zu entspringen scheint. Und wenn auch der Arillus meist sack- oder scheidenförmig um das (innere) Integument geschlossen auftritt, so ist er doch bei *Microcachrys* auf der unteren Seite offen und bildet so den Übergang zu der einseitigen und oberseitigen Ligula. Beides sind blattartige Excrecenzen aus der Basis des Ovulums.

Ein zwar bedeutsamer und durchgreifender, aber die Homologie nicht aufhebender Unterschied zwischen der Ligula von *Araucaria* und dem halbseitigen Arillus von *Microcachrys* besteht nur darin, dass der letztere sich dem Ovulum anschmiegt (dann in anderen Gattungen es vollkommen umwächst und umschliesst), während die Ligula, um das nach abwärts sich wendende Ovulum unbekümmert, in verlängerter Richtung des ganzen Achselsprösschens nach aufwärts fortwächst (desgleichen dort, wo mehrere Carpiden in der Blüthe vorhanden sind, ihr eigenes Ovulum nicht beachtend, mit den benachbarten Ligulis zu einer Fruchtschuppe congenital zusammenwächst). Kurz, die Ligularexcrecenz trägt sich wie ein vom Ovulum unabhängiger nachgewachsener Gipfeltheil des Ovular-Carpids, während die Arilluxcrecenz als eine zweite Hülle, als ein höriger Theil des Ovulums sich darstellt.

Nachdem nun die Taxaceen älter, ursprünglicher sind als die Araucariaceen, so ist auch der Arillus ursprünglicher und muss die Ligula resp. Fruchtschuppencresta aus jenem hervorgegangen sein. Das äussere Integument der Taxaceen wird bei den Araucariaceen faktisch

zum Obertheil des Carpids, was hier nur dadurch ermöglicht wird, dass die Carpiden der Coniferen monomer sind und ihr einziges Ovulum terminal bilden. (Auf die Ausnahme bei *Cupressus* ist dabei nicht vergessen worden, und wird von ihr noch weiter die Rede sein.) Bei einem polymeren angiospermen Carpid mit ursprünglich rand- oder flächenständigen Ovulis wäre eine derartige Homologie allerdings unmöglich.

Das Verhältniss des Arillus zur Ligula ist nun, um es gleich vorweg anzuzeigen, folgendes: der Arillus ist das normale äussere Integument eines Ovulums, die Ligula ist die im höheren Grade verlaubte oder vegetativ gewordene Form desselben äusseren Integuments.

Um dies zu erweisen, vergleichen wir das monomere Carpid der Coniferen in den beiden Formen, welche es bei den Taxaceen einerseits und bei den Araucariaceen andererseits darbietet, mit den zwei Formen eines Ovulums einer und derselben angiospermen Pflanze, von denen die eine normal ist und die andere in Folge von Verlaubung abnormal ihr äusseres Integument in ein laubiges Blättchen (Grundspreite) verwandelt hat. Ich verweise diesfalls auf die Anamorphosen des Ovulums von *Alliaria* (Bot. Ztg. 1875 Taf. 2.) oder von *Hesperis* (Flora 1879 Taf. XI). Obzwar wir hier ein ganzes Carpid mit einem zum Fruchtblatt randständigen Ovulum der Cruciferen vergleichen, so ist dieser Vergleich doch ganz passend, weil das monomere Carpid der Coniferen ebenso wohl ein Blattglied darstellt und daher ebenso in ein Ovulum umgebildet ist, wie am polymeren Fruchtblatt der Cruciferen ein seitlicher Ovular-Abschnitt. Bei diesem Vergleiche ergibt sich eine vollkommene Übereinstimmung. Die vollständige Homologie des dichlamyden Eichens einer Taxacee und eines dichlamyden Eichens einer Angiosperme (z. B. also einer Crucifere) ist selbstverständlich. Es handelt sich also noch um den Vergleich des Carpids einer Araucariacee mit dem abnormen Ovulum, welches sein äusseres Integument als Grundspreite entwickelt hat. Diese Grundspreite ist ein wohlentwickeltes Blättchen, welches das innere Integument (nebst dem darin enthaltenen Nucellus) auf seiner Unterseite seitlich trägt. Die Stellung des noch in Tutenform erhaltenen, nur vergrösserten inneren Integuments auf der Unterseite der Grundspreite entspricht dem Spreitengesetz, weil dies Integument aussen seine Unterseite besitzt, die es der Unterseite der Grundspreite zukehrt. Die Verlaubung der äusseren Eihülle, und zugleich des Funiculus, geschieht offenbar in der Weise, dass dieselbe, anstatt das innere Integument zu umwachsen, einseitig flach spreitenartig und in verlängerter Richtung des basalen Ovulartheils auswächst.

Diese Bildung und Entwicklung ist also genau dieselbe beim verlaubten Ovulum wie beim Carpid der Araucariaceen; auch hier wächst das äussere Integument als Ligula einseitig flach in die Höhe in verlängerter Richtung der Carpidenbasis, sodass auch hier das (dem inneren entsprechende) Integument mit Nucellus (also das hemichlamyde Ovulum) auf die Unterseite der Ligula versetzt wird. Die Ligula entspricht mithin durchaus der Grundspreite, und so wie diese aus dem äusseren Integument durch Verlaubung entsteht, ebenso muss auch die Ligula aus dem äusseren Integument oder Arillus der Taxaceen durch einen phylogenetischen Verlaubungsprozess hervorgegangen sein.

Die phylogenetische Entwicklung des monomeren Carpids der Coniferen war, wie sich hieraus entnehmen lässt, folgende. 1. Ursprünglich war das Integument des Ovulums wie bei den Cycadeen einfach, aber einem doppelten homolog, eine Dupplicatur, daher auch in

zwei Schichten, von denen die äussere arillusartig, sich sondernd (Cephalotaxen). 2. Sodann differenzierte oder theilte sich das Integument in zwei, einander nach dem Spreitengesetze mit ihren Unterseiten zugekehrte Hüllen (Podocarpeen, Taxeen). 3. Endlich verlaubte das äussere Integument als Ligula, welche nun, weil vegetativ mächtig geworden, die Hauptmasse, den eigentlichen Körper des Carpids bildet, auf dessen Unterseite das nunmehr hemichlamyde Ovulum inserirt ist.

Wiederum bethätigt sich hier in ausgezeichneter Weise die Wahrheit des Ausspruchs von *St. Hilaire*, dass dasselbe Gebilde, derselbe Prozess, der für eine bestimmte Pflanzenart abnorm ist, in einer anderen Pflanzengruppe ganz normal sein kann, wesshalb derjenige nicht wohl berathen sein kann, der morphologische Gesetze und morphologische Erkenntnisse nur auf das Normale bauen, das Abnormale aber ausschliessen will. Diese schöne Homologie, diese phylogenetische Entwicklung, die bisher Niemand geahnt hat, würde auch ich nie erkannt haben, wenn ich nicht die Abnormitäten der Ovula in ausgiebiger Weise studirt hätte.

Die Übereinstimmung zwischen einem verlaubenden angiospermen Ovulum und dem Ovularcarpid der Coniferen geht aber noch weiter, indem beide dem Gesetz der zeitlich-räumlichen Verkehrung unterliegen. Es kann nämlich die Verlaubung am abnormalen Ovulum so frühzeitig und kräftig eintreten, dass aus dem Ovularhöcker zunächst die Grundspreite erwächst und erst auf dieser lateral das innere Integument mit dem sterilen Nucellus, so dass die Entwicklung sich umkehrt. Wir kennen zwar natürlicher Weise die Entwicklung verlaubter Ovula nicht aus direkter Beobachtung; dennoch können wir auf eine solche umgekehrte Entwicklung in höheren Verlaubungsgraden des Eichens ganz sicher daraus schliessen, dass ich bei *Hesperis* auf der Grundspreite (die sich z. Theil noch durch die scheidige Geschlossenheit an ihrem Grunde als Umbildung des äusseren Integuments kundgab, l. c. Fig. 6.) zwei und mehrere längs der Nerven der Unterseite gebildete innere Integumente gefunden habe (l. c. Fig. 6., 7.). Diese mussten seitlich zur gemeinsamen Grundspreitenanlage, und später als das normale innere Integument angelegt worden sein, und diese seitliche und verspätete Anlage (zeitlich-räumliche Verkehrung!) wird dann ohne Zweifel auch öfter stattfinden, wenn, wie gewöhnlich, nur ein inneres Integument angelegt wird.

Wie hier das äussere Integument als Grundspreite, kann sich auch die Ligula (resp. Fruchtschuppe) der Abietineen sowohl normal als auch in der abnormen hochgradig vegetativen Ausbildung, die beim Übergang der Fruchtschuppe in die 2 ersten Knospenblätter platziert, im zeitlich-räumlichen Verhältniss zum Ovulum umgekehrt entwickeln. Die umgekehrte Entwicklung als normale Erscheinung lernten wir schon früher bei *Pinus resinosa* (nach *Baillon*) kennen. Im abnormalen höheren Verlaubungsgrade (ich gebrauche den Ausdruck in einem weiteren Sinne, obwohl die Ligulae nicht als Laubblätter, sondern als Knospenschuppenblätter ausgebildet werden) sind deren Ovula schon sehr rudimentär, oder es sind nur die Flügel angedeutet oder fehlt auch bereits jede Spur derselben. Im letzteren Falle wächst die Anlage des zum Knospenblatt werdenden Carpids natürlich direkt in das vegetative Blatt aus und dasselbe wird wohl stets der Fall sein, wenn das Carpid bereits in der Lage des Knospenvorblatts sich bildet, sodass dann das Eichenrudiment, wo es sich noch bildet, erst später lateral und unterseits angelegt wird. Also auch hier dieselbe entwicklungsgeschichtliche Verkehrung. Wie sich übrigens das völlig knospenblattartig verlaubte, nicht einmal ein Eichen-

rudiment mehr producirende Carpid der Fichte verhält, so auch normal das dritte sterile mediane Blatt (*Strasburgers* primärer Vegetationskegel), welches direkt in den mittleren kielartigen Bestandtheil der Fruchtschuppe bei *Pinus pumilio* auswächst, während die fruchtbaren Carpiden zuerst ihr Ovulum terminal anlegen und dann erst ihre Ligulartheile als Seitentheile der Fruchtschuppe nachbilden.

Auf das entwicklungsgeschichtliche Verhältniss der Schizaeaceen (und Pteridium) zu solchen Farnen, die ihre Sori gleich unterseitig anlegen, sei nur noch einmal kurz hingewiesen als auf eine weitere bestätigende Analogie für das verschiedene Verhalten der Carpiden der Araucariaceen im normalen und im hochgradig knospenblattartig verlaubten Zustande. Interessant wäre besonders der Vergleich des fertilen Blattzipfels von *Lygodium* mit dem monomeren Carpid der Araucariaceen wie auch mit dem normalen und verlaubten angiospermen Ovulum. Die entwicklungsgeschichtliche Verkehrung ist nämlich an denselben Theilen, sowohl bei den Farnen, wie bei den Araucariaceen, wie bei Angiospermen (hier in den Abnormitäten) zu beobachten. Von dem unterseitigen Indusium von *Lygodium* hat schon *Prantl* (1877 Bot. Ztg.) gesagt, dass es „mit hoher Wahrscheinlichkeit als die erste Integumentbildung um die Samenknope aufgefasst werden dürfte.“ Ich setze hinzu, dass es dem echt einfachen (resp. inneren) Integument homolog ist, und dass der später nachwachsende vegetative Randzipfel dem verlaubten äusseren Integument oder der Grundspreite entspricht. Als die ursprünglichere Entwicklungsweise ist jene zu betrachten, wo zuerst der reproduktive Theil, das Sporangium (oder Nucellus) gebildet wird und zwar terminal zum einfachen Blattglied (also auch zum monomeren Carpid), folglich marginal am fiederzählig zusammengesetzten Blattzipfel (sogen. Sorophor), dann das einfache (innere) Indusium, zuletzt die Grundspreite (Ligula, oberseitiger Schleier). Analog, z. Th. homolog sind also: A. mit der ursprünglicheren Entwicklungsweise:

1. Blattglied am Sorophor von *Lygodium*, mit marginalem Sporangium, Indusium und nachgewachsenen Randzipfel (oberseitigem Schleier).
2. Monomeres Carpid der Araucariaceen in normaler Entwicklung mit terminalem Nucellus, Integument und nachgewachsener Ligula.
3. In geringerem Grade verlaubtes angiospermes Ovulum mit terminalem Nucellus, inneren Integument und nachgewachsener, statt der äusseren Hülle gebildeter Grundspreite.

B. mit der zeitlich-räumlich verkehrten Entwicklungsgeschichte:

1. Fruchtbare Blattglied z. B. der Polypodiaceen, als der vegetative Theil zuerst entstehend, auf seiner Unterseite später Sporangium resp. Sorus und Indusium.*)

*) Die Farne mit hypophyll erzeugten Sori sind gewiss durch einen analogen Verlaubungsprozess, wie er bei den Araucariaceen stattgefunden hat und als Abnormität noch heutzutage am angiospermen Ovulum öfter stattfindet, hervorgegangen, und zwar zunächst durch zeitlich-räumliche Verkehrung aus solchen Formen, die sich noch in den Schizaeaceen erhalten haben (daher ist auch Pteridium älter als Pteris, was auch das bei ersterem noch erhaltene, bei letzterem geschwundene Indusium bezeugt). Diese aber entstanden aus noch älteren Formen, in welchen die Sporangien (Eusporangien bei Ophioglossen) oder aus solchen durch weitere Verzweigung entstandene Sori (Columella mit Leptosporangien, bei Hymenophyllaceen) randbürtig sind und bleiben. Die Ophioglossen sind in dieser Beziehung gewiss die ältesten Farne.

2. Monomeres Carpid der Araucariaceen, speciell der Abietineen, abnorm als Knospenschuppe verlaubend (bei *Pinus resinosa* nach *Baillon* selbst in der normalen Entwicklung) und daher zuerst entstehend, auf seiner Unterseite später das einfach behüllte Ovulum.

3. Hochgradig und frühzeitig verlaubtes angiospermes Ovulum, zuerst als vegetative Grundspreite (äusseres Integument mit Funiculus) sich bildend, dann erst auf deren Unterseite das innere Integument erzeugend.

Ich bin überzeugt, die Homologie der Ligula der Araucariaceen mit dem äusseren Integument der Taxaceen und deren Bedeutung als Verlaubungsform des äusseren Integuments durch alle diese Betrachtungen und Analogien ganz unwiderleglich nachgewiesen zu haben. Jedoch ist es nun an der Zeit, eine Erscheinung aufzuklären, welche als ein gewichtiger und wohl gar vernichtender Einwurf gegen diese Homologie verwerthet werden könnte. Ich meine nämlich die Anlage zahlreicher Ovula auf der Basis der Fruchtschuppe von *Cupressus* und (in geringerer Anzahl) bei *Thuja*. Dies ist allerdings eine sehr bemerkenswerthe Ausnahme von der Regel, nach welcher bei den Coniferen jedes Carpid nur ein Ovulum erzeugt. Bei den Taxaceen, die keine Ligula oder Fruchtschuppe bilden, deren Ovula zum monomeren Carpid terminal gebildet werden und auch stets terminal bleiben, ist das eine selbstverständliche Nothwendigkeit. Auch bei den meisten Araucariaceen, so bei den Abietineen, Taxodiaceen und Araucariaceen und bei den meisten Cupressineen bildet sich aus jeder Anlage des Carpids ein terminales Ovulum, und wächst dann zu jedem Ovulum die Ligula nach, sodass auch hier auf jedes Carpid, insofern es fertil ist, ein Ovulum kommt. Aber diese Ovula, deren Zahl bis auf 9 steigen kann (bei *Sequoia*), müssen eben neben einander, in einer Querzone der Fruchtschuppe gelegen sein. Bei *Cupressus* aber treten die Ovula in zahlreichen Querreihen, in der Ordnung von innen nach aussen (gegen das Deckblatt zu) auf, so dass hier unzweifelhaft auf jede in der Fruchtschuppe enthaltene Ligula, also auf jedes Carpid, eine grössere Anzahl von Eichen kommt. Daraus ergibt sich der scheinbar berechnigte Einwurf: Wie kann die Ligula dem äusseren Integument eines Ovulums homolog und aus ihm entstanden sein, da sie doch bei *Cupressus* mehrere Ovula producirt?

Dieser Einwurf würde mich in Verlegenheit gebracht haben, wenn ich nicht wieder zu den Abnormitäten des Ovulums meine Zuflucht nehmen könnte, wenn ich nicht schon früher bei meinen Studien der Ovularanamorphosen bei *Hesperis matronalis* die oben erwähnte Abnormität beobachtet hätte, in welcher eine Grundspreite oder äusseres Integument, in dem einem Falle noch durch die scheidende Bildung am Grunde als solches kenntlich, einmal zwei und einmal sogar längs der Nerven fünf innere Integumente trug (*Flora* 1879 Taf. XI. Fig. 6. und 7) *) In Folge der Verlaubung war das randständige Blattglied oder Ovularblättchen mächtiger geworden, hatte mehrere untergeordnete Blattglieder entwickelt (sowie ein vegeta-

*) Dass es wirklich innere Integumente waren, wurde durch den Vergleich mit Grundspreiten, die nur ein verlaubtes inneres Integument trugen, unzweifelhaft, obwohl ein Nucellus im Inneren dieser Integumente nicht nachgewiesen wurde. Wenn ein solcher auch nicht entwickelt gewesen wäre, so würde das der Bedeutung der Integumente als solcher keinen Abbruch thun, weil die Gegenwart eines Nucellus auf einem verlaubten Eichen nicht nothwendig ist. Man sehe nur in *Cramer's* trefflichen Bildungsabweichungen die Durchschnitte von verlaubten Eichen der *Primula chinensis* (Taf. IV. Fig. 17, 22, 25, Taf. V. Fig. 2, 4—7), die noch fast ganz die Form von normalen Eichen, auch zwei Integumente besaßen, aber im inneren Integumente nicht die Spur eines Nucellus sehen liessen.

tives Fiederblättchen selbst wieder gezähnt, gelappt oder fiederschnittig sich ausbilden kann), aus denen je ein inneres Integument seinen Ursprung nahm. Es ist also durchaus nicht widersinnig, denn es ist thatsächlich erwiesen, dass ein verlaubtes äusseres Integument mehrere innere Integumente, oder, was dasselbe ist, mehrere echt monochlamyde Ovula erzeugen kann. Somit kann es auch nicht verwundern, dass die Ligula von Cupressus, obwohl aus dem äusseren Integument eines Ovulums hervorgegangen, ebenfalls mehrere solche echt monochlamyde Ovula producirt.

Aus wie vielen Carpiden die Fruchtschuppe von Cupressus besteht, lässt sich aus der Entwicklungsgeschichte erkennen; es sind ihrer drei, wie so gewöhnlich. Nach *Strasburger* entstehen nämlich zuerst und in der ersten Querreihe auf der zum Deckblatt axillären Anschwellung (Anlage des Blüthensprosses) drei Ovula, das mittlere früher, dann die beiden seitlichen (woraus aber nicht zu schliessen ist, dass das mittlere Blatt, wenn die Blüthe in eine normale Knospe, wie an durchwachsenen Abietineenzapfen, übergehen würde, das genetisch erste wäre, was ja unmöglich ist, sondern nur, dass das mediane Blatt in der Blüthe, wenn fertil, das geförderte ist; woraus dann auch mit Wahrscheinlichkeit zu schliessen ist, dass das einzige Carpid der Dammareen und Podocarpeen diesem medianen Carpid entsprechen dürfte). „Die Anschwellung, auf der sie stehen, nimmt einseitig nach aussen zu und in dem Masse treten neue „Blüthen“ (Eichen) auf, stets nach aussen in den Lücken zwischen den vorhergehenden; auf die drei ersten folgen meist vier, dann fünf u. s. w. in immer weiter werdenden Bögen.“ (*Strasb. Conif. S. 38. Taf. IV. Fig. 33*). Die Entwicklungsgeschichte spricht hier klar genug. Die drei ersten Ovula sind die gewöhnlichen ursprünglichen Ovula, denen in der nachgebildeten Fruchtschuppe drei Ligulae entsprechen werden. Die übrigen Eichen sind dann accessorische Produkte der Ligulae. Ihre von innen nach aussen oder von der Basis nach aufwärts an der Fruchtschuppe stattfindende Anlage erklärt sich mit dem in gleicher Richtung fortschreitenden Wachsthum der Fruchtschuppe, also der drei verschmolzenen Ligulae.

Was die *Thujopsis dolabrata* betrifft, so stehen nach der Abbildung der Fl. japon. von Sieb. und Zucc. (*Eichler Conif. Fig. 53 c*) fünf Ovula in 2 Reihen, wiederum drei in der inneren Reihe, zwei in der äusseren Reihe. Ich möchte daher auch hier drei Carpiden annehmen und die zwei äusseren Ovula für accessorisch halten.

Die wichtigsten allgemeinen Resultate der ganzen Untersuchung über die weiblichen Coniferenblüthen sind also diese:

1. Die weiblichen Blüthen sind überall zu Deckblättern axillär und in theils reichblüthige, theils arm- bis einblüthige Ähren zusammengestellt, nur bei *Ginkgo* noch zu Laub- oder Niederblättern eines Brachyblasten axillär.

2. Die weiblichen Blüthensprosse besitzen nur bei den Taxeen 2–3 Paare von schuppenförmigen Vorblättern; sonst sind sie durchaus vorblattlos.

3. Diese Blüthensprosse sind völlig begränzt, sie bilden aussich nur die Carpiden, besitzen aber keinen Vegetationspunkt oder Vegetationskegel; was sonst dafür genommen wurde, ist nur ein steriles Carpid.

4. Die Zahl der Carpiden in einer Blüthe variirt von 9 bis 1; am häufigsten sind ihrer drei, deren mittleres häufig steril und verkümmert; typisch nur 1 auf eingliedrigem Blüthensprosse oder Sprossgliede bei den Podocarpeen und Dammareen.

5. Die Carpiden sind aus cycadeenartigen polymeren Carpiden durch Reduktion auf ein Blattglied entstanden, daher monomer, in ein einziges Ovulum umgebildet; können also als Ovularblätter oder Ovularcarpiden bezeichnet werden. Die monocarpide Blüthe (Podocarpeen, Taxeen, Dammareen) erscheint daher auf ein blosses Ovulum reducirt.

6. Das Ovulum besitzt bei den Taxaceen entweder ein doppeltes Integument (Podocarpeen, Taxeen) oder ein einfaches Integument, welches den beiden vorgenannten zusammengenommen homolog ist; es ist also dichlamyd oder holochlamyd (unecht monochlamyd).

7. Bei den Araucariaceen verlaubt (in des Wortes weiterer Bedeutung) das äussere Integument analog der Grundspreite verlaubter angiospermer Eichen, als Ligula; also verlaubt stellt es das vegetative Carpid dar, auf dessen Unterseite nun das hemichlamyde (nur mit dem inneren Integument versehene) Eichen sitzt.

8. Wenn die Blüthe aus mehr als einem solchen Carpid besteht, verschmelzen die collateralen Ligulae zu einem Symphyllodium (der Crista der Fruchtschuppe); seltener wachsen die oberen Theile desselben frei aus (am schönsten bei *Cryptomeria*).

9. Sowohl das Ovulum (Ovularcarpid) der Podocarpeen, als auch die Ligula oder Fruchtschuppencrista verschmelzen häufig mehr oder weniger vollständig mit dem Deckblatt; bei *Dammara* verschmilzt die Ligula mit ihm so vollkommen, dass sie keinen freien Ligulartheil bildet und somit zu fehlen scheint.

B. Männliche Blüthen.

Die Staubblätter der Coniferen unterscheiden sich in ihrem morphologischen Baue nur wenig von denen der Cycadeen, nur sind sie viel einfacher und zarter, oligosporangisch. Es entspricht jedes einzelne Pollensäckchen oder Sporangium der Coniferen einem Sorus von 2—6 Sporangien auf dem Staubblatt der Cycadeen, und wie bei diesen sind die Pollensäckchen auf der Unterseite des Staubblatts situiert. Indessen ist zwischen Staubblättern mit nur zwei Pollensäckchen und solchen mit drei oder mehreren zu unterscheiden. Wo die Säckchen nur in Zweizahl sind (namentlich bei den Abietineen und Podocarpeen), erscheinen sie noch öfter deutlicher randständig, obwohl durch stärkere Entwicklung der Oberseite ebenfalls mehr oder weniger nach der Unterseite verschoben, wo sie sich dann gewöhnlich berühren, während sie nach der Oberseite des Staubblatts zu von einander mehr abstehen. Gewöhnlich sind sie dann mit dem stiel förmig zusammengezogenen Basaltheil des Staubblatts vereinigt („angewachsen“).

Es ist gewiss, dass die Verschiedenheit im Baue der Staubblätter und der weiblichen Fruchtblätter der Cycadeen erst durch ungleiche Differenzirung eines ursprünglich in beiden Geschlechtern gleichartigen Baues entstanden ist. Wenn es im Allgemeinen richtig ist, dass die randständige Stellung der Sporangien (Pollensäckchen und Ovula) als reproduktiv ausgebildeter Blattglieder ursprünglicher ist als die blattunterseitige Stellung, so wird dies auch für die Cycadeen gelten, und würden die weiblichen Fruchtblätter der Cycadeen den älteren gemeinsamen Bau im Wesentlichen unverändert beibehalten haben, während das männliche Geschlechtsblatt eine morphologische Umwandlung erfuhr. Dies muss aber noch näher vergleichend als richtig nachgewiesen werden und ferner ist auszumitteln, ob die Gleichheit der beiderlei Geschlechtsblätter noch bei den ältesten, nicht mehr lebenden Gymnospermen (den Archigymnospermen, wie man sie nennen kann) vorhanden war oder ob sie bis in das Gebiet der Gefässkryptogamen zurückdatirt.

Den Hauptbeweis dafür, dass auch die Staubblätter der Cycadeen auf eine ältere Form zurückweisen, welche gleich dem weiblichen Fruchtblatt randständige Sporangien besass, und dass diese Form noch bei den Archigymnospermen vorhanden sein musste, so dass also die letzteren gleichgebauete Geschlechtsblätter besaßen, werde ich erst später aus dem Baue der Staubblätter der Gnetaceen herleiten können; indessen lässt sich dasselbe auch von den Coniferen aus zurückschliessend erkennen.

Es entsprechen nämlich die Staubblätter der Coniferen mit zwei sublateralen Pollensäckchen vollkommen den Carpiden der Zamieen mit zwei randständigen Ovulis. Man vergleiche z. B. gleich das Staubblatt der alterthümlichsten Coniferengattung Ginkgo mit seinen zwei freien unter der schildförmigen Crista beiderseits herabhängenden Pollensäckchen und ein Fruchtblatt von Zamia. Der breitere obere Theil des Staubblatts, die Crista, ist jedoch bei den Coniferen nicht immer schildförmig gebildet und dann ist das Staubblatt mehr einem Fruchtblatt einer Cycas mit nur 2 Ovulis (*C. Normanbyana*), natürlich abgesehen von der Richtung dieser Ovula und jener Pollensäckchen, vergleichbar.

Wir sehen also, dass das zweifächerige Staubblatt der Coniferen mit einem biovulaten Cycadeenfruchtblatt morphologisch wohl übereinstimmt. Da nun das letztere ohne Zweifel aus einem fiederspaltigen oder gezähnten pluriovulaten Fruchtblatt durch Reduction entstanden ist, so können wir dasselbe von dem Staubblatt annehmen. Es ist also die Vorstellung begründet, dass die gemeinsamen Vorfahren der Cycadeen und Coniferen, die Archigymnospermen, Staubblätter besaßen, welche analog den Fruchtblättern zahlreichere randständige männliche Sporangien (oder auch Sporangiensori) trugen. Durch eine ganz analoge Reduction, wie sie auf dem weiblichen Fruchtblatt von Cycas Normanbyana und bei den Zamieen stattgefunden hat, entstand aus den, zwei Reihen von Pollensäckchen tragenden, Antheren der Archigymnospermen das Staubblatt der Coniferen mit 2 sublateralen Pollensäckchen. Dieser phylogenetische Vorgang wird noch damit bestätigt, dass auch das weibliche Carpid der Coniferen, wie bereits nachgewiesen, aus einem ähnlichen cycadeenartigen Fruchtblatt durch eine noch weiter gehende Reduction hervorging, nämlich durch die Reduction auf ein einziges Blattglied, unter gänzlichem Schwinden des oberen vegetativen Theils, der am Staubblatt der Coniferen doch noch als Crista vorhanden ist. Wenn das Carpid von Ginkgo manchmal abnormer Weise zwei Ovula auf einem Stiel bildet, also zweigliederig wird, so nähert es sich damit dem Staubblatt

derselben Gattung mit seinen zwei Pollensäcken, jedoch immer noch mit dem Unterschied, dass dies Staubblatt ausser den zwei Pollensäcken noch eine, wenn auch sehr rudimentäre, vegetative Crista besitzt, die dem zweisamigen Carpid seiner besonderen Herkunft nach durchaus fehlt.

Bevor ich in der Betrachtung der Staubblätter der Coniferen weiter fortfahre, will ich zuvor noch das Staubblatt der Cycadeen, zunächst der Gattung *Cycas* phylogenetisch aufzuklären versuchen, indem ich es von dem mit Nothwendigkeit postulirten Staubblatt der Archigymnospermen ableite. Zunächst gestaltete sich das Staubblatt der Cycadeen an der Spitze schildförmig, also in ähnlicher Weise wie das weibliche Fruchtblatt einer *Zamia* u. s. f. aus dem flachen Fruchtblatt einer *Cycas* entstanden ist. Die wichtigere Veränderung bestand aber darin, dass die randständigen Sori der Pollensäcken vom Rande nach der Unterseite des ziemlich breiten, flachen, schuppenförmigen Staubblatts verschoben und dort zugleich beträchtlich vermehrt wurden. Es wiederholte sich derselbe Vorgang, der auch bei den Farnen, wahrscheinlich mehrmals, stattgefunden hat. Der Umstand, dass bei *Zamia Skinneri* nach *Al. Braun* auf dem Staubblatt jederseits nur 2—3 ganz nahe am Rande befindliche Pollensäcken vorkommen (wohl zu einem Sorus gehörig?), spricht auch noch für den ursprünglich randbürtigen Ursprung der Pollensäcken der Cycadeen.

Analog der Vermehrung der Pollensäckchensori auf der Unterseite der Staubblätter der Cycadeen ist auch die Bildung zahlreicherer Reihen von Eichen auf der Oberseite der angiospermen Carpiden. Denn auch die Ovula sind als Blattglieder ursprünglicher und typisch randständig; nur hin und wieder in den verschiedensten Verwandtschaftsgruppen findet auf den von der Carpidenoberseite gebildeten Placenten eine Vermehrung der Ovularzellen (durch flächenständige Blattglieder oder Excrescenzen) statt.

Die Analogie zwischen der Pollensäckgruppen der Cycadeen und den Sori der Marattiaceen (hauptsächlich was den emergenzartigen Ursprung der Sporangien betrifft) hat man schon seit Langem hervorgehoben, aber der Schluss, dass desswegen die Cycadeen den Marattiaceen näher verwandt wären, oder gar von ihnen abstammen würden, geht jedenfalls zu weit. Dem widerspricht die Bildung der weiblichen Fruchtblätter der Cycadeen, welche ursprünglicher ist als die Bildung der Staubblätter; daher die Cycadeen nur von solchen Farnen abstammen können, welche randbürtige Sporangien besaßen, wie sie sich im weiblichen Geschlecht bei den Cycadeen erhalten haben. Die Verschiebung der Sporangien auf die Unterseite des Staubblatts der Cycadeen muss sich daher ganz unabhängig von den Marattiaceen, nur in analoger Weise, vollzogen haben.

Die schildförmige Bildung des Staubblatts an seiner Spitze, die bei den Cycadeen ganz allgemein ist, kommt bekanntlich auch bei den Coniferen, mehr oder weniger vollkommen ausgeprägt, häufig vor. Die Bildung des Schildchens kommt aber dadurch zu Stande, dass sich die Crista durch stärkeres unterseitiges Wachsthum an der Basis, dicht über den Pollensäcken, nach der Oberseite umbiegt, bis sie zuletzt öfter einen rechten Winkel mit dem Stielchen bildet, und zugleich gränzt sie sich mit einem quer verlaufenden Vorsprung (einem unteren Rande) gegen das Stielchen ab. Hierbei kommen dann oft noch mehrere weitere Pollensäcken zwischen den beiden am meisten randständigen, also auf der Unterseite des stielartig verschmälerten Blatttheils unterhalb des Schildchens zur Ausbildung.

Die vollkommenste Ausbildung des Schildchens zeigt bekanntlich das Staubblatt von *Taxus*, indem hier der untere Rand der *Crista* soweit vorspringt, dass das Stielchen auf die Mitte seiner Unterseite gelangt; der bilaterale Bau des Staubblattes geht damit in den radiären Bau über, und dem entsprechend stehen die Pollensäcken nicht nur auf der Unterseite, sondern auch auf der Oberseite des Staubblattes, also rundum gleichmässig. Es ist daher nicht richtig, wenn gewöhnlich gesagt wird, dass die Pollensäcken von *Taxus*, wie bei den übrigen Coniferen, lediglich auf der Unterseite des Staubblattes entspringen; man verwechselt dabei die Unterseite des Schildchens mit der Unterseite des ganzen Staubblattes. Die morphologische Übereinstimmung oder Ähnlichkeit des Staubblattes von *Taxus* mit dem Sporangienschild der Equiseten ist schon oft hervorgehoben worden und mit vollem Rechte; jedoch ist die weitere Folgerung, dass darum die Coniferen zu den Equiseten in einer näheren genetischen Beziehung stehen möchten, gänzlich unbegründet. Die Schildchenbildung bedeutet keine verwandtschaftliche Homologie, sie kann auf sehr verschiedenen phylogenetischen Entwicklungsstufen und in verschiedenen Verwandtschaftskreisen analog stattfinden, tritt auch in der vollkommenen Form bei *Taxus* ganz isolirt auf. Dieselbe Schildbildung, in minder vollkommener Form wie die Staubblätter, können auch hier und da die Carpiden der Coniferen erwerben, so z. B. *Pinus* unter der Abietineen, *Sequoia* unter den Taxodien, *Cupressus* unter den Cupressineen, nur wird das Carpidenschild von 2 oder mehr verschmolzenen Fruchtblättern, z. Th. unter Betheiligung des Blüthendeckblatts gebildet. Die Bildung des Schildchens mit unterseits befindlichen Sporangien finden wir übrigens schon bei den Ophioglosseae, nämlich bei *Helminthostachys*, welche wir als die nächsten Verwandten unter den Gefässkryptogamen noch kennen lernen werden.

Es ist sehr auffallend, dass die Bildung zahlreicherer Pollensäcken bei den Coniferen (und Cycadeen) immer mit der schildförmigen Ausbildung der *Crista* Hand in Hand geht. Wenn man aber bedenkt, dass die oberen Ränder des Schildchens zugleich den wahren Blattändern entsprechen, so dass bei *Taxus* die oberseitigen Pollensäcken zugleich nächst dem Blattrande sich befinden, so kann man nicht umhin, besonders mit Rücksicht auf *Taxus*, auch in dem quer über die Unterseite verlaufenden Buge, durch den das Schildchen vom übrigen Staubblatt abgegränzt wird, einen Blattrand zu erblicken, welchem eigentlich die Pollensäcken zugehören. Das Schildchen ist also eine kleine Blattspreite des Staubblattes, die sich nach abwärts von dem Filament als Blattstiel abgränzt. Die Oberseite dieser schildförmigen Spreite wird hier, wie auch bei den Equisetaceen, von der ursprünglichen Blattunterseite gebildet, während die schildförmigen Blätter der Angiospermen zur Oberseite des Schildes die Oberseite des ursprünglichen dorsiventralen Blattes verwenden. Mit anderen Worten könnte man sagen, dass der Blattrand der dorsiventralen Spreite, wenn diese schildförmig sich bilden soll, bei Angiospermen (Laubblätter, Staubblätter) sich am Spreitengrunde nach der Blattoberseite hin, bei Gymnospermen und Gefässkryptogamen (Staubblätter, Carpiden, Sporphylle der Coniferen, Cycadeen, Equisetaceen) aber nach der Blattunterseite hin kehrt und ringförmig schliesst.

Es sind also auch die unter dem Rande des Schildchens inserirten zahlreicheren Pollensäcken für wesentlich randständige, jedoch unter den Blattrand, auf die Unterseite des Schildchens abgerückte Sporangien anzusehen.

Hierbei drängt sich die phylogenetische Frage auf, ob, wie es die Anschein hat, die Staubblätter mit nur zwei Säckchen bei den Coniferen die älteren sind und ob mit nachträglicher Schildchenbildung wieder neue Säckchen hinzugekommen sind, — oder ob nicht die Schildbildung mit zahlreicheren Pollensäcken unter dem Schildrande die ältere Bildung sein möchte, sodass die zweisackigen Antheren, späteren Datums wären und mit der Reduction auf 2 Säckchen die Schildbildung nur weniger deutlich geworden oder zurückgegangen wäre. Mit Rücksicht darauf, dass die zahlreicheren Pollensäcken randbürtigen Ursprungs sind, wie gezeigt worden, nicht blattflächenbürtig wie bei den Cycadeen, und dass ferner Reductionen im phylogenetischen Entwicklungsgange häufiger sind als Bereicherungen, ist die zweite Alternative an sich wahrscheinlicher.

Die meisten Pollensäcken besitzen die Dammareen. *Dammara* hat ihrer fünf bis fünfzehn, *Araucaria* 8—15. Die Pollensäcken der letzteren zeigen die Eigenthümlichkeit, dass sie am unteren Rande des Schildchens in zwei gegen einander gekehrten Reihen stehen und in diesen beiden Reihen auf den einander zugekehrten Seiten aufspringen. Diese Eigenthümlichkeit hat schon früher *Zuccarini* zu einer eigenthümlichen Deutung dieser Anthere veranlasst, welche ich als völlig antiquirt nicht weiter erörtern will und welche schon von *H. v. Mohl* in der Dissertation „Über die männlichen Blüten der Coniferen“ (1837) widerlegt wurde. *Mohl* selbst bemerkte ebendort: „Wenn es erlaubt ist, nach Analogien bei den Sporangien der Gefässkryptogamen zu suchen, so möchte wohl die Bildung der Sporangien mancher Farne und namentlich der Gattungen *Angiopteris* und *Kaulfussia* anzuführen sein.“ Dieser ausgezeichnete Forscher stellte sich also die Gruppe der Pollensäcken der Anthere von *Araucaria* als einen Sorus vor. So scharfsinnig dieser Vergleich auch ist, so kann ich demselben doch nicht beipflichten. Wäre nur eine, und zwar nur die äussere nach innen aufspringende Reihe entwickelt, so wäre die gewöhnliche Bildung vorhanden und in der erörterten Weise zu deuten. Jedes randständige Sporangium ist aber ein monangischer Sorus. Nun kann ein solcher Sorus auch zwei oder drei Sporangien bilden, welche sich auf den einander zugewendeten Seiten öffnen werden. Dies ist offenbar bei *Araucaria* der Fall. Die Pollensäcken dieser Gattung bilden also nicht einen Sorus, sondern eine Reihe randständiger bisporangischer Sori. Wir werden weiterhin sehen, dass die Antheren von *Ephedra* auf solche bisporangische Sori bei den Vorfahren, den Archigymnospermen, mit Bestimmtheit hinweisen. Die Antheren von *Araucaria* stammen ihrer Complicirtheit wegen ohne Zweifel von derartigen Archigymnospermen ab, woraus folgt, dass in der That die Antheren mit zahlreicheren Pollensäcken älterer Herkunft sein werden als jene mit nur zwei Pollensäcken. Dass *Ginkgo* als eine so alte Gattung nur zwei Pollensäcken besitzt, widerspricht dem nicht, da die phylogenetische Entwicklung nicht in allen Richtungen gleichmässig fortschreitet, daher sich sehr häufig alte und jüngere Charaktere verschiedener Organe bei derselben Form combiniren. So haben also *Araucaria* und *Dammara*, welche in ihren weiblichen Blüten weit vorgeschritten sind, in den Antheren eine ältere Bildung bewahrt, während *Ginkgo*, obwohl in den weiblichen Blüten und in anderen Beziehungen alterthümlicher, in den Antheren bereits eine Reduction der Pollensäcken (aber noch kein Anwachsen ans Filament) erfahren musste.

Über die Homologien der männlichen Blüten der Coniferen mit den weiblichen und über androgyne Blattbildungen bei denselben wird noch in einem späteren Abschnitt die Rede sein.

C. Verhältnisse der Blüthensprosse der Coniferen untereinander.

1. Sprossverhältnisse der weiblichen Blüthen der Taxaceen.

Das bereits gewonnene Verständniss der weiblichen Blüthen der Taxaceen (und der Coniferen überhaupt) lässt auch die Sprossverhältnisse der Blüthen in einer durchgängigen schönen Harmonie erscheinen, worin eine weitere Bestätigung der Richtigkeit obiger Blüthentheorie gefunden werden dürfte.

Die comparativ-phylogenetische Betrachtung der Sprossverhältnisse ist bisher vernachlässigt worden. Wenn z. B. *Eichler* die Inflorescenzen (Ähren oder Zäpfchen) der Taxaceen, die zu den beblätterten Langtrieben theils terminal (*Microcachrys*, *Dacrydium*, *Podocarpus* Sect. *Dacrycarpus*), theils zu deren Blättern axillär (*Podocarpus* Sect. *Nageia*, *Eupodocarpus*, *Stachycarpus*, *Phyllocladus*, *Cephalotaxus*) sind, für Blüthen ansieht und ihnen die wirklichen Blüthensprosse in den Achseln der Kurztrieblätter bei Ginkgo und den Taxeen, die er als Blüthensprosse nicht verkennen konnte, gleichsetzt, so bleibt diese Differenz im Sprossrange der Blüthen unaufgeklärt; ebenso, wenn *Strasburger* die Blüthe von *Cephalotaxus* für eine zweiblüthige Inflorescenz, gleich jener der *Torreya* erklärt; denn die zweiblüthige Inflorescenz von *Torreya* ist zu Blättern der Langtriebe axillär, die vermeintliche zweiblüthige Inflorescenz von *Cephalotaxus* steht aber erst in einem höheren Sprossgrade, axillär zu Blättern einer primären Inflorescenz, welche ihrerseits erst zu Blättern der Langtriebe axillär gebildet wurde. Während bei *Cephalotaxus* *Eichler* die Blüthe in einem zu niedrigen Sprossgrade sucht, wird sie von *Strasburger* in einen allzu hohen Sprossgrad versetzt. Das Richtige liegt wie gewöhnlich in der Mitte.

Die cycadeenartigen Vorfahren der Coniferen besaßen gewiss gleich den von ihnen abstammenden Cycadeen und den meisten Farnen (ebenso auch gleich den Ophioglossen als einem der ältesten Farntypen) Stämme mit ganz unentwickelten Stengelgliedern und langsamem Wachstum. Diese Kaulomform hat sich auch bei den Coniferen erhalten, aber nur in höheren Verzweigungsgraden, als Brachyblasten. Mit der bei den Coniferen im Gegensatz zu den spärlich verzweigten Cycadeen eingetretenen reichlichen Verästelung ist nämlich zunächst eine Differenzirung in Kurz- und Langtriebe eingetreten, indem der Stamm und die Hauptäste in schnellwüchsige Langtriebe mit mehr oder weniger gestreckten Internodien sich verwandelten. Dass aber die Kurztriebe die ursprünglichere Kaulomform sind, ist noch bei den Coniferen daraus ersichtlich, dass zumeist aus ihnen und zu ihnen terminal Blüthen und Inflorescenzen den Ursprung nehmen. Wo fernerhin der Unterschied zwischen Kurz- und Langtrieben geringer wird oder aufhört, wie bei manchen Podocarpeen, *Arthrotaxis*, Cupressineen, d. h. wo auch die Kurztriebe zu Langtrieben werden, dort findet man dann auch die Blüthen und Inflorescenzen zu begränzteren Langtrieben terminal.

Bei den Taxaceen finden wir dann folgende Sprossverhältnisse im weiblichen Geschlecht. Die nächsten Vorgänger der Coniferen (die wir Proconiferen nennen könnten) besaßen wohl noch zu den Brachyblasten terminale weibliche Blüthen mit noch mehreren (wenn auch nicht mehr vielen) spiraligen oder decussirten Fruchtblättern, von deren Bau wir uns nach den abnorm vierkarpelligen oder viereigen Blüthen der Ginkgo *biloba* eine Vorstellung machen

können. Doch schwand die verarmte Terminalblüthe noch vor dem Auftreten der heutigen Coniferen und blieben nur die jedenfalls schon vorher gebildeten gleichartigen Seitenblüthen in den Achseln der Blätter der Brachyblasten. Die blüthentragenden Brachyblasten von Ginkgo sind noch offen, vegetativ, in den Achseln ihrer Schuppen und Laubblätter die Blüthen bergend. Eine Zusammenfassung der Blüthen zu Ähren oder Zapfen fehlt noch durchaus. Der blühende Brachyblast ist mit dem Stamme einer cycadeenartigen Pflanze zu vergleichen, welche zahlreichere Seitenblüthen gebildet und die Terminalblüthe eingebüsst hätte, und damit diaphytisch geworden wäre. Auch durch diese Diaphyse der Inflorescenz, wenn man sie so nennen kann (eine diaphytische Terminalblüthe bildet bekanntlich Cycas), steht Ginkgo unter den Coniferen ganz vereinzelt und an der tiefsten Ursprungsstelle der ganzen Ordnung da.

Bei den Taxeen finden wir ebenfalls blüthentragende Brachyblasten in den Achseln der Laubblätter der Langtriebe. Allein diese Brachyblasten sind begränzt und besitzen nur schuppenförmige Blätter in spiraliger Anordnung. In den Achseln derselben stehen wiederum die Blüthensprosse, allein in äusserst beschränkter Anzahl, nur zwei (bei *Torreya*, abnormer Weise auch bei *Taxus*) oder nur ein seitlicher Blüthenspross (bei *Taxus* in der Regel). Während bei Ginkgo die Blüthensprosse vorblattlos sind und nur aus 2 bis mehreren Ovularcarpiden bestehen, tragen die Blüthensprosse der Taxeen 2 bis 3 Paare von Vorblättern und dafür nur ein terminales Ovularcarpid. Durch diese Bildung von Vorblättern stehen die Taxeen ganz isolirt unter den übrigen Coniferen. Durch diese Vorblätter gleichen sie den Gnetaceen, bei welchen jedoch diese Vorblätter (1—2 Paare) als Perigon sich ausgebildet haben, und es ist dies ohne Zweifel ein Vermächtniss von den Cycadeen her, bei denen auch nicht selten unter der eigentlichen, aus Fruchtblättern bestehenden Blüthe sterile Schuppenblätter sich befinden (welche bei *Dioon edule* einen von der Blüthe deutlich abgesetzten Kranz bilden). Unterhalb der männlichen Blüthen der Coniferen haben sich diese schuppenförmigen Vorblätter noch öfter erhalten, unterhalb der weiblichen Blüthen aber sind sie bei allen Coniferen ausser den Taxeen völlig geschwunden. Sehr interessant, auch in phylogenetischer Hinsicht, ist der Umstand, dass die Primanachse der kleinen 1—2blüthigen Inflorescenz von *Torreya* ausnahmsweise in eine Terminalblüthe auswachsen kann, eben dieselbe Terminalblüthe, welche wir auch den Vorahren der jetzigen Coniferen zuschreiben müssen, daher deren Erscheinen offenbar eine atavistische Bedeutung hat. Im Übrigen ist die weibliche zweiaxische Inflorescenz der Taxeen vollkommen homolog dem Brachyblasten mit seinen Seitenblüthen bei Ginkgo.

Die der Gattung Ginkgo nahestehende Gattung *Cephalotaxus* besitzt ebenfalls axilläre Ähren oder „Zäpfchen“, welche den weiblichen Brachyblasten von Ginkgo homolog sind. Diese Zäpfchen entstanden wiederum aus einem ginkgoartigen Brachyblasten durch Begränzung der Hauptachse und Reduction aller Blätter derselben in Schuppenblätter (Blüthendeckblätter). Sie entstehen ebenfalls seitlich zu den Langtrieben. Dass diese Ähren gestielt sind, die Brachyblasten von Ginkgo sitzend, und dass die ersteren in den Niederblattachseln am Grunde heuriger, erst nach der Blüthe auswachsender Langtriebe entstehen, die Brachyblasten von Ginkgo in den Achseln vorjähriger Laubblätter: das sind secundäre, phylogenetisch wenig bedeutende Variationen. In der Gattung *Torreya* kommt ja, den Ursprung der zweiblüthigen Inflorescenzen betreffend, beides vor.

Die Podocarpeen zeigen in der Beschaffenheit der Blüthensprosse Beziehungen zu den Taxeen und zu den Cephalotaxeen, sind aber in der Reduction vorgeschrittener als diese beiden Gruppen. Gleich den letzteren haben sie vorblattlose Blüthensprosse, und wie die ersteren eine auf ein Ovularcarpid reducirte Blüthe. Ihre Blüthen sind also wahre Ovularblüthen, aus einem einzigen Ovulum bestehend, welches zur Braktee der Primanaxe der Inflorescenz direct axillär erscheint.

Man könnte füglich die Podocarpeen in zwei Subtribus abtheilen, nämlich in die Phyllocladeen mit vollkommen axillären und aufrechten Eichen, und in die Eupodocarpeen s. ampl. *), mit mehr oder weniger auf das Deckblatt gerückten und mehr oder weniger umgewendeten Samenknospen. Zu den ersteren würde von den mir näher bekannten Sippen nur Phyllocladus gehören; den Angaben nach wohl auch die mir nicht weiter bekannten Gattungen Pherosphaera Archer und Lepidothamnus Philippi, welche zwar öfter zu Dacrydium gebracht worden sind (auch von *Eichler*), indessen den Samen nach doch nicht dahin passen.

Bei Phyllocladus stehen nun die Ähren meist lateral zu den Langtrieben, den cladodienartigen Kurztrieben coordinirt, und dies wäre das ursprünglichere, den bisher besprochenen Fällen analoge Verhalten. Indessen zeichnen sich die Cladodien von Phyllocladus dadurch aus, dass sie nicht einfache Kurztriebe sind, wie bei Ginkgo u. s. w., sondern verzweigte, in den Achseln ihrer randständigen rudimentären Blätter Zweiglein dritter Ordnung bildende Brachyblasten. Daher kommt es, dass sich auch die Blüthenähren manchmal am Grunde ein wenig verzweigen, und dass dieselben zuweilen (so constant bei *Ph. trichomanoides* nach *Strasburger*) auch in den Achseln der rudimentären Blätter der Cladodien selbst, also im dritten Verzweigungsgrade, auftreten können.

Bei Lepidothamnus ist die Ähre auf eine einzige Blüthe (Samenknospe) reducirt, welche anscheinend terminal und angeblich nicht mit Sicherheit auf ein Deckblatt zu beziehen ist. Dies scheint dem Verhalten der Taxeen analog zu sein und *Eichler* meint auch, dass dadurch ein Übergang zu *Taxus* hergestellt werde. Indessen, wenn sich Alles wirklich so verhält, liegen die Sachen hier doch wesentlich anders als bei den Taxeen. Bei letzteren ist das Carpid oder das Ovulum zur zweiten Inflorescenzachse wirklich terminal; bei Lepidothamnus aber wäre die ganze einzige Blüthe, die auf ein Carpid (ohne Vorblätter) reducirt ist, zur ersten Achse, deren Achsenscheitel abortirt wäre, in terminale Stellung eingerückt, oder wie man sagt, pseudoterminal geworden. Dass dabei das Deckblatt der pseudoterminalen Blüthe abortirt wäre, glaube ich nicht, allerdings wird aber die terminal gewordene Blüthe nicht mehr mit der Evidenz wie eine laterale Blüthe auf ihr Deckblatt zu beziehen sein. Die pseudoterminalen Blüthe von Lepidothamnus ist sehr wohl möglich, denn schon bei Phyllocladus stellt sich die oberste Blüthe nach dem von *Eichler* gegebenen Längsschnitt der Ähre von *Ph. glauca* (Weibl. Blüthen der Coniferen Fig. 54) pseudoterminal, wenn dort auch vielleicht der Achsenscheitel der ersten Achse noch nicht ganz aufgebraucht oder abortirt ist (was übrigens auch für Lepidothamnus noch nicht mit der erforderlichen Sicherheit festgestellt worden ist).

*) Es wird sich weiterhin ergeben, dass diese zweite Gruppe wohl besser in zwei Subtribus aufgelöst werden könnte, die Eupodocarpeen s. str. und die Dacrydideen.

Die Phyllocladeen stehen den Cephalotaxeen zunächst, weiter ab stehen die Podocarpeen, denn das Hinaufrücken der Blüthe (resp. des Ovulums) auf das Deckblatt und die Umkehrung des Ovulums sind späteren Datums. Zu den Eupodocarpeen gehören nach der gewöhnlichen Umgränzung der Gattungen vier Genera: Dacrydium, Podocarpus, Microcachrys und Saxegothea.

Bei Dacrydium begegnen wir zum ersten male der Erscheinung, dass der Unterschied zwischen charakteristischen Kurztrieben (wenigstens für die Blüten) und Langtrieben aufgehört hat. Es sind nämlich jetzt auch die blühenden Kurztriebe zu Langtrieben ausgewachsen, haben sich auch weiter verzweigt, und so treffen wir nun die Ähren am Ende von längeren oder kürzeren Macroblasten. Die Umbildung der Brachyblasten in Langtriebe, die schon bei den ersten Coniferen (oder Proconiferen) beim Übergange von den Archigymnospermen her den Stamm und dessen Hauptäste betroffen hatte, wiederholt sich hier auch an den Blüthenzweigen. Allerdings können wohl nicht mehr die so reducirten ährenbildenden Brachyblasten, wie sie etwa bei Cephalotaxus oder Phyllocladus vorkommen, in Langtriebe umgewandelt worden sein, sondern wir müssen wieder bis zu ginkgoartigen Brachyblasten zurückgehen, die noch einen genugsam entwickelten vegetativen Theil unter den Blüthendeckblättern besitzen.

Abgesehen von der hier erklärten zu Langtrieben terminalen Stellung, sind die Ähren von Dacrydium von denen der Gattung Phyllocladus nur verschieden durch das, hier oft noch weniger bedeutende, Hinaufrücken des Ovulums auf die Basis (oder Mitte) des Deckblatts, eine ebenfalls nur halbe Umwendung des Eichens und ungleiche, auf der Rückseite ausgiebigere Entwicklung des Arillus. Die Zahl der fruchtbaren Deckblätter und der Blüten variirt; während D. Franklini Hook. 3—9blüthige Ähren besitzt, findet man bei D. cupressinum nur ein fertiles Deckblatt, und dann stellt sich auch hier das der Basis des Deckblatts nahe Ovulum, welches den Achselspross repräsentirt, pseudoterminal zur Ährenachse, obzwar hier noch der zur Seite gedrückte Scheitel dieser Achse vorhanden ist (*Eichler* Weibl. Bl. d. Conif. Fig. 41). Da hier die einblüthige Ähre zum Langtriebe terminal ist, so entsteht in Folge der starken Reduction der Anschein, als ob der Langtrieb mit einem Ovulum beschlossen würde.

Die Gattung Podocarpus verhält sich in ihren Sectionen in Bezug auf die Stellung der Blüthensprosse sehr verschieden. Section Dacrycarpus hat wie Dacrydium ein zu den Langsprossen terminales, meist auch nur 1blüthiges Ährchen; § Nageia und Eupodocarpus besitzen wie gewöhnlich zu Langtrieben seitliche, meist auch nur 1blüthige Ährchen mit ebenfalls fast terminalem (pseudoterminalen) Ovulum. In der Section Stachycarpus sind die zu Langtrieben seitlichen Ähren verlängert, locker- und ziemlich reichblüthig und ihnen entsprechen, wie schon bemerkt, auf der männlichen Pflanze ebensolche Ähren männlicher Blüten, die sich von den weiblichen dadurch unterscheiden, dass sie aus zahlreichen Staubblättern, die weiblichen aber nur aus einem Carpid (Ovularblatt) bestehen. Es scheint mir, dass Dacrycarpus Endl. und Stachycarpus Endl. besser als eigene Gattungen abzutrennen wären, da der, sonst in den kleineren natürlichen Gattungen immer so constante, Habitus in Folge der verschiedenen Sprossverhältnisse gar zu verschieden ist, übrigens auch in den Staubblättern, vielleicht beständige, Unterschiede gefunden werden. Ist es ja gerade nur Dacrycarpus, dessen mit dem Ovulum verschmolzenes Deckblatt die grösste Ähnlichkeit mit Araucaria besitzt (abgesehen von der Ligula, statt deren hier das äussere Integument vorhanden ist); Stachy-

carpus und Podocarpus s. str. sind zu einem solchen Vergleiche weniger geeignet. Stachycarpus scheint, nach *Eichler's* Fig. 64. e in Natürl. Pfl. Conif. zu schliessen, nur ein (natürlich zwei völlig verschmolzenen aequivalentes) Integument zu besitzen, während in den zwei anderen Sippen die zwei Integumente nur sehr hoch hinauf verschmolzen sind. In dieser Beziehung machen die 3 Sippen und besonders Stachycarpus einen Übergang zu den Cephalotaxeen. Es würde sich, wenn man die drei Gattungen annehmen würde (Stachycarpus wird bereits von *Delpino* als solche anerkannt), empfehlen, sie in einer besonderen Subtribus Eupodocarpeae s. str. zusammenzufassen, welche durch das völlig anatrophe, mit dem eigenen Stiel, eventuell auch mit dem Deckblatt verschmolzene Ovulum und die fast ganz (oder bei Stachycarpus ganz?) vereinigten Integumente charakterisirt wäre. Dacrydium, Microcachrys und Saxegothaea wären in einer dritten Subtribus Dacrydieae zu vereinigen, deren Charakter wäre: Ovulum zwar mehr oder weniger hoch auf das Deckblatt hinaufgerückt, aber ungestielt und mit zwei getrennten Integumenten.

Microcachrys und Saxegothaea haben die reichblüthigen Ähren wie Dacrydium zu Langtrieben endständig, sodass auch dies ein gemeinsamer Charakter der Dacrydeen wäre; beide haben bis hoch unter die Spitze des fleischig werdenden Deckblatts hinaufgerückte Ovula, und beide auch einen nur unvollständigen, unten offenen Arillus, der schon einen Übergang in die Ligula der Araucarien andeutet. Die Deckblätter sind bei Microcachrys frei, bei Saxegothaea in eine vielfächerige Scheinbeere verwachsen. Nach der *Eichler'schen* Blüthen-theorie wäre diese Scheinbeere im Wesentlichen mit dem Beerenzapfen von *Juniperus* identisch; in Wahrheit besteht aber zwischen beiden eine bedeutende Verschiedenheit: in der ersteren sind nur die Deckblätter verschmolzen, in der zweiten aber die mit den Deckblättern vereinigten Carpiden-Symphyllodien.

Überblicken wir nun im Ganzen die Sprossverhältnisse bei den Taxaceen, so lässt sich das Resultat nachstehend zusammenfassen: Die weiblichen Blüthen sind überall axillär, in der Regel zu den Blättern eines Kurztriebes, der selbst wieder in der Achsel eines Blattes eines Langtriebes steht, axillär. Dieser Kurztrieb ist nur bei *Ginkgo* offen, diaphytisch, daher dort noch absolut keine Ährenbildung; sonst begränzt sich der blüthenbildende Kurztrieb überall und wird zur Ähre (oder zum Zapfen). Nur dort, wo der Unterschied zwischen Kurz- und Langtrieben verloren ging, indem die blüthentragenden Sprosse zu Langsprossen geworden sind, stehen die Ähren zu diesen Langsprossen terminal. In armbüthigen oder einbüthigen Ähren stellt sich der oberste oder einzige Blüthenspross pseudoterminal, wobei der Scheitel des Primansprosses zur Seite gedrückt wird oder ganz abortirt (aufgebraucht wird).

2. Sprossverhältnisse der weiblichen Blüthen der Araucariaceen.

Die Sprossverhältnisse bei den Araucariaceen sind analog denen der Taxaceen. Wo vegetative Brachyblasten neben Langtrieben vorkommen, dort sind auch die weiblichen Ähren oder Zapfen immer zu den ersteren terminal. Dies ist besonders dann deutlich, wenn die Brachyblasten mehrjährig und im vegetativen Zustand unbegränzt sind, wie bei *Larix*, *Pseudolarix*, *Cedrus*, indem sie sich dann mit der Bildung des endständigen Zapfens begränzen. Ein

solcher fruchtbarer Brachyblast ist direkt dem Kurzweige von Ginkgo vergleichbar. Würde sich dieser mit der Produktion von Blüthen in den Achseln seiner Niederblätter ährenförmig begränzen, so wäre die Homologie vollkommen, bis auf den, nur die Blüthen angehenden Umstand, dass die Blüthe von Larix eine carpediale Fruchtschuppe bildet, Ginkgo aber nicht. In der Gattung Pinus, wo die vegetativen Brachyblasten bereits begränzt und auf wenige Nadeln reducirt sind, erscheinen die weiblichen, den Zapfen bildenden Kurzweige weniger reducirt, daher auch im oberen Theile der Langtriebe befindlich, wo sich neue Langzweige zu bilden pflegen (wohin ein reichlicherer Nahrungszufluss stattfindet). In den abnormen Zapfendurchwachsungen verlängern sie sich auch zu Langtrieben. Ein noch grösserer Unterschied besteht zwischen den zapfenbildenden Kurztrieben und den auf zwei verwachsene Nadeln ohne voraufgehende Schuppenblätter reducirten Brachyblasten der Sciadopitys. Der Zapfenkurztrieb nimmt hier offenbar auch die Stelle eines Langtriebes ein, und ist auch als ein Mittelding zwischen Kurz- und Langtrieb zu betrachten. Im Vergleiche mit dem zweinadeligen vegetativen Brachyblasten ist er allerdings ein zusammengesetzter Kurztrieb, weil jede Fruchtschuppe (abgesehen davon, dass sie ohne Zweifel aus mehr als zwei verschmolzenen Carpiden besteht) der Doppelnadel direkt entspricht; doch gilt dasselbe von allen blüthentragenden oder zapfenbildenden Brachyblasten, auch von denen der Ginkgo.

Bei jenen Araucariaceen, denen die Differenzirung in vegetative Langtriebe und Kurztriebe verloren gegangen ist, indem auch die letzteren zu Langtrieben geworden sind, stehen die Zapfen zumeist am Ende kürzerer oder längerer Langtriebe; so meist bei Picea und Tsuga unter den Abietineen, bei Sequoia, Arthrotaxis und Cryptomeria unter den Taxodiaceen, bei den meisten Cupressineen und bei den Araucariaceen. Indessen sind bei Cupressineen die fruchtbaren Zweige manchmal so verkürzt (bei Thuja z. B.), dass sie schon brachyblastenartig aussehen, und in manchen Gattungen der eben besprochenen Kategorie, denen vegetative Brachyblasten fehlen, haben sich solche wenigstens als Zapfenbildner noch erhalten, z. Th. neben den zu Langtrieben terminalen Zapfen, z. Th. aber als alleinige Zapfenbildner. Ausschliesslich aus Brachyblasten entstehen die Zapfen von Abies (wenigstens bei den mir bekannten Arten), die Beerenzapfen von Juniperus § Oxycedrus, bei Taxodium (hier meist am Grunde der männlichen Blüthenrispen). Axilläre Kurzweig-Zapfen finden sich neben terminalen in der Gattung Picea, Tsuga, Dammara, Cunninghamia; in der letzteren Gattung stehen die zapfenbildenden Kurzweige gehäuft unter dem terminalen Zapfen, oder der Langtrieb wächst über ihnen (wie im männlichen Geschlecht über den kopfig gehäuften männlichen Blüthen) vegetativ weiter.

Bevor ich die Betrachtung der Sprossverhältnisse bei den Coniferen abschliesse, wende ich mich noch der terminologischen Frage zu, was denn eigentlich unter dem Terminus Zapfen zu verstehen und wie weit er anzuwenden sei. Derjenige, der die Zapfen der Coniferen für Einzelblüthen ansieht, gebraucht diese Bezeichnung für eine Habitusform der aus dieser Blüthe hervorgehenden Frucht und kann sie auch für die Cycadeen gebrauchen. Nachdem aber die Coniferenzapfen ohne Zweifel aus Blüthenähren entstehen, können die Blüthen und Früchte der Cycadeen nicht auch Zapfen genannt werden, sondern nur zapfenartige Blüthen, resp. Früchte. Wollte man aber alle ährenförmigen Fruchtstände der Coniferen (also aller Coniferen mit Ausnahme von Ginkgo) Zapfen nennen, so wäre der Zapfen nicht logisch defi-

nirt, sondern es wäre eben nur der ährenförmige Fruchtstand der Coniferen, von sehr ungleichartigem Habitus; es wäre z. B. auch die einsamige Inflorescenz von *Taxus* ein Zapfen, was wohl Niemand zugeben möchte. Man sagt häufig von den Taxaceen, sie unterscheiden sich von den Araucariaceen durch fehlende oder unvollkommene Zapfenbildung. Was ist aber eine unvollkommene, was eine vollkommene Zapfenbildung? was ein Zapfen überhaupt?

Bischoff's „Handb. d. Botan. Terminologie“ I. definirt pag. 444 den Zapfen also: „Bei den Nadelhölzern und manchen kätzchenträgenden Laubhölzern, wo die offenen Karpellarblättchen oder die bleibenden Deckschuppen des Kätzchens mit der Fruchtreife sich vergrösseren und verdicken, mehr oder weniger verholzen und die Samen oder Früchte bis zur Reife in ihren Winkeln bergen, hat der Fruchtstand schon seit *Linné* den Namen Zapfen (*strobilus* seu *conus*) erhalten.“ Diese Definition ist in der That treffend. Doch macht *Bischoff* noch die Bemerkung, man sollte füglich mit *Gärtner* den Nadelholz-Zapfen (*strobilus*, *conus*) von dem Laubholzzapfen (*julus*) unterscheiden; denn die verholzten Schuppen der Coniferenzapfen würden, wie *R. Brown* sehr wahrscheinlich gemacht hat, von den offenen, im Winkel der (meist klein bleibenden) Deckblätter stehenden Carpellarblättern, die der Laubholzzapfen (*Alnus*, *Betula*) von den verholzten Deckblättern des Zapfens gebildet. Der eigentliche *Strobilus* oder *Conus* würde hiernach nur den Coniferen zukommen. Dabei hat aber *Bischoff* nur die Abietineenzapfen im Sinne gehabt. Da sich nun bei den Cupressineen und Taxodien die Deckblätter an der Schuppenbildung betheiligen, und bei den Araucariaceen gar fast die ganze verholzte Schuppe bilden, so ist eine Unterscheidung in der von *Bischoff* befürworteten Weise nicht durchführbar. Auch ist, da die Zapfenschuppen von *Dammara* Deckblätter darstellen, kein Grund ersichtlich, warum z. B. der Fruchtstand von *Alnus* vom Begriff des Zapfens ausgeschlossen werden sollte. Der Zapfen ist also ein Fruchtstand, der aus einem ährenförmigen Blütenstande entsteht und dessen schuppenförmige Blüthendeckblätter, eventuell auch Blüthenvorblätter (*Alnus*) oder flache schuppenförmige Carpiden (Coniferen) nach der Blüthe sich vergrössern, mehr oder weniger holzig (bis fast lederartig) werden und die Samen oder Früchtchen (*Caryopsen*) bis zur Fruchtreife einschliessen. Nach dieser präzisen und auch an den allgemeinen Sprachgebrauch möglichst sich anschliessenden Definition haben unter den Coniferen nur die Araucariaceen, mit Ausnahme von *Juniperus*, wahre Zapfen; den Taxaceen kommt hiernach weder vollkommene noch unvollkommene Zapfenbildung zu. Nur die ersteren verdienen die Benennung *Coniferae*. Dagegen würden von den letzteren manche *Podocarpeen* (*Saxegothaea*, *Microcachrys*, *Podocarpus* s. str., *Phyllocladus*), deren Deckblätter, wohl auch die Rhachis, fleischig werden, ebenso wie *Juniperus* verdienen, dass ihre Fruchtstände als Beerenzapfen (*galbulus*) bezeichnet werden. Schliesslich liesse sich wohl der Begriff des Zapfens so erweitern, dass er auch den Beerenzapfen als besondere Abart in sich befasste, und wäre dann der Zapfen als ein ähriger Fruchtstand zu bezeichnen, dessen vergrösserte, schuppenförmige Brakteen oder Carpiden gegen die Fruchtreife hin eine materielle Veränderung erleiden, entweder eine Verholzung (holziger oder eigentlicher Zapfen) oder eine fleischigsaftige Metamorphose (Beerenzapfen). Ob die fleischigen Schuppen verschmelzen (*Juniperus*, *Saxegothaea*) oder frei bleiben (*Microcachrys*), ist aber für die Definition des Beerenzapfens gleichgiltig.

3. Homologie der männlichen und weiblichen Blüthensprosse.

Nach der hier begründeten Auffassung der weiblichen Blüthen der Coniferen besteht im Baue derselben und im Baue der männlichen Blüthen, wie auch zwischen den männlichen und weiblichen Inflorescenzen eine nicht unbedeutende Verschiedenheit. Die weiblichen Blüthen sind immer stärker reducirt als die männlichen bei derselben Art, in derselben Gattung, es nehmen auch nicht beide immer den gleichen Sprossrang ein, vielmehr stehen meist die weiblichen Blüthen im Sprossrange höher als die männlichen. Die männlichen Blüthen sind meist vereinzelt, an den Zweigen terminal oder zu Laubblättern axillär; die weiblichen dagegen sind niemals zu Laubzweigen terminal, auch nicht direkt zu Laubblättern axillär (mit einziger Ausnahme von Ginkgo), sondern zu Schuppenblättern axillär und zu vielblüthigen bis einblüthigen Ähren (Taxus) vereinigt. Diese Ähren nehmen dann gewöhnlich denselben morphologischen Ort ein, wie die männlichen Einzelblüthen, sind entweder zu Laubblättern axillär oder seltener zu Laubzweigen terminal.

Diese Stellungsverhältnisse scheinen die Ansicht Jener zu unterstützen, welche wie *Eichler* und *Delpino* die im Blütenstadium befindlichen Zapfen der Araucariaceen, Beerenzapfen und sonstigen Ähren der Taxaceen (sowie Juniperus) für weibliche Einzelblüthen ansehen. Der Zapfen als Einzelblüthe betrachtet erscheint ebenso aus zahlreicheren, spiralig oder decussirt angeordneten Fruchtblättern zusammengesetzt, wie die männlichen Blüthen aus zahlreicheren spiraligen Staubblättern, und dazu meist in demselben Sprossrange wie die männlichen Blüthen. Damit scheint eine deutlichere und vollständigere Homologie zwischen männlichen und weiblichen Blüthen hergestellt zu sein. Dieses Argument hat denn auch *Eichler* in den Vordergrund gestellt. Er sagt (Weibl. Bl. S. 5): „Männliche und weibliche Blüthen erscheinen alsdann nach gleichem Plane gebaut, nur darin verschieden, dass die Blätter der letzteren ihre sexuellen Produkte (die Ovula) an der Oberseite tragen, während die männlichen ihre Pollensäckchen an der Unterseite haben. Zugleich werden so auch die weiblichen Blüthen der Coniferen mit denen der Cycadeen in Übereinstimmung kommen.“ Nach der gegentheiligen Ansicht dagegen, dass die Zapfen Blütenstände seien, sagt *Eichler* anderwärts, stehen die weiblichen Blüthen im auffallenden Gegensatz zum männlichen Geschlecht und auch zu den Zapfen der Cycadeen, deren Natur als Einzelblüthen ausser Frage steht. Dieses Argument hat auch seinen Eindruck auf andere Botaniker nicht verfehlt.

Das Bestreben, die weiblichen Zapfen den männlichen Blüthen homolog zu setzen, ist bereits sehr alt, dasselbe war hauptsächlich der Grund, dass man früher, von der Ährennatur der weiblichen Zapfen überzeugt, auch die männlichen Blüthen für Blütenähren oder Kätzchen und die einzelnen Staubblätter mit Hilfe künstlicher Suppositionen für die eigentlichen Blüthen ausgab. Jetzt, nachdem seit *Mohl* die morphologische Natur der männlichen Blüthen eben als Blüthen feststeht, wandte sich das alte Bestreben nach der anderen Richtung, die Zapfen von ährenartigen Inflorescenzen zu Einzelblüthen herabsetzend.

Aber diese moderne Form des alten Bestrebens, Zapfen und Staubblüthen zu homologisiren, ist ebenso irrig, als wie die alte Form es war; die Zapfen und Staubblüthen sind einmal nicht so einfach homolog, der „auffallende Gegensatz“ des weiblichen gegen das männliche Geschlecht ist eine gegebene Thatsache, und es lässt sich bei einiger Überlegung leicht

einsehen, dass dieser Gegensatz bei den Coniferen durchaus nicht vereinzelt dasteht, sondern auch bei den Angiospermen vielfach wiederkehrt.

Erstlich: die Reduction der weiblichen Blüthe auf wenige Fruchtblätter, während die männliche polyandrisch zu sein pflegt, ist etwas bei Angiospermen ganz Gewöhnliches, auch in Zwitterblüthen besteht meist das Gynoeceum aus wenigen, das Androeceum meistens aus mehreren bis sehr vielen Geschlechtsblättern. Diese Verschiedenheit in der Zahl der Geschlechtsblätter ist ein Zeichen phylogenetischen Fortschritts, Gleichheit der Zahl bezeugt eine primitivere Bildung, ein höheres Alter. Sodann: die Verwachsung der Carpiden der weiblichen Araucariaceenblüthe — freilich in eigenthümlicher Weise — findet ihre Wiederholung bei den Angiospermen, während die Staubblätter gewöhnlich frei bleiben. Ferner ist es ja auch bei den Angiospermen nichts ungewöhnliches, dass Blüthen verschiedenen Geschlechts verschiedenen Sprossgenerationen angehören, dass entweder die männlichen oder die weiblichen Blüthen einen höheren Sprossrang einnehmen. Es sei beispielsweise nur an manche Euphorbiaceen, Amentaceen, Cariceen erinnert. Wie sich das phylogenetisch erklären lässt, habe ich neulich für die Amentaceen und für die Cariceen in den Sitzungsberichten der böhm. Ges. d. Wiss. nachgewiesen.*) Wir brauchen indess nicht einmal so weit zu gehen, denn wir finden dieselbe Erscheinung bei den Taxeen, wo sie auch nach *Eichler's* Theorie unbestreitbar ist. Bei *Taxus* sitzen in den Achseln der Laubblätter gewöhnlicher Langtriebe ebensowohl direkt die männlichen Blüthen als auch im anderen Geschlecht kleine zweiaxige Inflorescenzen, sodass die weibliche *Taxus*blüthe eine um einen Grad höhere Achsengeneration bildet als die männliche Blüthe. Und dasselbe findet auch bei *Torreya* statt.

Da nun die Verschiedenheit im Sprossrange der männlichen und weiblichen Blüthen bei den Taxeen ganz unzweifelhaft besteht, so wäre es schliesslich auch nicht so wunderbar, wenn dieselbe Verschiedenheit auch für alle anderen Coniferen Geltung hätte. Ist ja doch z. B. bei fast allen Juglandeen dieselbe Verschiedenheit constant, indem dort wieder die männlichen Blüthen einer um einen Grad höheren Sprossgeneration angehören. Indessen mag zugestanden werden, dass es doch einigermaßen befremdlich scheinen könnte, wenn der ungleiche Sprossrang bei allen Coniferen ausnahmslos zu constatiren wäre. Dies ist aber keineswegs der Fall. Es giebt unter ihnen mehrfach Gattungen, in denen die Blüthen beiderlei Geschlechts derselben Axengeneration angehören. Wir wollen zunächst die Taxaceen Revue passiren lassen.

Bei *Ginkgo* entspringen die männlichen Blüthen gleich den weiblichen aus den Achseln der Schuppen- und Laubblätter der Brachyblasten. Bei *Cephalotaxus* stehen in den Achseln der Niederblätter eines Langtriebes die ährigen weiblichen Blütenstände und in den Achseln der Laubblätter gleicher Langtriebe racemöse (köpfchenartige) männliche Blütenstände. Noch auffälliger ist die gleiche Stellung der männlichen und weiblichen Blüthen in der Gattung *Stachycarpus*, indem beiderlei Blüthen in lockeren verlängerten Ähren, und diese wieder in den Achseln der Laubblätter gewöhnlicher Langtriebe stehen.

Bei den Araucariaceen sind die Fälle, wo männliche und weibliche Blüthen in derselben Sprossgeneration stehen, zwar selten, kommen aber doch auch vor.

*) O fylogenetickém vývoji rostlin jehnědokvėtųch. Resumé: Über die phylogenetische Entwicklung der Amentaceen. Sitzung vom 10. Mai 1889. — Über die Blütenstände der Cariceen. Sitzung vom 25. Januar 1889.

Ich erinnere an die chinesische *Pseudolarix Kaempferi*.*) Diese „Goldlärche“ trägt die weiblichen und die männlichen Blüten auf den Brachyblasten, wie unsere Lärche, aber am männlichen Brachyblast stehen die Blüten sämtlich axillär zu Schuppenblättern des Kurzzweiges, während der weibliche Zapfen zu seinem Brachyblasten terminal gebildet ist, also aus Schuppenblättern besteht, in deren Achseln die weiblichen Blüten (die Fruchtschuppen) sich befinden. Es sind hier also die männlichen und die weiblichen Blüten in gleicher Weise axillär zu den obersten Schuppenblättern des blühenden Brachyblasten. Unter den Taxodien bietet *Cryptomeria* ein schönes Beispiel von gleichem Sprossrange der beiderlei Blüten verschiedenen Geschlechts. Der Zapfen steht hier einzeln am Ende eines kurzen beblätterten Zweiges, die männlichen Blüten aber sind axillär zu den Blättern eines ähnlichen Zweiges, in eine Ähre zusammengestellt, sodass also der weibliche Zapfen offenbar homolog ist der ganzen männlichen Blütenähre. Unter den Cupressineen giebt es wohl kein Beispiel des gleichen Sprossrangs männlicher und weiblicher Blüten, indem dort die ersteren immer ebenso terminal oder einzeln axillär sind wie die weiblichen Zapfen; es ist also in dieser durch hochgradige Verschmelzung der Fruchtschuppe mit dem Deckblatt und Quirlenbildung im Zapfen und auf den Laubsprossen sehr weit vorgeschrittenen, hochstehenden Gruppe die Verschiedenheit der beiderlei Blüthensprosse zur allgemein gültigen Regel geworden.

Bei *Dammara* und *Cunninghamia* kommt es dann vor, dass die weiblichen Blüten theils im selben Verzweigungsgrade stehen, wie die männlichen, theils einen um einen Grad höheren Spross darstellen, worauf ich etwas weiterhin noch ausführlicher zu sprechen komme.

Jedenfalls ist es aber unbestreitbar, dass der verschiedene Sprossgrad der männlichen und weiblichen Blüten unvergleichlich häufiger ist und somit die Regel bildet. Dies verlangt nun aber eine Erklärung, die nur eine phylogenetische sein kann. Denn es ist unmittelbar gewiss, dass die diklinen Blüten ursprünglich eine gleiche Stellung haben mussten, weil sie, was für alle Blütenpflanzen gilt und für die Gymnospermen bei Besprechung der Gnetaceen noch genauer nachgewiesen werden wird, beide aus unter sich geschlechtlich nicht differenzirten, also hermaphroditischen Blüten hervorgegangen sind. Die Versetzung der weiblichen Blüte in eine höhere Sprossgeneration kann aber auch bei den Coniferen in keiner anderen Weise erfolgt sein, als z. B. bei den Amentaceen oder Cariceen, für welche ich die phylogenetische Ableitung in den obcitirten Abhandlungen auseinander gesetzt habe.

Die männliche wie die weibliche Blüte waren ursprünglich bei den Vorfahren der Coniferen zum Brachyblasten endständig, so wie die männliche und weibliche Blüte einer *Cycas* zum Stamme. Die männliche Blüte, welche von jeder Reduction verschont blieb, erhielt sich vielfach in dieser terminalen Stellung, sie blieb auch endständig zum Langtrieb, der weiterhin aus dem Brachyblasten öfter entstanden ist. Die weibliche Terminalblüte, welche frühzeitig auf eine kleinere Anzahl von Carpiden reducirt worden war, ging jedoch bereits bei den Proconiferen verloren, nachdem in den Achseln der voraufgehenden Blätter des Brachyblasten seitliche blühende Wiederholungssprosse sich gebildet hatten. In diesem Stadium befindet sich bereits Ginkgo, bei welcher auch der männliche Brachyblast dieselbe Entwicklung durchmachte, indem er die Terminalblüte aufgab und Seitenblüthen zu bilden anfang. Indem

*) S. Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien II. 1. S. 77 (nach *Gardener's Chronicle*).

nun die Brachyblasten ihre axillären Blüthensprosse zu Ähren oder Zapfen zusammenfassten, musste die weibliche Ähre in allen Gattungen, in welchen die männliche Terminalblüthe sich erhielt, mit dieser im gleichen Sprossgrade sich befinden, die weiblichen Blüthen mithin in einem nächst höheren Sprossgrade. Nur dort, wo die männliche Terminalblüthe ebenfalls geschwunden und durch eine vorausgehende ährige Inflorescenz ersetzt worden war, konnte die männliche Blüthe die weibliche im Sprossrange wieder einholen; die Stellung beider wurde wieder gleich, aber es ist nicht die ursprüngliche gleiche, nämlich die frühere terminale Stellung mehr.

Einige Beispiele werden dies erläutern.

Wenn bei *Taxus* und *Torreya* an Stelle der männlichen Blüthe im anderen Geschlecht eine kleine zweiachsige Inflorescenz steht, deren Primanachse steril ist, und deren 1—2 Secundanachsen mit der weiblichen Blüthe endigen, so ist diese Inflorescenz gewiss aus einer ursprünglichen Einzelblüthe dadurch hervorgegangen, dass unterhalb dieser zum Primanspross terminalen Einzelblüthe aus den Achseln der vorausgehenden Schuppenblätter 1—2 Bereichszweige mit Secundanblüthen hervorgegangen sind, worauf die Primanblüthe total reducirt wurde. Das bedarf eigentlich keines Beweises, findet aber doch darin seine Bestätigung, dass bei *Torreya* in seltenen Fällen nach dem Zeugnisse *Strasburger's* (Coniferen und Gnetaceen S. 9) der Scheitel der Primanachse eine Blüthe bilden kann, so dass eine dreiblüthige Inflorescenz (eine Endblüthe und zwei Seitenblüthen) daraus resultirt, was als eine Rückkehr zum älteren Zustand aufgefasst werden muss und somit gewiss atavistische Bedeutung hat.

Bei *Cephalotaxus* hat die reichblüthigere, aber ebenfalls zweiachsige ährenförmige weibliche Inflorescenz ihre primane Gipfelblüthe längst verloren, so wie die Primanaxe der weiblichen Inflorescenz von *Taxus* und für gewöhnlich auch von *Torreya*. Doch auch die männliche Blüthe, resp. die mit ihr geendigte Primanaxe hat aus den Achseln der obersten Schuppenblätter einige Seitenblüthen getrieben, aber die Primanblüthe bleibt erhalten, so dass aus der ursprünglichen Einzelblüthe ein 5—9blüthiges Köpfchen mit Terminalblüthe entstanden ist. So ist nun wieder das männliche Köpfchen völlig homolog der weiblichen Ähre geworden, nur mit dem Unterschiede, dass die weibliche Inflorescenz unbegrenzt geworden ist, die männliche aber mit der Terminalblüthe begrenzt blieb. Sowie nun bei *Cephalotaxus*, so ist auch bei allen *Araucariaceen* die weibliche Ähre (Zapfen) unbegrenzt, während aber bei ihnen die ursprüngliche, zu der der Zapfenspinde homologen Axe terminale männliche Einzelblüthe meistens erhalten blieb, und nur dort, wo unter ihr männliche Seitenblüthen in racemoser (ähren- oder doldenförmiger) Anordnung nachgesprosst sind, manchmal verloren ging (wie bei *Cryptomeria* und *Pseudolarix*); womit sich wieder, wie bei *Cephalotaxus*, vollkommene Homologie der männlichen Inflorescenz und des weiblichen Zapfens eingestellt hat.

Bei *Cunninghamia* entspringen die männlichen Blüthen kopfig gehäuft in den Achseln der Schuppenblätter am Ende des vorjährigen Langtriebes um die Gipfelknospe, welche im heurigen Jahre nach der Blüthezeit weiterwächst. Dies muss als eine normale Durchwachsung (*Diaphysis*) einer Inflorescenz angesehen werden; eine Erscheinung, die auch sonst nicht selten ist, z. B. auch bei den *Abietineen*, bei den typischen *Cupuliferen* (*Fagaceen*), manchen *Juglandeen* u. s. w. vorkommt, und auf welcher der Wechsel rein vegetativer und rein reproduktiver Sprosse (gewisse Zwei- und Mehraxigkeit) überhaupt beruht. Ursprünglich war hier

eine terminale männliche Blüthe vorhanden, welche aber schwand, indem die Achse vegetativ wurde. Im weiblichen Geschlecht kommen bei *Cunninghamia* zwei Fälle vor: entweder die Hauptachse schliesst mit einem terminalen Zapfen über mehreren gleich den männlichen Blüthen seitlich gehäuft Zapfen ab, oder sie wächst über den seitlichen Zapfen wie im männlichen Geschlechte durch. Im ersteren Falle ist der terminale Zapfen mit der männlichen Inflorescenz im gleichen Sprossrang; die seitlichen Zapfen sind aber Wiederholungssprosse in höherer Sprossgeneration, welche, im zweiten Falle allein vorhanden, den gleich situirten männlichen Blüthen allerdings nicht homolog sind. Ähnlich ist es bei *Dammara*; bei dieser sind die männlichen Blüthen zu Laubblättern axillär, die weiblichen Zapfen sind entweder terminal, dann stehen die Blüthen beiderlei Geschlechts in gleichem Sprossrang, oder sie sind auch axillär und ihre Blüthen kommen dann in eine um einen Grad höhere Generation.

Nachdem nun die weiblichen Zapfen so häufig im gleichen Sprossgrade mit den einzelnen männlichen Blüthen sich befinden und dabei einfache weibliche Blüthen aus zahlreicheren Carpiden so täuschend nachahmen, dass anerkannt bedeutende und erfahrene Botaniker an ihnen irre geworden sind, so möchte wohl Manchem die Frage auf den Lippen schweben, welchen biologischen Sinn und Zweck wohl die Reduktion der weiblichen Blüthen und ihre abermalige Zusammenhäufung zu Inflorescenzen, welche von einfachen Blüthen so schwer zu unterscheiden sind, eigentlich haben kann.

Wenn man im Pflanzensysteme Umschau hält, so wird man leicht bemerken, dass die eben erwähnte, bei den Coniferen so auffällige Erscheinung auch anderwärts nicht gar selten ist. Die Blüthen der Compositen erscheinen im Fruchtknoten auf ein Eichen, theilweise auch anderweitig, zumal im Kelche reducirt, wenn wir sie z. B. mit den verwandten Campanulaceen u. s. w. vergleichen, dafür aber in Mehrzahl in Köpfe zusammengehäuft, welche meistens einfache Blüthen nachahmen (daher *flos compositus*) und in der rispigen oder doldentraubigen Gesamtverzweigung auch die Stelle einfacher Blüthen (z. B. der Campanulaceen) einnehmen. Auch bei den Gräsern und Cyperaceen ist starke Reduktion der monocotylen Blüthe mit der Zusammenstellung in ährige Blüthenstände verbunden. Eine recht hübsche Analogie zu den weiblichen Zapfen der Coniferen bieten die weiblichen Ähren der Cariceen dar. Wie die Coniferenzapfen einfache Blüthen von der Art der Cycadeenblüthe zu sein scheinen, ebenso möchte man die weiblichen Ähren der Carices für einfache Ähren halten, gleich den männlichen Ähren derselben Gattung, mit welchen sie auch oft gleichen Verzweigungsrang haben. Sie sind auch früher dafür gehalten worden, und abermals waren es die Abnormitäten, welche *Kunth* auf den rechten Weg ihrer Erklärung gewiesen haben. Wir wissen jetzt, dass es zusammengesetzte Ähren sind und dass die weiblichen Blüthen der Carices stets eine um einen Grad höhere Sprossgeneration als die männlichen Blüthen ausmachen, ähnlich wie bei den Coniferen. Die Erklärung dessen kann nur vergleichend phylogenetisch gegeben werden. Auch hier hat, in etwas anderer Weise, zuerst Reduktion im weiblichen Geschlecht (eine weibliche Blüthe auf zahlreiche männliche in demselben Ährchen) stattgefunden, dann eine Reduktion der androgynen Ährchen auf einblüthige weibliche Ährchen und wieder Zusammenfügung der letzteren in zusammengesetzte Ähren, welche von einfachen Ähren biologisch ebenso wenig verschieden sind, als wie die zapfenartige Ähre der Coniferen von der zapfenartigen Blüthe der Cycadeen.

Dass es bei den Coniferen gerade die weiblichen Blüten sind, welche von starker Reduktion betroffen wurden, ist nicht auffällig, denn die Beschränkung in der Produktion von Embryonen und Samen ist oft durch die Ernährungsverhältnisse der Pflanze und der betreffenden Blüthensprosse geboten, während die Beschränkung der Pollenbildung zwecklos und oft zweckwidrig wäre. Bei phylogenetischer Wiedererstarkung tritt eine neue Complication durch Zusammenfügung der reducirten Blütenform zu einem neuen zusammengesetzten Ganzen ein, wobei auch biologische Gründe mit entscheidend sind. Durch die Reduktion der polymeren Cycadeencarpiden auf eingliedrige Ovularblätter, also auf einzelne Ovula ging bei den Taxaceen der durch die vegetativen Carpidentheile dargebotene Schutz der Ovula verloren; in den Ähren wird dieser Schutz von den Deckblättern ersetzt, noch vollkommener aber durch die aus der Verlaubung der äusseren Integumente entstandene Fruchtschuppe. Der phylogenetische Fortschritt besteht dabei in der Unterordnung des früher selbstständigeren einfachen Gebildes (Blüthe) nach seiner Reduktion unter ein zusammengesetzteres höheres Ganze (Zapfen).

Mit diesen Betrachtungen dürften wohl hinlänglich alle Zweifel beseitigt sein, welche hinsichtlich der Blütenähnlichkeit der weiblichen Coniferenzapfen gegen ihre wahre Natur als Inflorescenzen erhoben werden könnten. Die in dieser Beziehung bereits gegen die Inflorescenznatur der Zapfen gemachten Einwände haben sich als hinfällig herausgestellt.

Indem wir in diesem Abschnitt auf die Homologien der männlichen und weiblichen Blüten und Inflorescenzen unser Augenmerk richten, dürfen wir auch jene Abnormitäten nicht vergessen, in denen androgyne Zapfen und Geschlechtsblätter bei den Coniferen erscheinen, welche über das Verhältniss der männlichen Blüten zu den weiblichen einiges Licht zu verbreiten im Stande sein dürften. Solche Abnormitäten wurden schon von *Mohl* beobachtet (Vermischte Schriften Taf. I. Fig. 1—9. „Über die männlichen Blüten der Coniferen“). *Mohl* beobachtete sie an mehreren weiblichen Blütenkätzchen einer kultivirten *Pinus alba* Ait. (*Picea alba* Link), „an deren unterer Hälfte die Blüten mehr oder weniger vollständige Übergänge zu männlichen Blüten bildeten, während die obere Hälfte mit vollkommen normalen weiblichen Blüten besetzt war.“ In dieser unteren Hälfte des androgynen Zapfens waren die Brakteen mehr oder weniger vollständig in ein Staubblatt verwandelt, und je vollständiger diese Umwandlung vor sich gegangen war, desto kleiner und weniger entwickelt war die axilläre weibliche Blüthe, die Fruchtschuppe, an welcher die Ovula durchgehends fehlten. Die Umwandlung der Braktee in ein Staubblatt bestand darin, dass sich aussen an ihrem basalen Theil anfänglich nur ein dickes Pollenfach, weiterhin zwei Pollensäckchen, wie gewöhnlich, gebildet hatten.

Die in Antheren umgebildeten Brakteen zeigten aber meistens noch eine andere höchst interessante Abweichung vom gewöhnlichen Baue, dass nämlich „zu beiden Seiten ihrer Basis und mehr gegen ihre obere als untere Seite hin zwei flügelartige Anhänge standen, welche bald mehr eine hautförmige Beschaffenheit hatten, bald mehr zapfenähnlich waren.“ — „Diese letztere Form, sagt *Mohl*, sowie die Richtung dieser Anhänge lassen beinahe vermuthen, dass dieselben unvollständig ausgebildete Ovula waren. Wäre diese Annahme, was ich keineswegs

behaupten will, begründet, so würde dasselbe Blatt zum weiblichen und männlichen Fruktifikationsorgane, wenn gleich auf eine unvollkommene Weise, ausgebildet gewesen sein.“

Dass *Mohl* seine Vermuthung keineswegs sicher behaupten wollte, ist begreiflich; waren ihm ja die Anamorphosen des Ovulums noch zu wenig bekannt und war er ja überdies der Ansicht, dass das Ovulum „gleichsam eine Knospe vorstellt, an welcher eine Achse und peripherische, blattähnliche und auch in manchen Fällen abnormer Entwicklung in wirkliche Blätter (!) übergehende Gebilde (Eihäute) zu unterscheiden sind.“ Ich kann dagegen getrost behaupten, dass *Mohl's* Vermuthung nach den Abbildungen, die er giebt, richtig war. Die zwei flügel förmigen Anhänge sind nämlich offenbar zur Eichenbildung bestimmte Zipfel des Blattrandes (Ovularblättchen), in der Fortsetzung des Blattrandes der Crista gelegen (l. c. Fig. 3—5), zuletzt (Fig. 6) mehr nach der Oberseite verschoben (wie das auch an angiospermen Fruchtblättern vorzukommen pflegt). In Fig. 7. und 8. sind dann statt dieser Randzipfel zwei walzen förmige, noch mehr nach der Oberseite gelegene Gebilde gelegen, welche ich nach Form, Lage und Richtung unbedenklich für Ovula halte, deren weniger entwickelte, flach blattartig gebildete Anfänge (Aequivalente) jene Randläppchen waren. Dass die Fruchtschuppe, also die Carpiden der axillären Blüthe, keine Eichen producirt, ist damit leicht zu erklären, dass nicht nur der männliche, sondern auch der weibliche Geschlechtscharakter auf die Blüten-deckblätter übergegangen war.

Diese Abnormität zeigt erstens, was übrigens in keiner Hinsicht fraglich sein kann, dass Staubblätter und Carpiden, männliche und weibliche Blüthe einander homolog sind. Würde in einem Zapfen, der aus lauter solchen Ovula producirenden Brakteen besteht, die Anlage der dann ohnehin sterilen und überflüssigen Fruchtschuppe unterbleiben, so hätten wir eine aus hermaphroditen Geschlechtsblättern gebildete Zwitterblüthe, und nach etwaigem Entfall der Pollensäcke eine weibliche Blüthe vor uns, wie sie sich *Eichler* als bei den Coniferen normal vorhanden vorgestellt hat. Diese weibliche Blüthe wäre nicht nur in der Zahl und Anordnung der Carpiden, sondern auch im Sprossrange homolog der männlichen Blüthe. So ungefähr mussten die weiblichen Blüten alter Vorfahren der Coniferen (Proconiferen) aussehen vor der Reduktion der Carpiden und ihrer Zahl in der Blüthe. Darum hat die von *Mohl* beobachtete, merkwürdigerweise sowohl von *Strasburger* als von *Eichler* nicht weiter regardirte Abnormität einen hohen Werth als atavistische Form der Coniferenblüthe. *) In der That stimmt ein Carpid mit zwei Ovulis, wie in der *Mohl'schen* Fig. 8., ausgezeichnet mit einem biovulaten Carpid einer Cycadee überein, besonders da auch bei diesem die Ovula nach der Oberseite des Fruchtblatts zusammengedrückt erscheinen können. (*Eichler* Weibl. Bl. d. Conif. S. 5.).

Man könnte vielleicht auch soweit gehen, in dieser Abnormität einen Beleg für die *Eichler'sche* Auffassung der Zapfen der gegenwärtig existirenden Coniferen selber zu erblicken. Diese Folgerung aus der Abnormität zu ziehen, wäre aber gewiss unberechtigt; hierbei wäre allerdings die *St. Hilaire'sche* Warnung vor einer unbesonnenen Ausdeutung der Abnormitäten am rechten Platze. Denn die Ovula, welche die Braktee dort erzeugt hatte, sind nicht dieselben

*) *Strasburger* (Coniferen S. 172) erwähnt zwar *Mohl's* Beobachtung, aber nur insofern, als sie die Bildung von Pollensäcken auf der Braktee betrifft; die Rudimente der Eichen konnte er für seine Auffassung der Coniferenblüthe nicht brauchen.

Ovula, welche sich normal auf der Fruchtschuppe zu befinden pflegen. Die Fruchtschuppe war ja noch in der Abnormität vorhanden, wenngleich reducirt. Anders stände die Sache, wenn eine Fruchtschuppe gleichzeitig nirgends entwickelt gewesen wäre; denn man könnte dann mit einem Schein von Berechtigung sagen, die Excrescenz der Carpidenoberseite habe sich nicht entwickelt, damit seien die Ovula auf die Oberseite selbst (etwa wie bei den Araucarien nach *Eichler's* Vorstellung) versetzt worden. Da aber die Fruchtschuppe vorhanden ist, so sind es eben nur die Zapfenbrakteen, welche sowohl Pollensäckchen als Rudimente der Ovula gebildet haben.

Ich habe in „Flora“ 1879 geglaubt, dass aus der durch die *Mohl'sche* Abnormität nahegelegten atavistischen weiblichen Blütenform der Zapfen in der Weise hervorgegangen sei, dass die ursprünglichen Carpiden zu blossen Deckblättern wurden, während die Produktion der Ovula auf Blätter ihrer Achselsprosse als der nacherzeugten Blüten überging. Aber auch diese Folgerung war voreilig, denn für die Coniferen können keine anderen phylogenetischen Gesetze gelten wie für andere Pflanzen, z. B. Angiospermen. Es entsteht aber an Stelle einer Terminalblüthe eine botrytische Inflorescenz ohne Terminalblüthe nicht dadurch, dass die Blütenblätter (Staubblätter, Carpiden u. s. w.) jener Endblüthe axilläre Blüten entwickeln und selbst zu Brakteen sich umwandeln würden, sondern dadurch, dass der Endblüthe voraufgehende Hochblätter Seitenblüthen hervorbringen, worauf die Endblüthe schwindet. Der Atavismus, den wir in der Abnormität anerkannt haben, darf also nicht so wörtlich genommen werden, als ob die Zapfenbrakteen selbst vor Zeiten Carpiden gewesen wären.

Dass es gerade die Deckblätter der weiblichen Blüten im Zapfen sind, welche zu Staubblättern umgebildet werden, ist leicht damit zu erklären, dass bei *Picea* die Zapfen mit den männlichen Blüten im gleichen Sprossrange stehen; der Spross, der die Spindel und Brakteen des Zapfens bildet, muss daher, sobald an jener Stelle die Gelegenheit oder Geneigntheit zur Hervorbringung männlichen Zeugungsstoffes, zur männlichen Metamorphose geboten wird, direkt zur männlichen Blüthe sich ausbilden. In solchen androgynen Zapfen ist es daher, auch nach *Strasburger's* Beobachtungen, immer die untere Zapfenhälfte, welche männlich wird, worauf in der oberen Hälfte wieder nach manchen Zwischenformen das weibliche Geschlecht zur Geltung gelangt. Was aber die auf den Brakteen erzeugten Ovula betrifft, so ist es allerdings merkwürdig, dass, nachdem die männliche Produktionskraft — um mich so auszudrücken — von den Brakteen Besitz genommen hat, die nur theilweise unterdrückte, nicht aber vernichtete weibliche Produktionskraft ihr ebendort, in der Braktee, Concurrenz macht, anstatt in den Carpiden der Fruchtschuppe gestaltend, d. h. Ovula producirend zu wirken.

Es wäre aber verfehlt, aus dem zum Carpid gewordenen Deckblatt auf die Beschaffenheit der normalen Carpiden (in der Fruchtschuppe) zu schliessen. Beide sind ja dadurch verschieden, dass das normale Carpid eingliedrig, daher bloss einsamig ist und erst später die vegetative Ligula bildet, während die Braktee nur rechts und links zwei nach oben verschobene Randglieder zu Eichen metamorphosirt, den ziemlich grossen Gipfeltheil aber vegetativ entwickelt hat, also gewiss gleich dem Cycadeencarpid vielgliedrig ist. Während aber das Bracteencarpid von dem Ligularcarpid stark abweicht, zeigt es sich analog dem Bracteestaubblatt entwickelt, indem es, wie dieses zwei Pollensäckchen, auch zwei Ovula besitzt und mit ihm die vegetative Crista gemein hat. Ein Unterschied besteht aber darin, dass die

Pollensäckchen wie gewöhnlich nach der Unterseite des Deckblatts zu abgerückt sind, während die Eichen vom Rande nach der Oberseite hin verschoben werden (wie öfter bei Cycadeen und bei Angiospermen). Daraus ist mit Sicherheit zu entnehmen, dass diese abnormen Ovula, wie die der Cycadeen und Cephalotaxen, holochlamyd sich gebildet haben, nicht hemichlamyd wie die aus der Unterseite der normalen Ligularcarpiden entspringenden Eichen.

D. Verwandtschaftsverhältnisse der Coniferentribus unter einander.

Die wahre Einsicht in die Verwandtschaftsverhältnisse und in den ganzen phylogenetischen Entwicklungsgang der Coniferen ist im hohen Grade abhängig von der richtigen morphologischen Erkenntniss ihrer Blüten und insbesondere auch von der Ermittlung der ersten Anfänge dieser Entwicklung. Die Umschau über die Möglichkeiten einer solchen Entwicklung erweckt vor Allem die Überzeugung, dass alle die heutigen Gruppen und Gattungen der Coniferen nicht unmittelbar von einander abgeleitet werden können, dass sie nur als die fixirten Endtriebe eines übrigen abgestorbenen Verzweigungssystems betrachtet werden müssen, dass also viele Lücken, besonders Anfangsglieder der Entwicklungsreihen, zu ergänzen sind. In der That besitzt keine der jetzigen Tribus und ihrer Gattungen alle jene Eigenschaften, welche sie befähigen würden, als Stammform der Coniferen oder einer ihrer zwei Familien zu gelten. Es ist aber ganz gut möglich, solche Stammformen wenigstens in den Hauptzügen mit grosser Wahrscheinlichkeit zu construiren, wobei die Möglichkeit der Ableitung der gegenwärtig existirenden Gattungstypen nach phylogenetischen Grundsätzen massgebend sein muss.

Von den zwei grossen Familien der Coniferen sind die Taxaceen, wie wir bereits wissen, die ursprünglicheren (auch geologisch die ältesten), daher es sich zunächst darum handelt, die Stammform der Taxaceen zu construiren. Eine solche musste nachstehende älteste Charaktere besitzen. Blüten auf vegetativen Brachyblasten, zu diesen terminal oder auch, besonders die weiblichen, zu deren vegetativen Blättern (Laub- oder Schuppenblättern) axillär. In den männlichen Blüten Staubblätter mit mehreren freien sublateralen Pollensäckchen, also mit mehr oder weniger schildförmiger Crista. Weibliche Blüten mit schuppenförmigen Vorblättern, mit mehreren, spiralig oder decussirt geordneten Carpiden. Diese monomer, also mit einem terminalen Ovulum, daher wesentlich nur auf ein (gestieltes oder bereits sitzendes) Ovulum reducirt. Ovulum monochlamyd (holochlamyd), aufrecht. Samen wie bei den Cycadeen mit steinfruchtartiger Testa.

Dieser Stammform zunächst stehen die Cephalotaxen, insbesondere Ginkgo, doch ist auch diese Gattung darin fortgeschritten, dass die Pollensäckchen auf zwei reducirt worden, dass der weibliche Blüthenspross vorblattlos geworden, und die Carpiden normal auf 2 fertile reducirt sind, obzwar die Möglichkeit einer Rückkehr zu 2 alternirenden Carpidenpaaren noch offen gehalten erscheint. Bei Cephalotaxus sind die Brachyblasten bereits rein reproduktiv geworden, haben sich damit begnügt, zu männlichen und weiblichen ährenartigen Inflorescenzen (davon die ersteren noch mit Terminalblüthe) gebildet. Das Staubblatt hat aber häufig noch 3 Pollensäckchen, die weibliche Blüthe ausser den 2 fertilen Ovular-Carpiden noch ein medianes steriles Carpid.

Die Taxeen zeigen ein Gemisch alter und neu erworbener Charaktere, welche sie als einen jüngeren Gipfelpunkt eines älteren Seitenzweiges erscheinen lassen. Dadurch, dass die weiblichen Blüthensprosse noch 2—3 alternirende Paare von Vorblättern und die Staubblätter noch 4—9 Pollensäcken bewahrt haben, können sie sich auf einen noch älteren Stammbaum als selbst die Cephalotaxeen berufen, allein in mehrfacher Beziehung sind sie wieder bedeutend jünger. Erstens sind ihre weiblichen Ähren, die wie bei *Cephalotaxus* aus den Brachyblasten der Stammform, der Proconiferen, entstanden sind, auf nur 2 oder gar nur eine Seitenblüthe reducirt, dazu kommt die Reduktion der Carpidenzahl auf ein einziges terminales Carpid und die Sonderung des ursprünglichen einfachen Integuments in zwei Hüllen, von denen die äussere fleischig (Arillus), die innere steinkernartig sich ausbildet. Die zu den männlichen Brachyblasten terminalen Blüthen sind aber wieder ursprünglicher als die nur lateralen männlichen Blüthen von *Ginkgo*.

Die jüngste, fortgeschrittenste Gruppe der Taxaceen sind jedenfalls die Podocarpeen. Ihre weiblichen Blüthen sind ohne Vorblätter, auf ein einziges monomeres Carpid (Ovulum) reducirt (dieses zum Deckblatt orientirt), seltener noch dauernd axillär, viel häufiger auf das Deckblatt hinaufgerückt oder ihm angewachsen; das Ovulum selten noch aufrecht (Phyllocladeen), öfter mehr oder weniger umgewendet; das Integument in zwei Integumente differenzirt davon das äussere arillusartig. Die Staubblätter stets nur mit 2 Pollensäcken. Von den drei Subtribus der Podocarpeen, die ich früher bereits unterschieden habe, sind die Phyllocladeen mit aufrechten axillären Samenknospen die ältesten, jünger sind die Eupodocarpeen und die Dacrydiaceen, bei denen die Ovula mehr oder weniger umgekehrt, und die männlichen Blüthen sowie die weiblichen Ähren zumeist zu Langtrieben terminal sind.

Es entsteht aber die Frage, von welchem Zweige die Podocarpeen abzuleiten sind, ob von dem der Taxeen oder jenem der Cephalotaxeen? Das einzige Carpid und das doppelte Integument haben sie mit jenen gemein; die zum Theil noch reichblüthigen Ähren, die vorblattlosen weiblichen Blüthen, die 2 Pollensäcken mit den letzteren. Die Frage läuft darauf hinaus, ob bei den Vorfahren der Podocarpeen erst die Reduction auf ein Carpid oder zuerst die Reduction der Vorblätter stattfand. Ein sicheres Kriterium zur Entscheidung dieser Frage wüsste ich nicht anzugeben, doch ist mir die Abstammung der Podocarpeen von dem Zweige der Cephalotaxeen wahrscheinlicher; schon wegen der Analogie zwischen den Podocarpeen und den Dammareen. Diese letzteren stammen gewiss von einer Form mit vorblattlosen aber pleiocarpiden Blüthen (von der Art der *Cunninghamia*) ab, daher dürfte auch die Blüthe der Podocarpeen aus einer ähnlichen pleiocarpiden Blüthe (nach Art von *Cephalotaxus*) entstanden sein. Wenn aber, wie ich glaube, der Zweig der Taxeen ein isolirter alter Seitenzweig ist, ohne Zusammenhang mit dem Zweige der Podocarpeen, so wird sich die Spaltung des einfachen Integuments und die Reduction der weiblichen Blüthe auf ein Carpid zweimal auf dem Hauptaste der Taxaceen ereignen haben.

Die Familie der Araucariaceen hat gewiss schon bei den Proconiferen ihren Ursprung genommen, denn unter ihnen giebt es Gattungen, deren Charaktere nicht von den jetzigen Taxaceen abgeleitet werden können. Dahin gehört vor Allem die grössere Carpidenzahl bei manchen Taxodiaceen, bei *Sciadopitys*. Wir sahen zwar, dass z. B. die weibliche Blüthe der *Abietineen* im ersten entwicklungsgeschichtlichen Stadium grosse Übereinstimmung mit der

Blüthe von *Cephalotaxus* zeigt (zwei fertile und ein medianes steriles Carpid), doch muss man sich hüten, daraus zu schliessen, es könnten die Abietineen in nächster Nähe der Cephalotaxeen ihren Ursprung haben; vielmehr ist diese Übereinstimmung nur die Folge gleichartiger, jedoch zu verschiedener Zeit in verschiedenen Gruppen erfolgter Reduction der gemeinsamen urälterlichen Bildung. Ebensowenig könnten die mit so zahlreichen Pollensäcken begabten Staubblätter der Dammareen von den Staubblättern der Cephalotaxeen, die nur noch 2—3 Pollensäckchen behalten haben, abgeleitet werden. Noch weniger möglich wäre die Ableitung der pleiocarpiden Blüthen der Araucariaceen von den monocarpiden Taxeen oder Podocarpeen.

Die Stammform der Araucariaceen hat sich also aus einer Proconifere mit zahlreichen Carpiden etc. dadurch gebildet, dass zunächst wieder das ursprüngliche einfache Integument in zwei Integumente sich sonderte und dass nun das äussere Integument mehr oder weniger als Ligula verlaubte. Gleichzeitig oder bald darauf hat sich der Blüthenspross zum Symphyllodium gestaltet, indem die Ovular-Carpiden sich collateral stellten und ihre Ligulae, die als Derivate der äusseren Integumente ihre morphologische Oberseite gegen das Deckblatt gekehrt haben, in dieser Lage zur Fruchtschuppencrista verschmolzen, womit der ganze Blüthenspross zur Fruchtschuppe wurde. Die Fruchtschuppe war zunächst ziemlich frei vom Deckblatt, hing wenigstens nicht mehr als andere Achselsprosse mit ihm zusammen; jedenfalls war sie, und besonders ihre Crista, nach ihrem Ursprung aus äusseren Ovularintegumenten, noch weniger kräftig entwickelt, daher sie sehr bald von dem verhältnissmässig kräftigeren Deckblatt, so wie der Blüthenspross vieler Podocarpeen, auf ihm emporgehoben werden musste, besonders wenn eine Reduction der Blüthe in der Carpidenzahl eintrat und das Deckblatt auch noch eine Vergrösserung erfuhr. Hiermit war der Ursprung der Araucariaceen eingeleitet, welche ich daher, diesmal in Übereinstimmung mit *Eichler*, für eine sehr alte Tribus der Araucariaceen betrachten muss, womit auch die meistens noch erhaltene Vielzahl (theilweise sogar Zweireihigkeit) der Pollensäckchen ihrer Staubblätter harmonirt. Was die weiblichen Blüthen betrifft, so ist *Cunninghamia* (welche von *Eichler* wohl mit Unrecht zu den Taxodiaceen gestellt wird) mit ihren drei Carpiden, ihrer noch so schwach entwickelten und anfänglich wenigstens (nach *Siebold's* Abbildung) dreilappigen, auf ihren Ursprung aus drei äusseren Ovularintegumenten noch so deutlich hinweisenden Crista, so wie mit den anfänglich noch mehr aufrechten, erst später umgewendeten Eichen die älteste Araucariacee oder wenigstens der direkte Abkömmling eines ältesten Typus; den männlichen Blüthen nach, die nur drei bis vier Pollensäckchen besitzen, etwas fortgeschrittener.

Durch Reduction der Blüthe auf ein Carpid mit einfacher Ligula, welche sich aber etwas kräftiger ausbildete, bei frühzeitiger Umkehrung und Verwachsung des Ovulums mit dem Deckblatt entstand *Dammara*, mit totaler, fast spurloser Verschmelzung der Ligula mit dem Deckblatt *Dammara*.

In dem Hauptstamme bildete sich die Fruchtschuppe weiter aus, vergrösserte sich und verholzte, blieb aber noch zum grössten Theile frei vom Deckblatt. In diesem phylogenetischen Stadium zweigte sich der Abietineenzweig ab. Dass dieser Zweig alt ist, darauf deutet eben die Freiheit der Fruchtschuppe, dann auch die in einem Theile der Gattungen noch erhaltenen vegetativen Brachyblasten hin, die auf ginkgoartige Proconiferen zurückweisen.

Die Abietineen selbst sind aber ein jüngerer höherstrebender Endtrieb des phylogenetischen Seitenzweigs, da sie eine Reihe von Charakteren erlangt haben, durch welche sie sich von den älteren Stammformen unterscheiden. Solche sind: 1. die Reduction der Carpidenzahl auf nur 2 fertile, 2. Umkehrung der Ovula und ihre Verwachsung mit der Fruchtschuppe, 3. Reduction der Anthere auf 2 Pollensäcken, welche überdies dem Staubfaden angewachsen sind und nach aussen sich öffnen.

Nunmehr trat in der sich fortentwickelnden Hauptreihe eine grössere Verschmelzung der Fruchtschuppe mit dem Deckblatt ein. Als Descendenten geradester Linie der Hauptreihe in diesem Stadium müssen die Taxodien betrachtet werden, welche in mehrfacher Hinsicht mit den ersten Stammformen der Araucariaceen noch die meiste Übereinstimmung sich bewahrt haben; nämlich: 1. zahlreichere Carpiden in der Fruchtschuppe, 2. bei *Cryptomeria* die freieste Ausbildung der Ligulae in der ganzen Ordnung, 3. aufrechte Samenknospen bei den älteren Gattungen (den Eutaxodien), 4. zahlreichere Pollensäcken, bei *Taxodium* sogar zweireihig, nur bei *Arthrotaxis* auf 2 herabgesunken.

Eine durch ihre nur im ersten Stadium aufrechten, dann sich umkehrenden Ovula weiter abgewichene Untergruppe der Taxodien sind die Sequoien; unter den Eutaxodien aber weichen *Taxodium* und *Glyptostrobus* durch Reduction der Samen auf 2 (wie bei Abietineen) ab. Es scheint aber, dass damit nicht auch die Carpiden selbst auf 2 reducirt sein würden, denn der kerbig-geriefte obere Fruchtschuppentheil deutet wohl auf eine Zusammensetzung aus zahlreicheren Carpiden, von denen jedoch nur zwei fertil sind.

Schwierigkeiten verursacht die dem Verwandtschaftsgrade entsprechende richtige Einordnung der Gattung *Sciadopitys*, die man als eine Mittelform zwischen Abietineen und Taxodien bezeichnen muss. Mit den ersteren hat sie gemein: den Habitus des Zapfens; umgewendete, jedoch nicht angewachsene, und in anderer Weise geflügelte*) Samenknospen; zwei aussen aufspringende angewachsene Pollensäcken; die an *Pinus* erinnernden eigenthümlichen vegetativen Brachyblasten. Mit den Taxodien stimmt sie überein in der Mehrzahl der Carpiden und Samen (meist 7), in der Verwachsung der Fruchtschuppe mit dem Deckblatt. Ich glaube, diese Mittelstellung erklärt sich am besten, wenn man sie als ein Mittelglied zwischen den Typen der mit den Taxodien endigenden Hauptreihe und der Abietineen auffasst; sodass sich also *Sciadopitys* als ein am Zweig der Abietineen, aber tief am Grunde desselben, abgehendes Seitenzweiglein darstellt. Da nun *Sciadopitys* unmöglich mit den Abietineen selbst vereinigt werden kann, aber auch nicht ganz gut mit den Taxodien, so bleibt nichts übrig,

*) Entwicklungsgeschichtlich ist die Flügelmembran der Samen der Abietineen von den Samenflügeln der übrigen Coniferen, wie bekannt, weit verschieden; ich bin jedoch überzeugt, dass beide wesentlich homolog sind. Bei den Coniferen sind ja so vielfache Verschmelzungen im Zuge, und bei den Abietineen sind ja die Samenknospen in Folge der frühzeitigen Umwendung der Anlage der Fruchtschuppe mit einem grossen Theil einer Seite ihr „angewachsen,“ dass auch die Verschmelzung des Samenflügels mit der Fruchtschuppe nicht befremden kann. Indem sich der Samenflügel von der Innenseite der Fruchtschuppe ablöst, befreit er sich nur aus der anfänglichen Verschmelzung. Darin erblicke ich den zureichenden phylogenetischen Grund, wesshalb sich eben der Flügel von der Fruchtschuppe ablöst. Die Entwicklungsgeschichte entscheidet in dieser Hinsicht, wie bei allen uranfänglichen Verschmelzungen, gar nichts.

als sie zum einzigen Repräsentanten einer zwischen den Abietineen und Taxodien intermediären Tribus *Sciadopityeae* *Strasb.* zu erheben.

Die zweinadligen Brachyblasten von *Sciadopitys* müssen phylogenetisch von einem Brachyblasten von der Art der Kiefernkurzweige, sowie dieser wieder von einem offenen Kurzweig, wie bei *Larix* u. s. w., welcher mit den Brachyblasten von *Ginkgo* homolog ist, abgeleitet werden. Dagegen wendet aber *Delpino*, der sich eine ganz eigenthümliche Ansicht über die Doppelnadel von *Sciadopitys* gebildet hat (indem er sie gleich der Fruchtschuppe der Abietineen etc. für eine blosse Excrecenz des Tragblattes ansieht), ein, die Doppelnadeln könnten nicht von zweinadligen Kurzweigen der Kiefern hergeleitet werden, weil sie nur am Gipfel der Langtriebe stehen, die Kurzweige der Kiefern aber längs des ganzen Jahrestriebs; ausserdem könne der Zapfen von *Sciadopitys* nicht vom Zapfen einer Kiefer abstammen. Dies ist freilich ganz richtig, aber es wird Niemandem einfallen, *Sciadopitys* von *Pinus* herzuleiten; lässt ja doch *Sciadopitys* auf einen Vorfahren schliessen, der älter war als die Abietineen, aber offene vegetative Brachyblasten besass, aus denen durch Reduction die Doppelnadel entstanden sein muss, ebenso wie der zweinadlige Brachyblast der Kiefern aus dem offenen Kurzweig, den auch die Lärchen und Cedern besitzen. Damit wird auch das andere Argument *Delpino's* und überhaupt sein Widerspruch gegen die Kurztriebnatur der Doppelnadel hinfällig.

Es bleibt uns noch die Tribus der Cupressineen nach ihrem Ursprung zu betrachten. Ohne Zweifel ist dieser Ursprung in der Nähe der Taxodien anzunehmen, mit welchen sie eine grosse Übereinstimmung zeigen. Es haben sich die Cupressineen ganz zuletzt von den nächsten Vorfahren der Taxodien abgetrennt und in eigenthümlicher Weise weiter entwickelt. Die aufrechte Stellung der Ovula am Grunde oder in der Axille der Fruchtschuppe haben sie von den Vorfahren der Eutaxodien unverändert fortgeerbt, auch die Mehrzahl der Pollensäckchen unter dem unteren Rande des schildförmigen Staubblatts hat sich erhalten. Eigenthümlich ist den Cupressineen der Übergang aus der bisher allein herrschenden Spiralstellung der Carpiden und vegetativen Blätter in die 2—3zählige Quirlstellung, womit auch meist eine Reduction in der Zahl der Fruchtschuppen pro Zapfen verbunden war. Auch durch die immer sehr vollkommene Verschmelzung der, meist in der Dreizahl vorhandenen, Carpiden zur Fruchtschuppe und dieser mit dem Deckblatt, dann auch noch der Fruchtschuppen untereinander bei *Juniperus*, stellen sich die Cupressineen als ein am weitesten fortgeschrittener, höchststehender Seitenzweig der zu den Taxodien führenden Reihe dar. Eine Ausnahme würde nur *Actinostrobus* bilden, wenn es richtig ist, dass deren Fruchtschuppen von den zugehörigen Deckblättern ganz getrennt sind (*Parlatore*). Dann würde der Seitenzweig der Cupressineen, so wie derjenige der Abietineen, noch mit freier Fruchtschuppe beginnen, doch ist, wie bereits früher gesagt worden, bei *Actinostrobus* das Verhältniss des Deckblatts zur Fruchtschuppe noch nicht recht aufgeklärt.

Auch darin, dass die Cupressineen keine Brachyblasten mehr bilden und ihre männlichen Blüten und weiblichen Ähren zu beblätterten Langzweigen terminal stehen, zeigen sie einen äussersten Fortschritt und verhalten sich ähnlich den meisten Taxodien (ausgenommen *Taxodium* selbst).

Nach unserer phylogenetischen Darlegung müssen die Cupressineen im natürlichen System die oberste Stufe unter den *Araucariaceen* einnehmen; überhaupt ist die natürliche

Reihenfolge: 1. Araucariaceae, 2. Abietineae, 3. Sciadopityeae, 4. Taxodiaceae, 5. Cupressineae. Damit stimmt auch die von *Eichler* in „Natürl. Pflanzenf.“ gegebene Anordnung (mit einigen Correcturen, z. B. *Cunninghamia* betreffend) wohl überein. Dagegen schlug *Strasburger* in seinen Werken gerade den entgegengesetzten Weg ein und betrachtete gerade die Cupressineen als die ursprünglichsten Araucariaceen. Die meist so vollkommene Verschmelzung zwischen Fruchtschuppe und Deckblatt, die wir, wie überhaupt Verwachsungen, im allgemeinen als phylogenetisch später als wie freie, getrennte Ausbildung betrachten müssen, wäre nach *Strasburger* der ursprünglichere Zustand der Fruchtschuppe, und er meinte, dass die Fruchtschuppe als Achsenanschwellung bei den Cupressineen passiv vom Deckblatt mitgenommen und so wirklich zuerst erzeugt wurde. „Das Deckblatt nahm die Inflorescenzachse (d. h. Blüthe) einseitig mit in die Höhe und veranlasste so die Entstehung der discoiden Bildung. Diese Bildung hat sich auf die folgenden Gruppen vererbt und kommt nun auch dort zur Entwicklung, wo die äussere Ursache ihrer Entstehung zu wirken aufgehört hat.“ (Conif. S. 58). Nachdem aber die Fruchtschuppe kein Discus ist, so verliert diese ganze Vorstellung allen Halt. Die Fruchtschuppe braucht das Deckblatt nicht, um zu entstehen, sie ist vielmehr zuerst frei von ihm entstanden und ist erst später in innige Vereinigung mit ihm eingegangen. Dass sie zu ihrer Geburt den Beistand der Braktee nicht nöthig hat, bezeugen die Taxaceen, deren Arillus, von *Strasburger* anfangs ganz richtig als Homologon der Fruchtschuppe gedeutet, ganz frei vom Deckblatt sich bildet.

Zur Veranschaulichung der phylogenetischen Verhältnisse der Familien, Tribus und Subtribus der Coniferen, wie sie im Vorstehenden eruiert worden sind, könnte leicht ein genealogisches Schema oder Stammbaum construirt werden. Derselbe würde, wie nicht anders zu erwarten, manche Übereinstimmung mit dem Stammbaum, den *Strasburger* in Conif. und Gnetac. zu S. 264 entworfen hat, freilich aber auch manche wesentliche Abweichung von demselben aufweisen. So erscheinen in *Strasburger's* Stammbaum die Gnetaceen in direkter Verlängerung der Taxaceen, was, wie ich im folgenden Abschnitt zeigen werde, nicht möglich ist. Die Gnetaceen sind ein eigener Hauptzweig der Gymnospermen, welcher mit dem Coniferenzweige nur nach rückwärts zusammenhängt, niemals aber von den Taxaceen abgeleitet werden kann. Übrigens müssten, wenn Letzteres der Fall wäre, die Gnetaceen als eine Untergruppe der Taxaceen behandelt werden, wenn das Schema des Stammbaumes mit der Systematik in Harmonie sich befinden sollte. Die Annahme der Entstehung der Dicotyledonen am selben Hauptaste der Taxaceen ist ein noch grösserer Missgriff gewesen, den übrigens *Strasburger* selbst schon in Angiosp. und Gymnosp. S. 139 revocirt hat. Ferner ist es nicht thunlich, die Podocarpeen tiefer als die Taxeen vom gemeinsamen Aste sich abzweigen zu lassen, weil die Blüthensprosse der Taxeen weniger reducirt (mit Vorblättern versehen), daher älter sind. Was den Hauptast der Araucariaceen betrifft, so weiche ich von *Strasburger's* Schema besonders darin ab, dass ich die Abietineen nicht in den höchsten Gipfeltrieb versetzen kann, sondern als Seitenzweig den Cupressineen vorausgehen lassen muss, wovon der Grund in der verschiedenen Deutung der Fruchtschuppe und ihrer Entstehung, von der soeben die Rede war, zu suchen ist.

Die bisher noch ziemlich vage Abgränzung der beiden Familien der Coniferen (welche letzteren ich als Ordnung betrachte) lässt sich zum Schlusse prägnanter also geben:

1. Fam. Taxaceae. Carpiden monomer, daher auf einzelne zur Carpidenanlage terminale Ovula reducirt; Ovula entweder holochlamyd oder dichlamyd; das einfache Integument am Samen zweischichtig, aussen fleischig, von dem doppelten das äussere oft fleischige als Samenarillus, daher keine Fruchtschuppe oder Ligula vorhanden. Weibliche Blüten höchst selten (nur bei Ginkgo) zu Blättern eines offenen Brachyblasten axillär, sonst zu einer deckblättrigen reichblüthigen bis durch Reduction einblüthigen Ähre vereinigt. Fruchtsstände niemals holzige Zapfen, höchstens von fleischigen Deckblättern gebildete Beerenzapfen, oder überhaupt keine Zapfenbildung. Samen mehr oder weniger frei aus den Deckschuppen hervorragend.

2. Fam. Araucariaceae. Carpiden in der Anlage monomer mit terminalem Ovulum, dessen äusseres Integument verlaubt und als Ligula sich ausbildet, zu welcher das hemichlamyde (nur vom inneren Integument behüllte) Ovulum unterseitige Lage erhält. Ligulae in einer wie gewöhnlich pleiocarpiden Blüthe zur Fruchtschuppe verwachsen, welche entweder vom Deckblatt grösstentheils frei sich bildet oder, wie auch die einzelne Ligula einer monocarpiden Blüthe, dem Deckblatt mehr oder weniger (bisweilen vollständig) anwächst. Samen immer mit einschichtiger harter Samenschale. Weibliche Blüten immer in mehrblüthigen Ähren. Fruchtsstände echte holzige Zapfen, deren Schuppen vorzugsweise von den Deckblättern (Araucarieae) oder von den Carpiden resp. Fruchtschuppen (Abietinae) oder von beiden innig verschmolzenen Theilen gebildet werden; selten (nur Juniperus) durch Verwachsung solcher Doppelschuppen gebildete Beerenzapfen. Samen stets zwischen den Zapfenschuppen verborgen.

III. Die Gnetaceen.

Noch sind im Einklange mit den Coniferen vom Standpunkte der nunmehr gewonnenen Erkenntniss die Gnetaceen mehr summarisch zu besprechen. Die weiblichen Blüten besitzen wie bei den Taxeen ein terminales Ovulum; sie bestehen aus zwei (Ephedra, Welwitschia) oder drei (Gnetum) Hüllen, deren innerste den Ovarnucellus einschliesst. Über den morphologischen Charakter dieser drei Hüllen sind aber sehr verschiedene Ansichten geltend gemacht worden, von denen ich nur die neuesten und wichtigsten von *Strasburger* und *Eichler* in Betracht ziehen werde. *Strasburger* gelangte zuerst auf Grund der Entwicklungsgeschichte zu der Ansicht, die äusserste, verschiedenen Anzeichen zufolge aus zwei Blättern verschmolzene Hülle der Gnetaceen sei homolog mit der inneren oder einzigen Hülle (Integument) der Coniferen, welche er auch als aus zwei Blättern, aus zwei Carpiden verschmolzen, also als Fruchtknoten gedeutet hatte; er schrieb also auch den Gnetaceen einen Fruchtknoten zu. Ein Discus oder Arillus (der Taxeen) fehlte also den Gnetaceen; dafür kämen bei diesen die eine bis zwei inneren Hüllen als etwas Neues, bei den Coniferen nicht Dagewesenes, als Integumente hinzu. Nachdem er dann seine Auffassung der Coniferen dahin geändert hatte, dass die dort den Nucellus umgebende Hülle ein Integument sei, deutete er darnach auch die weibliche Blüthe der Gnetaceen um, unter Festhaltung der früher gefundenen Homologien; er erklärte demnach alle 2 oder 3 Hüllen für Integumente und die weibliche Blüthe der Gnetaceen wie die der Taxeen für ein auf das blosse Eichen reducirtes Gebilde. *Eichler* er-

kannte *Strasburger's* Homologie nicht an, sondern deutete die äussere Hülle als Perigon, die inneren 1—2 Hüllen als Integumente des fruchtblattlosen Ovulums. Ich konnte in meiner „Kritik“ auch bei den Gnetaceen von der Forderung nicht absehen, dass das Ovulum ein Fruchtblatt haben müsse, erklärte also, wie *Strasburger* früher, die äussere Hülle für einen gymnospermen bicarpellären Fruchtknoten (wobei freilich die Gymnospermie im strengen Wortsinne bei den Gnetaceen aufgehört hätte), die inneren Hüllen dann auch für Integumente. Den Fruchtknoten der Gnetaceen betrachtete ich als homolog den zwei obersten Schuppenblättern von *Taxus*, von welchen ich auch eines für das Fruchtblatt des Ovulum gehalten hatte. Diese Homologie war auch *Eichler* einleuchtend erschienen; weil er aber jene Schuppenblätter für sterile Hochblätter erklärt hatte, so war für ihn aus den Hochblättern ein Perigon hervorgegangen.

Nachdem ich nunmehr die Meinung, dass die obersten Schuppen unter dem Ovulum von *Taxus* Fruchtblätter seien, definitiv habe aufgeben müssen, stimme ich durchaus der *Eichler'schen* Auffassung, dass die äusserste Hülle ein Perigon sei, bei. Was die inneren Hüllen betrifft, so scheint es nach der Analogie mit den Taxeen am gerathensten zu sein, die innerste Hülle als ein (inneres) Integument, die mittlere von Gnetum aber als ein Aequivalent des Arillus oder als ein äusseres Integument aufzufassen. Indessen verlangt dieses, wie auch selbst der Nachweis des Perigons eine genauere erneute Prüfung. Hierbei müssen wir uns nicht nur auf die Analogie mit den Taxeen, sondern auch auf die Entwicklungsgeschichte und auf den Vergleich mit den männlichen Blüten stützen.

Den erfolgreichsten Vergleich verspricht die männliche Blüthe von *Welwitschia*, welche eigentlich hermaphrodit und am vollkommensten ausgebildet, im phylogenetischen Sinne wohl auch am vollkommensten erhalten ist, während alle übrigen männlichen und weiblichen Blüten mehr oder weniger reducirt worden sind. Von dieser männlichen *Welwitschia*-Blüthe ist ein besonderer Aufschluss über die männlichen wie über die weiblichen Blüten der Gnetaceen darum zu erwarten, weil sie noch ein wohlerhaltenes, wenn auch funktionsloses weibliches Organ enthält, und wir demnach, sobald die Homologien zwischen dieser Zwitterblüthe und den weiblichen Blüten klar geworden sind, erst entscheiden können, welche von den 2—3 Hüllen der rein weiblichen Blüten dem weiblichen Organ angehört, welche nicht.

Wenn dagegen *Strasburger* umgekehrt zuerst die weiblichen Blüten für sich untersucht und sie aus sich selbst zu deuten unternimmt, ohne auf die Zwitterblüthe von *Welwitschia* Rücksicht zu nehmen, so erklärt sich das damit, dass er die Diklinie der Gymnospermenblüthen für ursprünglich hält und den Hermaphroditismus der *Welwitschiablüthe*, die Bildung des funktionslosen weiblichen Organs für einen neuen Ansatz, und *Welwitschia* für einen höchstentwickelten Gymnospermentypus ansieht, von welchem aus zum Theile wenigstens die Angiospermen (andere von Gnetum und *Ephedra* aus) sich entwickelt haben mögen. Der nach S. 264 beigegebene Stammbaum der Gymnospermen ist denn auch von dieser Vorstellung beeinflusst. Auch *Eichler* stellt die Gnetaceen als höchste Gruppe der Gymnospermen, und unter diesen die Gattung *Welwitschia* als die höchststehende Gattung an das oberste Ende der Gymnospermen. Er äussert sich auch darüber, wie der Übergang von den Taxeen, welche er als die höchstgestellten Coniferen betrachtet hatte, zu den Gnetaceen gedacht werden könne. Dem entsprechend sagt er von den Coniferen: wie bei den Cycadeen beruht

auch hier die Geschlechtsdifferenzirung nicht auf Unterdrückung aus einem zwitterigen Grundplan, sondern auf ursprünglicher Verschiedenheit (Coniferae S. 41). Ich selbst war früher ebenfalls der Meinung, dass das weibliche Schlussgebilde von *Welwitschia* eine Neubildung in der männlichen Blüthe ist. („Flora“ 1874 pag. 61 des Separatabdr.). Da jedoch das weibliche Organ funktionslos ist, und solche Organe aus ehemals fungirenden abgeleitet werden müssen, so begreift man nicht, wie das doch ohne Zweifel für die entsprechende Funktion geschaffene Organ alsbald wieder seine Funktion verlieren konnte. *)

Aber es kann nicht sein, dass die Zwitterblüthe der *Welwitschia* aus einer rein männlichen entstanden ist, sondern umgekehrt die männliche (und auch die weibliche) Blüthe ist aus der Zwitterblüthe hervorgegangen, und zwar nicht bloss hier, sondern überall, auch im ganzen Bereiche der Angiospermen. Es ist ein Irrthum, wenn man glaubt — und man hat es vielfach geglaubt, — dass jemals aus einer eingeschlechtigen Blüthe phylogenetisch eine hermaphrodite Blüthe sich gebildet hätte. Das ist nur in Abnormitäten von atavistischem Werthe (*Populus*) möglich. Denn es ist ein phylogenetisches Grundgesetz, dass Differenzirtes nur aus Nichtdifferenzirtem hervorgehen kann, also auch die geschlechtlich differenzirten Blüthen aus geschlechtlich gleichartigen, d. i. also aus hermaphroditen Blüthen. Eine darauf gerichtete Betrachtung der Gefässkryptogamen bestätigt das phylogenetische Grundgesetz vollkommen und von allen Seiten. So gehen die überhaupt noch nicht geschlechtlich differenzirten Blüthen (*Equisetum*, *Lycopodium*) voraus; dann folgen die Zwitterblüthen mit geschlechtlich differenzirten Fruchtblättern (*Selaginella*, in weiterem Sinne auch *Isoetes*); eingeschlechtige (männliche) Blüthen kommen nur vereinzelt unter Reduction des weiblichen Geschlechts bei *Selaginella* vor. Näheres hierüber findet man in meiner kürzlich erschienenen Abhandlung „Über die Blütenstände der Cariceen“ (Sitzungsber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. 1889) S. 104 ff. (wo auf S. 105 Z. 5 von unten der Passus: „oder umgekehrt die männlichen unten, die weiblichen oben“, als auf einem Versehen beruhend, zu streichen ist). Was die Gymnospermen betrifft, so könnte man meinen, dass die geschlechtliche Differenzirung ihrer Blüthen bereits auf der Vorstufe der Gefässkryptogamen eingetreten ist, wenn — *Welwitschia* nicht mehr existirte. Die Erhaltung dieser antediluvianisch anmuthenden Pflanze ist darum so besonders werthvoll, weil sie den Beweis liefert, dass die geschlechtliche Differenzirung der Blüthen erst auf der Gymnospermenstufe stattgefunden hat, dass also die ersten Gymnospermen hermaphrodite Blüthen gehabt haben. Es hat sich jedoch bei den Gymnospermen eine frühzeitige Tendenz zur Trennung der Geschlechter in besonderen männlichen und weiblichen Blüthen entwickelt (welche bei den Angiospermen nur hier und da auf den verschiedensten Entwicklungsstufen auftrat, so dass das Gros der Angiospermen die Zwitterblüthen sich bewahrt hat). Die etwaigen wenigen hermaphroditen Urtypen sind ausgestorben und nur *Welwitschia* hat

*) Ich habe das in Flora l. c. so ausgedrückt, dass ich sagte: „bei *Welwitschia* nimmt die männliche Blüthe den ersten Anlauf zur Zwitterblüthe, die aber vorerst misslang.“ Ich bezeichnete das ausdrücklich als eine blosse Hypothese, die ich aber allerdings nicht aufgestellt hätte, wenn ich damals bereits in phylogenetischen Vorstellungen mehr versirt gewesen wäre. Der Fehler lag eben in dem von *Strasburger* und *Eichler* getheilten Irrthum, dass die Zwitterblüthe aus einer männlichen entstanden sei. Freilich ist, wenn man die erdrückend grosse Anzahl der Gymnospermen getrennten Geschlechts sieht und nur bei *Welwitschia* statt einer reinen Staubblüthe eine Zwitterblüthe, der Irrthum verständlich und darum auch sehr verzeihlich.

zur Freude des phylogenetischen Morphologen die Zwitterblüthe noch einigermaßen bewahrt, jedoch schon im Übergange in die männliche Blüthe, indem das weibliche Organ funktionslos geworden ist. Die weibliche Blüthe hat sich aus der Zwitterblüthe schon vollkommen, unter Verlust des Androeceums, herausgebildet oder differenzirt.

Da die Gnetaceen, ebenso wie die Coniferen, von cycadeenartigen Urygymnospermen (Archigymnospermen) abstammen — was wir noch in einem späteren Abschnitt zu erörtern haben werden, so muss *Welwitschia* ihre Zwitterblüthe von diesen Archigymnospermen erhalten haben. Die Cycadeen standen diesen zwar hypothetischen, aber mit Nothwendigkeit zu postulirenden Urtypen (welche wie die Cycadeen polymere Frucht- und Staubblätter besaßen) am nächsten, haben jedoch nicht nur ihre Blüthen, sondern sogar die ganzen Individuen geschlechtlich differenzirt (Dioecie). Ein anderer Hauptzweig der Archigymnospermen, der sich dann in die Urformen der Coniferen und der Gnetaceen spaltete, muss aber noch Zwitterblüthen besessen haben, welche er auf die älteste jetzt lebende Gattung *Welwitschia* übertragen konnte. In den beiden anderen Gnetaceengattungen wurde die Trennung der Geschlechter bereits perfekt, ebenso ist sie auch schon bei den ältesten Coniferen vor sich gegangen, so dass diese so wie die Cycadeen nur eingeschlechtige Blüthen in die jetzige geologische Periode herübergenommen haben.

Nach diesem Entwicklungsgange muss die im männlichen Geschlecht noch nicht völlig reducirte und differenzirte Zwitterblüthe der *Welwitschia* von massgebender Bedeutung sowohl für den Bau der übrigen rein männlichen als auch den der weiblichen Blüthen sein. Ihr Perigon besteht aus zwei alternirenden Blattpaaren und ist zweifelsohne aus früheren Hochblättern hervorgegangen; die zwei transversalen Blätter desselben sind untereinander noch frei, die zwei medianen aber bereits im unteren Theile in eine plattgedrückte Röhre verwachsen. Das Androeceum besteht ebenfalls aus zwei Blattkreisen, von denen der untere transversale zwei, der obere median-diagonale vier Staubblätter enthält.*) Dieselben verschmelzen congenital mit ihren Staubfäden bis zur halben Höhe in eine becherförmige Röhre. Sehr interessant und abweichend von den Antheren der Cycadeen sowohl wie der Coniferen sind hier die Antheren. Dieselben entsprechen einem terminalen dreizähligen Sporangiensorus, dessen etwas verschmolzene Sporangien (die Pollensäckchen) auf der Oberseite mit je einer Spalte aufspringen (die ganze Anthere daher auf dem Scheitel, da sich die drei Spalten im Mittelpunkte derselben vereinigen, mit einer 3schenkeligen Spalte), wodurch sie morphologisch vollkommen dem dreifächerigen, eigentlich aus 3 Sporangien verschmolzenen Sporangium von *Psilotum* gleichen. Die Staubblätter sind hier monomer, so wie die Fruchtblätter der Taxaceen, und desshalb tragen sie den männlichen trisporangischen Sorus ebenso terminal,

*) Dies nach *Strasburger's* ursprünglicher Auffassung, der ich unbedingt beipflichte. Zwar sollen nach *M'Nab* nur 2 transversale Staubblätter vorhanden sein, deren Primordien nachher in je 3 Specialanlagen zerfallen. Dass die Entwicklung diesen Anschein erzeugt, bezweifle ich gar nicht, ja es ist dies schon *Strasburger's* Figuren (Conif. Taf. XVIII. Fig. 3, 3b) zu entnehmen, es liegt hier jedoch eine congenitale Verschmelzung je zweier Anlagen des inneren Kreises mit je einer Anlage des äusseren vor, ähnlich wie bei *Fumaria*, wo *Eichler* auch nur zwei dreitheilige transversale Staubblätter aus der Entwicklungsgeschichte deducirt hat, welche Ansicht ich aus guten Gründen ebenfalls für unrichtig halte. *Strasburger*, der neben dem comparativen Morphologen noch zu sehr Genetiker ist, hat später (Angiosp. u. Gymnosp. S. 133) die Auffassung von *M'Nab* acceptirt.

wie die Carpiden der Taxaceen das Ovulum, den mit Indusium versehenen, aber auf ein Sporangium beschränkten (monangischen) weiblichen Sorus. Dass diese Deutung richtig ist, beweisen noch einleuchtender die Staubblätter von Ephedra und Gnetum. Bei Ephedra ist der Sorus nur bisporangisch, die Anthere nur 2fächerig, sonst wie bei Welwitschia gebildet, und so dem bisporangischen Sorus von Tmesipteris vergleichbar.*) Bei Gnetum ist dieser Sorus auf ein einziges terminales Sporangium (welches die ganze Anthere bildet) reducirt. Die Homologie dieses männlichen Fruchtblatts mit dem weiblichen der Taxaceen ist perfekt. Da das Androeceum von Gnetum zugleich auf nur zwei rechts und links stehende Antheren sich vermindert hat, so sind hier die beiden Staubblätter in besonders vollkommener Weise homolog den beiden auf ein Ovulum reducirten Carpiden von Ginkgo. Diese Homologie erleidet keinen Abbruch, wenn man mit Strasburger die Staubblätter von Ephedra und Gnetum als auf die blossen Sori (Antheren) reducirt und der verlängerten, filamentösen Blütenachse inserirt betrachtet, denn dann sind die Filamente, die noch bei Welwitschia wohl entwickelt waren, ebenso unentwickelt geblieben, wie die Basaltheile der Carpiden unter den zu ihnen terminalen Ovulis bei Cephalotaxus und gewöhnlich auch bei Ginkgo. Ich sehe aber nicht ein, weshalb die filamentöse Verlängerung der Blütenachse, welche bei Gnetum und Ephedra die Antheren trägt, durchaus axiler Natur sein müsste; denn es können hier ebenso gut monadelphische, congenital verschmolzene Staubfäden mit freien Antheren ausgebildet sein. Der Vergleich mit Welwitschia ist dem auch entschieden günstig, denn auch deren Staubfäden sind monadelphisch, freilich nicht so hoch bis zu den Antheren hinauf verschmolzen, auch nicht in ein centrales Säulchen, sondern in eine Röhre, was sich aber damit ganz natürlich erklärt, dass es bei Welwitschia nicht die letzten Blätter der Blüthe sind. Solche Vereinigungen der Staubfäden in den männlichen Blüthen zu einem terminalen und centralen, die Antheren tragenden Säulchen kommen ja auch bei Angiospermen, z. B. in der Gattung Myristica, bei gewissen Euphorbiaceen (Tetrapandra, Maprounea, Phyllanthusarten**) vor. Man hat zwar auch hier das Mittelsäulchen auf den entwicklungsgeschichtlichen Anschein hin manchmal für die verlängerte Blütenachse gehalten, doch zeigt der Vergleich mit nächsten Verwandten, deren Staubfäden ganz frei oder nur am Grunde verwachsen sind, dass diese Columella von den verschmolzenen Filamenten gebildet wird. Die Entwicklungsgeschichte steht derselben Auffassung auch für Ephedra und Gnetum nicht entgegen, denn die Antheren wölben sich aus dem gemeinsamen terminalen Primordium, welches oberwärts nicht mehr axil ist, frühzeitig hervor (Strasb. Conif. Tab. XIV. Fig. 4), sie erscheinen auf einem ganz kurzen Stielchen bereits ausgegliedert (ibid. Fig. 6, 8), das Filamentsäulchen wächst dann unter ihnen in die Höhe, wie die Ringmembran unter den anfangs fast ganz freien Filamenten bei Welwitschia und wie überhaupt immer die Filamente in Folge des basalen Wachstums des Staubblattes. Nachdem also die Columella aus den verschmolzenen Filamenten besteht, so ist es klar, dass wie bei Welwitschia der trisporangische Sorus, so bei Ephedra der bisporangische Sorus und bei Gnetum das einzelne Sporangium zum Filamente, also zum Staubblatt selbst, terminal gestellt ist.

*) Auch bei den Psiloteen ist der Sorus terminal zum Fruchtblatt, worauf ich später noch zu sprechen kommen werde.

**) Ich habe sie in Pringsheims Jahrb. XI. 1. (Tetratologische Beiträge etc.) bereits besprochen.

Das Filamentsäulchen von *Gnetum* und von *Ephedra altissima*, welches nur zwei Antheren am Gipfel trägt und von zwei Gefässbündeln durchlaufen wird, lässt sich auch mit der Doppelnadel von *Sciadopitys* vergleichen; die beiden Endlappchen der letzteren entsprechen völlig den beiden Antheren. Es besteht nur der eine Unterschied, dass dem Mittelsäulchen noch das zweiblättrige Perigon vorausgeht; würde dieses abstirnen, wie ja bereits im Vergleiche mit *Welwitschia* ein transversales Perigonblattpaar abstirnt ist, so erhielten wir ein zum Deckblatt axilläres Doppelblatt ganz von der Art der Doppelnadel. Interessant ist in dieser Beziehung der Umstand, dass die Antheren von *Ephedra* nicht apical bleiben, sondern durch ein vorherrschendes Wachstum der Rückseite frühzeitig auf die Vorderseite dem Deckblatt gegenüber rücken (*Strasb. Conif. Taf. 15, Fig. 29, 35*), was auf eine Orientierung der Staubblätter gegen das Deckblatt (nicht zur eigenen Blütenachse) hinweist; ebenso wie die zwei Blätter in der Doppelnadel (und in jedem *Symphyllodium*) mit den Oberseiten nicht gegen eine gemeinsame Sprossachse, sondern gegen ihr Deckblatt gerichtet erscheinen.

Dass die monomeren Staubblätter der *Gnetaceen* mit ihrem terminalen Pollensäckchen *soroni* von den bereits früher besprochenen Staubblättern der *Cycadeen* wesentlich verschieden sind, bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung. Aber auch zwischen den Staubblättern der *Coniferen* und denen der *Gnetaceen* besteht eine bedeutende morphologische Verschiedenheit, welche es auch nicht gestattet, beide Ordnungen aus einander abzuleiten, wie es wohl gesehen ist. Denn die Antheren der *Coniferen* tragen ihre Pollensäckchen nicht terminal, sondern sublateral, und es ist immer ein vegetativer terminaler Theil über ihnen entwickelt, die Crista oder das Schildchen, welche zwar auch stark verkümmern kann, wie bei *Ginkgo* und noch mehr bei *Torreya*, ohne dass damit die auch stets mit dem Scheitel nach abwärts gerichteten, darum auch mit seitlichen Spalten aufspringenden Pollensäckchen jemals terminal würden. Die Staubblätter der *Coniferen* sind eben nicht monomer, und aus den Staubblättern der *Archigymnospermen*, zwar vereinfacht, aber ohne Reduction auf ein einziges Blattglied, hervorgegangen. Diese durchgreifende morphologische Verschiedenheit der Staubblätter der *Coniferen* und der *Gnetaceen* hat *Strasburger* nicht erkannt. Er meint (*Conif. u. Gnet. S. 140*), die Verschiedenheit der Antheren sei bei näherer Erwägung nicht so bedeutend, denn thatsächlich entspreche ja jede Anthere der *Gnetaceen* einer auf ihre Fächer reducirten Anthere, wie bei *Taxus* (hier doch wohl nicht, da das Schildchen ganz wohl entwickelt ist; ausser nach dem täuschenden Anschein der Entwicklungsgeschichte), *Ginkgo* u. s. w. ähnliches vorkommt. „Die Entwicklungsgeschichten genannter Antheren stimmen bis ins Einzelne überein, und haben wir hier die nämliche Scheidewandbildung, die nämliche Grenzscheit, Pollenmutterzellbildung und Theilung, dieselbe Epidermis etc. wieder gefunden.“ — Dass die Entwicklungsgeschichte in allen diesen Punkten übereinstimmt, ist natürlich, sind es ja doch dieselben Sporangien, vererbt von denselben Vorfahren, den *Archigymnospermen*, aber sie beweist nichts in Betreff der morphologischen Gleichartigkeit. Hier ist nur der comparativ-morphologische Gesichtspunkt massgebend, und von diesem ergibt sich, dass die Anthere der *Gnetaceen* ein zum monomeren Staubblatt terminaler Sorus ist, der auch auf ein einzelnes Sporangium reducirt werden kann (*Gnetum*), dass aber die männlichen Sporangien der *Coniferen* laterale oder sublaterale monangische Sori auf einem polymeren Staubblatt repräsentiren. Die

gleichartige sonstige Entwicklungsgeschichte kann diesen morphologisch und phylogenetisch wichtigen Unterschied nicht aufheben.

Das weibliche Organ im Centrum der unvollkommenen Zwitterblüte der *Welwitschia* ist von den Gymnospermisten stets für ein nacktes Eichen erklärt worden. *Strasburger* betrachtete anfangs (Conif. u. Gnetac.) die Hülle dieses Eichens so wie bei den Coniferen als Fruchtknoten; ich habe diese Deutung auch noch in meiner „Kritik“ festgehalten, nachdem ich mich von der Gymnospermie der Coniferen durch die Zapfenabnormitäten überzeugt hatte. Ich hielt daran fest, weil ich den Grundsatz nicht aufgeben konnte, dass ein Ovulum ohne Carpid nicht möglich ist, es wäre denn, dass das Carpid desselben abstirbt wäre, wofür aber bei den Gnetaceen nicht der geringste Anhaltspunkt gegeben war. Hiernach wären die Gnetaceen keine echten Gymnospermen mehr und von den Angiospermen nur durch den Mangel einer Narbenbildung am Fruchtknoten und die abweichende Art der Pollenbestäubung verschieden. Mit dem Nachweise der monomeren Ovular-Carpiden bei den Coniferen ist auch für die Gnetaceen ein neuer Gesichtspunkt eröffnet. Dass das in der Blüte terminale Ovulum von *Welwitschia* mit dem terminalen Ovulum von *Taxus* homolog ist, und dass sich der Mangel eines daneben oder um das Ovulum herum gebildeten besonderen Carpids in derselben Weise wie bei den Taxeen erklärt, ist bei der Verwandtschaft dieser Pflanzen nicht zweifelhaft. Doch unterscheidet sich das Eichen von *Welwitschia* durch sein einfaches Integument, welches eine carpidenartige Ausbildung erhalten hat, indem es einen Griffel mit papillöser Narbe nachahmt. Seiner Zartheit und späteren Ausbildung (in den weiblichen Blüten) nach scheint es dem einfachen Integument der Araucariaceen eher als dem unecht einfachen Integument der Cephalotaxeen zu entsprechen, was weiterhin noch klarer festzustellen sein wird.

Ich darf nicht verschweigen, dass *Delpino* bereits die richtige Ableitung des monomeren Carpids der Gnetaceen, in der Weise, wie wir sie für die Taxaceen bereits kennen gelernt haben, aus dem polymeren Carpid der Cycadeen in seiner Idee ziemlich richtig erfasst und als notwendige Hypothese hingestellt hat. Nachdem derselbe in seiner *Applicazione* etc. auf S. 32 die Vorfahren der Gnetaceen in Übereinstimmung mit meiner Auffassung als nothwendiger Weise hermaphrodit bezeichnet hatte, sagt er weiter ungefähr dieses: „Diese Stammform musste normale pleurosperme und mehreilige Carpiden, wie z. B. auch *Cycas*, besitzen, und muss sich bei der Entstehung der Gnetaceen aus einer solchen Form etwas Ähnliches wie bei der Entstehung der Taxeen ereignet haben, dass nämlich das Carpid nach und nach bis auf ein einziges Ovulum abortirte, in Folge dessen dieses Ovulum auf die Blütenachse gelangt ist.“ *Delpino* nennt dies eine „uniovulazione assospermica“ und bezeichnet die Gnetaceen als „axo-pleurospermae“. Die Ableitung ist richtig und stimmt mit der von mir gegebenen Ableitung gut überein; darin aber besteht *Delpino's* Irrthum, dass er das Ovulum der Taxineen (und überhaupt der Taxaceen) nicht auch in dieser Weise vom polymeren „pleurospermen“ Cycadeencarpid ableitet, sondern aus dem angeblichen antispermen Carpid, welches er überhaupt den Coniferen zuschreibt, wesshalb er den Taxeen (zu welchen er mit Unrecht auch *Cephalotaxus* stellt) den Namen „axo-antispermae“ giebt.

Von der völlig aufgeklärten Zwitterblüte von *Welwitschia* ausgehend, werden wir jetzt auch die weibliche Blüte der Gnetaceen viel sicherer deuten können, als dies lediglich auf Grund der einer Deutung selbst bedürftigen Entwicklungsgeschichte möglich war. Die

weibliche Blüthe geht aus der hermaphroditen zunächst durch Schwinden des Androeceums hervor, dann können allerdings auch noch andere Reductionen stattfinden. Die weibliche Blüthe von *Welwitschia* musste also zunächst im Centrum ein monochlamydes Ovulum innerhalb eines Perigons aus zwei Blattpaaren besitzen. Nun ist aber thatsächlich nur ein, völlig verschmolzenes, Blattpaar vorhanden, die äussere Hülle nämlich, und diese entspricht, da ihre Blätter transversal stehen, dem äusseren Perigonkreise der Zwitterblüthe der *Welwitschia*. Es ist also in der That in der weiblichen Blüthe eine weitere Reduction eingetreten, indem das zweite, mediane Blattpaar der Zwitterblüthe ablastirt ist. Ist ein solcher Ablast irgend unwahrscheinlich? Gewiss nicht, denn auch in der männlichen Blüthe von *Ephedra* und *Gnetum* ist ein Ablast im Perigon nicht zu bezweifeln, hier freilich ein Ablast des transversalen Blattpaares, was auch *Strasburger* ausdrücklich anerkannt hat. Die Flügel an den Perigonblättern der weiblichen Blüthe der *Welwitschia* finden daher in der That ihr Gegenstück und, wie wir sagen können, ihren ersten Ansatz in dem schmal geflügelten Kiele auf dem Rücken der unteren transversalen Perigonblätter der Zwitterblüthe, was schon *Hooker* ganz richtig hervorgehoben hat. Überhaupt stimmt die Auffassung der beiderlei Blüthen der Gnetaceen, zu der wir hier auf Grund eines von richtigen Praemissen ausgehenden Vergleiches gelangen müssen, vollständig mit jener überein, welche sich bereits *Hooker* gebildet hatte.

Ein Fruchtknoten kann die äussere Hülle der weiblichen Blüthe von *Welwitschia* nicht sein (auch *Strasburger* hat diese Meinung bereits aufgegeben), aber noch weniger ein äusseres Integument des terminalen Ovulums. Denn die äussere Hülle entsteht zuerst und, nachdem sie bereits eine respectable Grösse erlangt hat, beginnt die Anlage der inneren Hülle oder des Integuments (*Strasb.* Conif. Taf. XVIII. Fig. 16, 17). Wenn irgendwo der Entwicklungsgeschichte eine gewichtige Stimme gebührt, so ist es hier. Diese lehrt aber, dass das äussere Integument in der Regel später als das innere angelegt wird, oder wenn auch nach *Warming* (De l'ovule) das äussere Integument um ein wenig früher angelegt wird, so kommt bei ihm doch ein so bedeutendes Vorseilen, wie es die äussere Hülle der weiblichen Gnetaceenblüthe zeigt, nirgends vor, auch überholt selbst in jenen ersten Fällen das innere Integument im Wachstum sehr bald das äussere. Ausserdem kann ein äusseres Integument nicht aus zwei Blättern verschmolzen sein, wie das für die äussere Hülle bei *Welwitschia* und bei den anderen Gnetaceen durch *Strasburger* selbst entwicklungsgeschichtlich und anatomisch nachgewiesen worden ist. Die Gefässbündel in der Hülle kehren auch, wie es scheint, ihre Tracheen nach innen, während sie im äusseren Integument umgekehrt situiert sein müssten. Wenn also die äussere Hülle weder Fruchtknoten noch Integument sein kann, so bleibt nur die Möglichkeit, dass es ein Perigon ist, übrig. So führt hier die Entwicklungsgeschichte (und Anatomie) zu demselben Resultat, wie die vergleichende Ableitung der weiblichen Blüthe aus der ursprünglicheren Zwitterblüthe; das Resultat selbst erscheint somit doppelt gefestigt.

Die weibliche Blüthe von *Ephedra* ist nicht wesentlich von jener von *Welwitschia* verschieden. Dagegen unterscheidet sich jene von *Gnetum* durch die Anwesenheit einer dritten mittleren Hülle, welche meist für ein zweites, äusseres Integument erklärt wird. Dagegen deutet sie *Beccari* als ein inneres Perigon, homolog dem inneren Perigonkreis der Zwitterblüthe von *Welwitschia*, und *Delpino*, der eigenthümlicher Weise die mittlere *Gnetum*-Hülle

mit der äusseren von *Welwitschia* und *Ephedra* identifizirt, stellt die Hypothese auf, dass alle drei von ihm für homolog gehaltenen Hüllen aus dem Androeceum der Zwitterblüthe von *Welwitschia* unter Verlust der Antheren sich herleiten (un urceolo androceale decapitato), also staminodialen Charakter haben. Gegen die letztgenannte Hypothese ist zu bemerken, dass die zarte mittlere Hülle von *Gnetum*, die kreisförmig angelegt wird, und in den sterilen weiblichen Blüthen in den androgynen Blütenständen derselben Gattung äusserst rudimentär auftritt, so dass ihre Existenz früher von *Strasburger* in Abrede gestellt wurde, mit der derben äusseren Hülle von *Ephedra* oder der zweiflügligen Hülle von *Welwitschia* nicht gut identifizirt werden kann, und dass überhaupt für den staminodialen Charakter der mittleren Hülle kein plausibler Wahrscheinlichkeitsnachweis erbracht ist und auch kaum erbracht werden könnte. Beachtenswerther ist die Ansicht, nach welcher die mittlere Hülle von *Gnetum* dem inneren Perigon der vollständigen Zwitterblüthe von *Welwitschia* entspräche; wäre dies richtig, so würde sich die weibliche Blüthe von *Gnetum* aus jener Zwitterblüthe durch blosses Schwinden des Androeceums ableiten und bestände zwischen ihnen eine sehr genaue Homologie. Dies innere Perigon wäre bei *Gnetum* bereits im Schwinden, daher so zart, in dessen sterilen weiblichen Blüthen bereits fast ganz, bei *Welwitschia* und *Ephedra* völlig abortirt, so wie in den männlichen Blüthen dieser zwei Gattungen umgekehrt das äussere Perigon ablastirt.

So verlockend aber diese Ansicht auch sein mag, kann sie doch schwerlich jenen Gründen Stand halten, welche zu Gunsten der Deutung der mittleren Hülle als äusseres Integument sprechen. Dafür spricht schon die Entwicklungsgeschichte. Die beiden inneren Hüllen von *Gnetum* entstehen so rasch nach einander an demselben centralen Höcker, werden einander bald so ähnlich (*Strasb.* Angiosp. Taf. XII. 47, 48, Taf. XIII. 49), dass sie sich ganz wie Integumente eines Ovulums, wie zwei zu einander gehörende Theile verhalten. Die Zugehörigkeit der mittleren Hülle zum Ovulum äussert sich auch darin, dass sie in den weiblichen Blüthen der androgynen Blütenstände von *Gnetum*, deren Ovulum steril, also nicht vollkommen entwickelt wird, abortirt, während der Abort des inneren Perigons bei diesen Blüthen unerklärlich wäre. Von Bedeutung ist ferner eine von *Strasburger* erwähnte Abnormität, welche „die Zusammengehörigkeit der beiden inneren Hüllen und ihr Verhältniss zur äusseren Hülle in schönster Weise demonstirte.“ Es hatte sich nämlich in dieser Bildungsabweichung (Conif. Taf. XXI. Fig. 30) „das Stielchen der Samenknospe“, nämlich der unter der mittleren Hülle gelegene „axile“ Theil bedeutend gestreckt und die beiden inneren Hüllen nebst Nucellus der verhältnissmässig klein gebliebenen Samenknospe emporgehoben, was entschieden mehr für die Zugehörigkeit der mittleren Hülle zum Ovulum als zur äusseren Hülle, dem Perigon, spricht. Endlich ist auch die ungleiche Ausbildung der äusseren und mittleren Hülle zur Fruchtreife, das Fleischigwerden des Perigons und das Verholzen der mittleren Hülle von einigem Belang.

Die etwas frühere Anlage des äusseren Integuments ist zwar ungewöhnlich, doch hat, wie schon bemerkt, auch *Warnung* analoge Abweichungen von der Entwicklungsregel bei Angiospermen beobachtet. Die gewöhnliche basipetale Anlage der Integumente entspricht zwar der gewöhnlichen Entwicklung eines Blattgliedes (welche Bedeutung dem Ovulum ganz entschieden zukommt) und überhaupt eines Blattes; aber so wie es zusammengesetzte Blätter giebt, deren Theilblättchen statt basipetal acropetal angelegt werden, so kann auch dann und

wann das Blattglied seine beiden untergeordneten Glieder, die Integumente, in acropetalar Folge bilden. Daraus folgt aber nicht, dass dann auch die äussere Hülle bei *Gnetum* ebenfalls ein Integument sein könnte, weil erstens drei Integumente ganz ohne Beispiel wären und weil zweitens zwischen der Anlage der äusseren Hülle und der mittleren ein so langer Zeitintervall liegt und die erstere zur Zeit der Anlage der mittleren Hülle bereits so sehr herangewachsen ist (*Strasb. Angiosp. Taf. XII. Fig. 45, 47*), dass damit die Annahme einer Zugehörigkeit der äusseren Hülle zum Ovulum als drittes Integument hinreichend widerlegt wird. Dies ist bereits von *Eichler* (Weibl. Blüten S. 29 (1046)) mit Recht hervorgehoben worden.

Wenn somit die Deutung der mittleren Hülle von *Gnetum* als äusseres Integument hinlänglich festgestellt erscheint, so folgt daraus für die beiden anderen Gattungen, dass bei diesen das äussere Integument nur unterdrückt ist. Die sterilen weiblichen Blüten von *Gnetum* mit ihrem rudimentären „Arillus“ machen den Übergang dazu. Denn das einzige Integument von *Welwitschia* und *Ephedra* ist seinem ganzen Baue nach unzweifelhaft homolog dem inneren Integument von *Gnetum*, was bereits *Blume* richtig erkannt hat. Aus der früheren Anlage des äusseren Integuments von *Gnetum* den Schluss zu ziehen, dieses müsse mit dem einzigen Integument von *Ephedra* homolog sein, ist unzulässig, weil dabei die Möglichkeit des Abfalls des äusseren Integuments bei *Ephedra* nicht in Betracht gezogen wird. Die Argumentation *Strasburger's* (Conif. S. 112, 113) für die Homologie des einzigen Integuments von *Ephedra* mit dem äusseren von *Gnetum* wird damit hinfällig, so wie bereits der Nachweis des rudimentären äusseren Integuments der sterilen weiblichen Blüten von *Gnetum* das gleiche Raisonement auch in Betreff dieser Blüten schlagend widerlegt hat.

Das weibliche Organ der *Gnetaceen* ist also, um das Ergebniss zusammenzufassen, ebensowohl monomeres Carpid wie Ovulum, ganz wie bei den *Taxaceen*, und terminal zur Blütenachse wie bei den *Taxeen*. Ursprünglich dichlamyd (wie bei den *Taxeen*), hat es sich noch bei *Gnetum* so erhalten, ist aber bei *Welwitschia* und *Ephedra* durch Abfall des äusseren Integuments hemichlamyd geworden. Dabei existiert bei den *Gnetaceen* eine morphologische Übereinstimmung zwischen den weiblichen und männlichen Fruchtblättern, wie sie weder bei den *Cycadeen* noch bei den *Coniferen* gefunden wird. Beiderlei sexuelle Phyllome sind hier nämlich auf ein einziges Blattglied reducirt (monomer), daher mit terminalem, und zwar mono- bis triangischem Sorus; die männlichen mit 2—3 mehr verschmolzenen Sporangien (Pollensäcken), zuletzt (bei *Gnetum*) mit einem einzigen endständigen Pollensäcken, die weiblichen stets nur mit einem terminalen Sporangium (Nucellus), welches sich von dem nackten männlichen Sporangium von *Gnetum* ausser dem Geschlechtscharakter nur durch die Bildung seiner Hüllen (Integumente) unterscheidet.

IV. Allgemeine Phylogenie der *Gymnospermen* und deren Beziehungen zu den Gefässkryptogamen.

Die *Coniferen* und die *Gnetaceen* weisen durch ihre Carpiden und Staubblätter auf cycadeenartige Stammformen mit polymeren Sexualblättern zurück, von welchen auch die *Cycadeen* als nähere Verwandte ihren Ursprung genommen haben. Diesen ausgestorbenen

Urtypus der Gymnospermen (Archigymnospermen) stelle ich mir cycadeenartig, resp. farnartig, mit vielgliedrigen Blättern, wie sie die Cycadeen und Farne besitzen, und mit einer terminalen Zwitterblüthe vor; diese Blüthe im unteren Theile über den sterilen brakteenartigen Blättern aus zahlreichen Staubblättern, im oberen Theile aus zahlreichen weiblichen Fruchtblättern bestehend. Die Sexualblätter mussten in beiden Geschlechtern ähnlich gebaut sein, nämlich wie die Fruchtblätter der Gattung *Cycas* fiederspaltig, mit theilweise (im unteren Blatttheil) als Ovula resp. als Pollensäcken oder 2—3zählige Gruppen von Pollensäcken ausgebildeten Blattgliedern (Seitenabschnitten).

Indem die Blüthen sich geschlechtlich differenzirten, und zwar auf verschiedenen Individuen verschieden (Dioecie), und die Staubblätter mit entsprechender Gestaltveränderung ihre Pollensacksorte nach der Unterseite verlegten (in der bereits besprochenen Weise), gingen aus den Archigymnospermen mit der geringsten sonstigen Abänderung des Urtypus die Cycadeen hervor, zunächst *Cycas*, dann die Zamieen.

Anderseits gingen bei anderen Archigymnospermen eingreifendere Veränderungen in den vegetativen Theilen und in den Blüthen vor sich. Von den Sexualblättern wurden zunächst die weiblichen Fruchtblätter auf die monomere Bildung, also auf blosse Ovula, reducirt. Hiemit entstand eine Gruppe von Übergangsformen, als Ausgangspunkten der Coniferen und der Gnetaceen, die immer noch, der letzteren wegen, mit Zwitterblüthen begabt sein mussten. Die Stammform der Coniferen behielt die vielgliedrigen Staubblätter mit sterilem Gipfeltheile (Crista) bei, die der Gnetaceen ging darin noch weiter, dass sie auch die archigymnospermen Staubblätter monomer reducirt. Die geschlechtliche Differenzirung der Blüthen muss gleich bei den ersten Coniferen (Proconiferen) erfolgt sein; dieselben mussten noch immer, wenigstens die männlichen, reichblättrig gewesen sein, im Gynoeceum mag bald eine Reduction auf eine geringere Blätterzahl stattgefunden haben. Die Stammform der Gnetaceen dagegen reducirt noch innerhalb der Zwitterblüthe ihr Androeceum auf eine bestimmte geringere Zahl von Staubblättern und ihr Gynoeceum sehr bald auf ein einziges Ovular-Carpid. Eine solche Blüthe nahm noch *Welwitschia* in die Gegenwart mit herüber, bildete sie aber theils durch Verkümmern des Gynoeceum in die der Function nach männliche Blüthe, theils unter Verlust der Staubblätter in die weibliche Blüthe um. Durch völligen Abfall des Ovulums prägten *Gnetum* und *Ephedra* die männliche Blüthe noch schärfer aus.

Die in dem vorhergehenden Abschnitt hervorgehobene vollständige Übereinstimmung zwischen den monomeren männlichen und weiblichen Fruchtblättern, im Vereine mit der Erhaltung der ursprünglichen Zwitterblüthe in der ältesten Gnetaceengattung *Welwitschia*, erlaubt mit grosser Wahrscheinlichkeit den phylogenetischen Schluss, dass sich die Gnetaceen neben den Coniferen ganz selbständig von den Archigymnospermen abgetrennt haben müssen. Es ist daher ein Irrthum, wenn sie so allgemein als ein von den Taxeen sich herleitender jüngerer Zweig der Taxaceen angesehen werden. Die Taxeen sind nur ein in der weiblichen Blüthe analog reducirter, in der Coniferenordnung tiefstehender und darum auch den Gnetaceen näherstehender Seitenzweig der Coniferen, von welchen die Gnetaceen aus zwei Gründen keineswegs abstammen können: weil weder die Zwitterblüthe der *Welwitschia* von den bereits vollkommen getrenntgeschlechtigen Blüthen der Taxeen abgeleitet werden kann, noch auch

das monomere Staubblatt der Gnetaceen mit terminalem 3—1zähligem Pollensackcorus von dem schildförmigen, mit unterseitigen monangischen Soris begabten Staubblatt der Taxeen.

Die Gnetaceen sind gerade darum von grossem phylogenetischen Interesse, weil sie die einstige Existenz solcher Vorahren erkennen lassen, welche in beiden Geschlechtern gleich gebaute, jedoch polymere Fruchtblätter (Carpiden und Staubblätter) besaßen. Im weiblichen Geschlecht zeigt uns noch die den Archigymnospermen nächstverwandte *Cycas* diese polymeren, also fiederspaltigen oder wenigstens gezähnten Fruchtblätter, deren unterste randständige Blattglieder eben als Ovula ausgebildet oder metamorphosirt*) sind. Ebenso wie aus diesen polymeren Fruchtblättern die monomeren Carpiden der Gnetaceen (wie auch der Coniferen, zunächst der Taxaceen) entstanden sind, ebenso müssen auch die monomeren Staubblätter der Gnetaceen durch Reduction aus ähnlichen polymeren Staubblättern hervorgegangen sein, welche an Stelle seitlicher Blattglieder Pollensäckchen, und zwar diese einzeln oder zu 2—3 beisammen stehend, trugen.

Man wird vielleicht ein solches Staubblatt für ein Phantasiegebilde erklären, obwohl es mit logischer Konsequenz aus dem eingliedrigen Staubblatt der Gnetaceen deducirt worden ist, und obwohl es, weil eine ursprüngliche Gleichheit der Sexualblätter beiderlei Geschlechts angenommen werden muss, ebenso auch nach den weiblichen Fruchtblättern von *Cycas* construirt werden kann. Aber ein ganz ähnliches, wenigstens nach demselben Prinzip gebildetes Blatt existirt noch auf der Kryptogamenstufe vorgebildet, nämlich das Blatt der Ophioglosseae, freilich nur als fruktifikativer ventraler Abschnitt eines zur Hälfte (im Dorsaltheil) vegetativen Blattes. Denken wir uns aber das ganze Blatt der Ophioglosseae nur reproduktiv gebildet, ohne den vegetativen Spreitentheil, also mit zwei randständigen Reihen von Sporangien, und diese in Microsporangien oder Pollensäckchen geschlechtlich differenzirt, so erhalten wir ein Fruchtblatt resp. Staubblatt, welches dem weiblichen Fruchtblatt von *Cycas* in morphologischer Hinsicht vollkommen gleich gebaut ist. Jedes einfache Randsporangium als Aequivalent eines Randzipfels kann sich natürlich auch in eine Gruppe von 2—3 Sporangien verzweigen, nach dem Typus von *Botrychium*, nur etwas einfacher; so entsteht ein Staubblatt, wie wir es für die Archigymnospermen, rein deduktiv von den Gnetaceen (*Welwitschia*, *Ephedra*) zurückschliessend, postuliren mussten.

Bereits in meinen „Teratologischen Beiträgen zur morphologischen Deutung des Staubgefässes“ (*Pringsheim's* Jahrb. XI. H. I) habe ich darauf hingewiesen, dass sowohl die bilamellare Anthere als auch das normale, die Eichen am Blattrande tragende Carpid der Angiospermen deren (natürlich nicht unmittelbare) Abstammung von ophioglosseanartigen Kryptogamen bezeugen. Ich meinte damals, dass die Gymnospermen aus einer anderen Gruppe der Gefässkryptogamen abzuleiten wären als die Angiospermen (wegen der blattunterseitigen Stellung der Pollensäckchen bei den Coniferen und Cycadeen). Der Gang der gegenwärtigen Untersuchung und Betrachtung führte aber dahin, die mit Nothwendigkeit postulirten cycadeenartigen oder farnartigen Archigymnospermen ebenfalls an die Ophioglosseae anzuschliessen,

*) Dieser Ausdruck ist nicht im Sinne der Phylogenie, sondern im Sinne der einzelnen individuellen Ontogenie zu verstehen, insofern die vegetativen Blätter früher als die reproductiven gebildet werden. Phylogenetisch war umgekehrt das Sporangium früher und hat sich in die vegetativen Blätter oder Blattglieder metamorphosirt.

und dieses Ergebniss ist insofern von Werth, als es eine gemeinsame Wurzel der Gymnospermen und der Angiospermen auf der kryptogamen Vorstufe erkennen lässt, und die Möglichkeit und sogar Wahrscheinlichkeit der monophyletischen Abstammung der heutigen Gymnospermen und der Angiospermen aus gewissen zwar hypothetischen, aber nicht zu bezweifelnden Urphanerogamen sehr nahe legt.

Die Gymnospermen und die Angiospermen besitzen also auch nur nach rückwärts einen genetischen Zusammenhang. Weder von den Cycadeen, noch von den Coniferen oder Gnetaceen können irgendwelche Angiospermen ihren Ursprung genommen haben. Dies verbietet der gänzlich verschiedene Bau der Antheren, und was die Coniferen und Gnetaceen betrifft, auch deren monomere Ovularcarpiden, aus denen unmöglich ein Angiospermen-Fruchtknoten mit carpidenrandständigen Eichen entstehen konnte.

Strasburger war ursprünglich (Conif. u. Gnet.) der Meinung, dass speciell aus den drei Gattungen der Gnetaceen verschiedene Angiospermenreihen sich entwickelt haben könnten und hat dies auch in seinem Stammbaum der Gymnospermen dargestellt. Doch bemerkt er bereits in Angiosp. u. Gymnosp. S. 139: „Jedenfalls sehe ich jetzt ganz davon ab, die Angiospermen direkt in die Verlängerung der Gnetaceen zu bringen, der Anschluss hat aller Wahrscheinlichkeit nach an der Wurzel beider Gruppen stattgefunden.“ Dies kommt dem wahren Sachverhalt in der That näher, doch aber liegt dieser Anschluss der Angiospermen noch weiter zurück, an der Wurzel der Gymnospermen überhaupt. Schon die bei den Angiospermen stark abweichenden Vorgänge in Embryosack, noch mehr die übrigen morphologischen Abweichungen der Angiospermen von allen heutigen Gymnospermen, namentlich aber von den Gnetaceen, verlangen kategorisch eine Trennung der beiden grossen Pflanzenabtheilungen, resp. der Archigymnospermen und Archiangiospermen, gleich an ihrer Wurzel.

Ein reifliches Nachdenken über die Möglichkeit der phylogenetischen Entwicklung nach den uns in der Morphologie und Systematik der Pflanzen gegebenen Daten muss überhaupt immer mehr zur Überzeugung führen, dass die lebenden natürlichen Gruppen, sei es Classen, Familien oder Gattungen, nur nach rückwärts durch die nicht mehr existirenden verwandten und ursprünglicheren Stammtypen zusammenhängen, welche Stammtypen entweder ausgestorben sind oder eben ihrer Variationsfähigkeit wegen in andere erblich fixirte Typen sich umgewandelt haben. Die natürlichen Ordnungen und Familien, sofern sie genealogisch natürlich sind, müssen als die letzten, peripherischen, nicht weiter entwickelbaren Zweige des grossen Stammbaums betrachtet werden, welche sich durch Absterben des Stammes und der vielverzweigten Hauptäste (wie der Rhizome vieler perennirenden Stauden) isolirt haben. Es ist auch eine kolossale Übertreibung vieler Darwinisten, wenn an eine noch heutzutage ebenso lebhaftige Variation und Variationsfähigkeit geglaubt wird, wie sie in den geologischen Perioden geherrscht hat. Die heutige Variation gleicht nur dem Aufklackern einzelner kleinen Flämmchen auf der Brandstätte nach einem gelöschten grossen Brande. Wenn die Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreichs, als eines unserem kleinen Massstab fast unendlich scheinenden, aber doch begränzten Individuums, eine wahre Entwicklungsgeschichte war, so muss sie auch gleich jeder organischen Entwicklungsgeschichte zu einem Abschluss gelangen, und alle Anzeichen sprechen dafür, dass sie durch Begränzung aller entwicklungsfähigen Zweige mittelst hereditär stabiler Formen diesen Abschluss im Grossen und Ganzen längst erreicht hat.

Das Verhältniss der drei Gymnospermen-Ordnungen zu einander und zu ihren gemeinsamen Vorfahren, den Archigymnospermen, lässt sich kurz aber prägnant in folgender Weise ausdrücken:

1. Die Archigymnospermen besaßen (z. Th. wenigstens) Zwitterblüthen; Staubblätter und Fruchtblätter gleich oder ähnlich, nach demselben Princip gebildet, nämlich polymer, fiederspaltig oder gezähnt, mit aus den Randabschnitten umgebildeten randständigen Eichen oder Sori von Pollensäcken.

2. Die Cycadeen differenzirten ihre Blüthen dem Geschlechte nach, zugleich auch die Staub- und Fruchtblätter bedeutend; die letzteren blieben im Wesentlichen unverändert (Cycas), die Staubblätter aber verlegten ihre Sori vom Rande nach der Blattunterseite unterhalb des schildförmigen Endtheils und vermehrten dieselben.

3. Die Coniferen beginnen gleichfalls mit bereits getrenntgeschlechtigen Blüthen. Die Staubblätter bleiben noch polymer, obwohl ihre randständigen monangischen Sori (einzelne Pollensäcken) unterhalb des vegetativen Endtheils oder der Crista mehr oder weniger auf die Unterseite verschoben werden; die Fruchtblätter wurden aber auf monomere Blätter reducirt, daher auch auf ein (terminales) Ovulum, welches, holochlamyd oder dichlamyd, sitzend oder gestielt, das ganze Carpid repräsentirt (Taxaceen); oder sie sind nur im ersten Entwicklungsstadium streng monomer, ein Ovulum bildend, wachsen aber dann (seltener schon früher) von der Oberseite her in einen durch Verlaubung des Arillus entstandenen Fruchtschuppenantheil (Ligula) aus, womit das hemichlamyde Ovulum blattunterständig wird. (Weitere Ovula wachsen zugleich mit und auf der Ligula nur bei Cupressus nach.)

4. Die Gnetaceen haben (in Welwitschia) noch einen Rest der Zwitterblüthe der Archigymnospermen erhalten. Auch die Staubblätter sind aus denen der Letztgenannten durch monomere Reduction entstanden, tragen daher einen 1—3fächerigen Sorus von Pollensäcken terminal. Die Fruchtblätter sind wie bei den Coniferen monomer, auf ein Ovulum reducirt; in jeder Blüthe nur ein terminales Ovularcarpid.

Noch kürzer lässt sich die wesentliche Charakteristik der drei Ordnungen so geben: Die Cycadeen haben Frucht- und Staubblätter polymer, die Coniferen die Staubblätter polymer, die Carpiden monomer, die Gnetaceen sowohl die Staubblätter als die Carpiden monomer reducirt.

Was die Hochblätter oder Vorblätter unterhalb der weiblichen (resp. Zwitter-) Blüthen betrifft, so besaßen die Archigymnospermen solche wohl in Mehrzahl, die Cycadeen besitzen sie grossentheils noch, von den Coniferen aber nur die Taxeen, bei den übrigen sind sie reducirt; bei den Gnetaceen sind sie, nur in 2, dann einem Blattpaar, als Perigon ausgebildet.

Bei der so bedeutenden phylogenetisch-morphologischen Verschiedenheit im Bau der Carpiden der Cycadeen einerseits und der Coniferen und Gnetaceen andererseits, dann im Baue der Staubblätter aller drei Gruppen bin ich der Ansicht, dass die drei Hauptabtheilungen der Gymnospermen den Rang von natürlichen Ordnungen in dem Sinne wie unter den Monocotylen z. B. die Glumiflorae, Spadiciflorae etc. beanspruchen können, und eher noch durch tiefer eingreifende Verschiedenheiten mehr contrastiren als die Ordnungen der Angiospermen, welche im Baue der Staub- und Fruchtblätter nur untergeordnetere Verschiedenheiten zeigen. Die Taxaceen und Araucariaceen Strash. sind auch als eigene Familien der Coniferen hin-

reichend verschieden, daher ich die Benennungen *Strasburger's* für dieselben bereits in meiner ganzen Abhandlung beibehalten habe. Die Cycadaceae bilden wohl nur eine Familie, da die Unterschiede der Subfamilien Cycadeae und Zamieae (Samen horizontal oder aufrecht und Samen nach unten gewendet, Zapfenschuppen schildförmig oder nicht schildförmig) weder so bedeutend noch auch sehr scharf sind, um zwei besondere Familien zu begründen. Die monotype Ordnung, welche die Cycadaceen enthält, könnte als *Cycadiflorae* bezeichnet werden. Die drei Gattungen der Gnetaceen, für welche ich den Ordnungsamen *Gnemonanthae* vorschlage, sind eigentlich habituell und z. Th. auch in den Blütenverhältnissen so abweichend, dass man sie ganz wohl als Repräsentanten dreier eigenen Familien auffassen könnte. Ganz besonders verdient die merkwürdige *Welwitschia* eine Abtrennung von den zwei anderen, einander im Baue der männlichen Blüten näher stehenden Gattungen, welche allenfalls in einer begränzteren Familie Gnetaceae beisammen bleiben könnten. Die Charakteristik der hier proponirten Familien der *Gnemonanthae* wäre folgende.

Fam. *Welwitschiaceae*. Männliche Blüten mit einem terminalen funktionslosen Carpid oder Ovulum, dessen Integument mit schildförmiger narbenartiger Endigung versehen. Ihr Perigon doppelt, d. h. aus zwei alternirenden Blattpaaren, von diesen das äussere transversale Paar freiblättrig, das innere verwachsenblättrig. Staubfäden (6) bis zur Hälfte in eine das Ovulum-Rudiment umgebende glockige Röhre verwachsen, oben frei. Antheren dreifächerig, von einem terminalen Sorus dreier verschmolzenen Pollensäcken gebildet. Perigon der weiblichen Blüthe aus 2 breitgeflügelten transversalen Blättern, zur Fruchtzeit, wie auch die Deckblätter, nicht besonders verändert.

Fam. *Gnetaceae*. Männliche Blüten ohne Eichenrudiment. Ihr Perigon einfach, aus 2 medianen verwachsenen Blättern gebildet. Staubfäden (2—8) gänzlich zu einem 2—8 Antheren tragenden Mittelsäulchen verwachsen. Anthere 2—1fächerig, von zwei verschmolzenen oder einem terminalen Pollensäcken gebildet. Perigon der weiblichen Blüthe dick, ungeflügelt, zur Fruchtzeit verholzt oder fleischig.

Meine morphologisch-phylogenetische Studie ergab das wichtige phylogenetische Resultat, dass die Gymnospermen aller Wahrscheinlichkeit nach insgesamt einen gemeinsamen, monophyletischen Ursprung haben und von den durch regressive Deduction unschwer vorstellbaren Archigymnospermen abstammen, welche in morphologischer Hinsicht mit den Ophioglossen am meisten verwandt waren, polymere männliche und weibliche Fruchtblätter mit blattrandständigen Sori oder Einzelsporangien besaßen und diese Fruchtblätter in hermaphroditen Blüten vereinigt trugen.

Dieses Resultat weicht bedeutend ab von den Anschauungen anderer Botaniker, von welchen ich nur jene von *Strasburger* und *Eichler* besprechen will, wobei ich aber nur die Hauptpunkte hervorhebe. *Strasburger* (in *Conif. u. Gnetac.* pag. 253 u. ff.) giebt zu, dass sich die Verwandtschaft der Cycadeen mit den Farnen nicht ganz in Abrede stellen lasse, meint aber, dass auch beträchtliche Unterschiede bestehen, so dass also die Cycadeen nicht von den eigentlichen Farnen, sondern höchstens nur von solchen farnähnlichen Pflanzen abgeleitet werden könnten, bei denen die geschlechtliche Trennung der Sporen in Mikro- und Makrosporen (in besonderen Mikro- und Makrosporangien) stattgefunden hätte (was selbstver-

ständig zugegeben werden muss). Was aber die Coniferen betrifft, so sprächen gewichtige Gründe für deren Verwandtschaft mit den Lycopodiaceen: ähnliche Gewebebildung, Trennung der Geschlechter bereits in den Sporen. Der Zusammenhang mit den Lycopodiaceen liesse sich so denken, dass die Ovula der Coniferen (damals noch als Fruchtknoten gedeutet) von dem die Sporangien terminal tragenden, darunter mit 2 Blättchen besetzten Fruchtzweiglein von *Psilotum* (nach *Jurany's* entwicklungsgeschichtlicher Deutung) abgeleitet würden. Da es aber an einem Analogon der Staubblätter der Coniferen bei den Lycopodiaceen fehle, so stellt *Strasburger* schliesslich die Vermuthung auf, dass die Coniferen und die Cycadeen, für die er einen gemeinsamen Stamm annimmt, weder von den heutigen Lycopodiaceen, noch von den heutigen Farnen abstammen, sondern von einer die Mitte zwischen beiden haltenden hypothetischen Gruppe (Lycoperideae), welche Mikrosporangien auf Blättern und Makrosporangien in den Blattachsen entwickelte. In den Angiosp. u. Gymnosp. erklärt aber *Strasburger*, er müsse es dahingestellt sein lassen, ob die mit blattbürtigen Eichen versehenen Cycadeen von derselben Kryptogamengruppe abzuleiten sind, wie die mit „achsenständigen“ Eichen versehenen Coniferen und Gnetaceen. Die Versuchung sei immer gross, die Coniferen an die Lycopodiaceen anzuschliessen; vielleicht dass weitere Studien hier noch einiges Licht verbreiten. *Eichler* dagegen erklärte mit Bestimmtheit (Natürl. Pflanzenf. II. 1. S. 20), die Cycadeen stehen zwar mit den Coniferen und Gnetaceen auf gleicher Organisationsstufe, als Gymnospermen, allein ihre phylogenetische Verwandtschaft sei nicht bei diesen Familien, sondern unter den Gefässkryptogamen und zwar unter den Filicinae zu suchen, die Coniferen (sammt Gnetaceen) liessen sich aber am ehesten von den Lycopodinae herleiten, sodass beide Familien als gleichlaufende Zweige verschiedener Stämme erscheinen. Die Herleitung von den Lycopodinen begründe sich nicht nur durch ihre habituelle Ähnlichkeit, sondern auch durch die zum Carpid axilläre oder ventrale Stellung der Eichen (Übereinstimmung zwischen *Isoëtes* und *Araucaria* im weiblichen Geschlechte). In Hinsicht auf die Stellung der männlichen Sporangien mögen equisetumartige Formen massgebend gewesen sein (Übereinstimmung zwischen *Equisetum* und *Taxus*); die Vorfahren der Coniferen mögen also als eine Mittelstufe zwischen Lycopodinen und Equisetinen aufzufassen sein. *Eichler* muss aber auch zugeben, dass Ginkgo, eine Gattung von hohem geologischen Alter, manche Anklänge zu den Cycadeen bietet.

Wie aber diese Anklänge, die von solcher Art und so zahlreich sind, dass sie wohl genauer als verwandtschaftliche Übereinstimmungen aufgefasst werden müssen, möglich sind, wenn Cycadeen und Coniferen so verschiedenen Ursprung unter den Gefässkryptogamen haben, wäre doch schwer zu begreifen, und ebensowenig kann man sich eine Mittelstufe zwischen Lycopodinen und Equisetinen vorstellen, abgesehen davon, dass das Antherenschild von *Taxus* zur Annahme einer näheren Verwandtschaft mit den Equiseten sicherlich nicht berechtigt. Diese Auffassung kann also schon wegen ihrer Unklarheit wenig befriedigen. Soweit sie eine Abstammung von den Lycopodinen annimmt, basirt sie auf einem morphologischen Irrthum, dass nämlich die Ovula der Coniferen zum Carpid ventral oder axillär seien, und ebenso wenig ist die Annahme einer solchen Abstammung mit der habituellen Ähnlichkeit d. h. reicher Verzweigung, nadel- oder schuppenförmigen Blättern begründet, denn sonst müssten auch die Eriken mit den Coniferen, *Isoëtes* mit *Juncus* u. s. v. näher verwandt sein. Solche habituelle Analogien wiederholen sich in verschiedenen Verwandtschaftsgraden und Stufen.

Die Homologie aber, welche *Strasburger* zwischen dem Ovulum der Coniferen und dem Sporophyll der Psiloteen gefunden hat, ist bis zu einem gewissen Grade richtig, jedoch in anderem Sinne, als *Strasburger* selbst annahm. *Strasburger* begründete diese Homologie in folgender Weise. Wenn es richtig ist, dass der Sporangienstand von Psilotum ein Zweig ist, welcher mit dem (dreifächerigen) Sporangium endigt und unter ihm zwei Blätter trägt, so würden wir, sagt er, in diesen Sporangienständen einen Anknüpfungspunkt für die weiblichen Blüthen der Coniferen erhalten, und zwar liegt die Vermuthung nahe, dass der nackte Knospenkern des Coniferenovulums sich aus dem ganzen Sporangium entwickelt hat, zwei den beiden Blättern bei Psilotum entsprechende Blätter zur Fruchtknotenhülle (Conif. S. 256).

Der vermeintliche Fruchtknoten ist seitdem wieder zum Ovulum geworden, auch für *Strasburger*, aber auch die Deutung, welche *Juranyi*, *Göbel* u. A. dem Sporangienstande der Psiloteen gegeben haben, ist sicher unrichtig. Schon *Prantl* hat es ausgesprochen, dass dieser Sporangienstand als ein Blatt mit terminalem Sorus zu deuten sei. Es ist gar kein triftiger Grund vorhanden, wesshalb, der Entwicklungsgeschichte nach, der 2—3ängische Sorus eher zu einem Zweige mit zwei Blättern als zu einem Blatt mit zwei vegetativen Blättchen terminal sein müsste. Ausser der Entwicklungsgeschichte sind aber noch verschiedene andere Umstände der Erwägung werth. Die dichotome Verzweigung der Psiloteen wie der Lycopodiaceen überhaupt erfolgt immer erst, nachdem der sich theilende Zweig eine Anzahl von Blättern hervorgebracht hat, wogegen die Sporangienstände wie Blätter auf derselben vegetativen Achse unmittelbar auf einander folgen. *) Wie ist es ferner denkbar, dass die bei allen Gefässkryptogamen blattbürtigen Sporangien auf den Gipfel einer veritablen Achse gelangt sein sollten? Das wäre allenfalls nur so möglich, wie zuerst *Strasburger*, dann auch *Al. Braun* (der auch an die Sprossnatur des Sporangienstandes der Psiloteen glaubte) angenommen hat. „Bei *Tmesipteris* und *Psilotum*, sagt *Braun*, entsprechen die 2—3 verbundenen Sporocysten einer Lycopodien-Ähre, jede Sporocyste repräsentirt ein sporenbildendes Blatt, indem der sterile Theil des Lycopodienblattes nicht zur Entwicklung kommt.“ (Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen S. 365). Dazu bemerkte *Braun* noch, er könne die Auffassung *Strasburger's* durch eigene Beobachtungen unterstützen. „*Psilotum triquetrum* varirt im Berliner botanischen Garten mit 2 bis 5 Sporangien an einem „Zweiglein.“ Bei Vierzahl stehen sie im aufrechten Kreuz, bei Fünfzahl das unpaare nach vorn, was mit der Convergenz der 2 vorausgehenden Blätter nach vorn zusammenstimmt. Einmal bildeten bei Vierzahl die 2 seitlichen Sporangien deutlich ein äusseres Paar, die 2 medianen ein inneres, und in diesem Falle fehlten die 2 Blättchen, offenbar durch die 2 äusseren Sporangien ersetzt. In einem anderen Falle fand ich das eine Blättchen tief zweitheilig und in dem folgenden vierzähligen Sporangienkreis eine entsprechende Lücke, so dass ein Sporangium durch ein überzähliges Blättchen ersetzt zu sein schien. Die Zweigchen, welche die kleinen Ähren tragen, nehmen genau die Stelle von Blättern ein und folgen wie diese in $\frac{1}{3}$ Stellung aufeinander.“

*) Wenn auch der Sporangienstand durch eine gleichsam dichotome Theilung des Stammendes entsteht (wie auch *Strasburger* in Bot. Ztg. 1873 N. 6 ff. bestätigt), so beweist dieses noch nicht, dass der Sporangienstand ein kaulomwerthiger Gabelast ist, sondern nur, dass er in gleicher Stärke mit dem übrigbleibenden Achsenscheitel angelegt wird.

Diese Beobachtungen bestätigen aber durchwegs viel mehr die Auffassung des Sporangienstandes der Psiloteen als Sporophyll, denn als Zweig mit terminaler Ähre. Mit dem Sporophyll stimmt zunächst die Stellung „genau an Stelle von Blättern.“ Ferner ist niemals eine Spur der angeblich unter den Sporangien ablastirten Blätter beobachtet worden, wohl aber von *Al. Braun* die Stellvertretung eines Blättchens durch ein Sporangium oder eines Sporangiums durch das Blättchen, woraus sich viel eher auf Metamorphose homologer Theile schliessen lässt. Dass die Sporangien und die zwei Blättchen nicht in einer Blattebene stehen, sondern erstere den letzteren wie nach der Blattstellungsregel ausweichen, erklärt sich damit, dass die Sporangien schildförmig-verticillat (ähnlich den Pollensäcken von *Taxus*, nur ohne schildförmige Crista) zusammengestellt sind, somit das Sporophyll oberwärts radiären Bau erhalten hat, der dem radiären Bau eines Kauloms analog ist. Unzweifelhaft richtig ist ferner *Strasburger's* Ableitung der Lycopodiaceen von den Ophioglossean, bei denen wir die Analogien aufzusuchen haben.

Ich habe schon im Vorhergehenden das phylogenetische Postulat nachzuweisen gesucht, dass das ursprünglichste Blatt der Gefässkryptogamen rein reproduktiver Natur war, ein Sporangium, oder in Folge weiterhin eingetretener Verzweigung ein ganzer Sporangienstand, und dass aus einem solchen reproduktiven Blatte erst durch Vegetativwerden oder Verlaubung desselben oder seiner Theile (seiner Blattglieder) das vegetative Blatt entstanden ist. Das sowohl vegetativ als reproduktiv ausgebildete Sporophyll entstand durch Verlaubung eines Theils des ursprünglichen rein reproduktiven Blattes. Wir finden ein solches Sporophyll bereits bei den ältesten Gefässkryptogamen, bei den Ophioglossean, wir finden es aber auch, in einfacherer Form, bei den Psiloteen. Die 2—3 normalen Sporangien nehmen den Gipfel dieses Sporophylls ein, zwei tieferstehende Sporangien sind zu 2 vegetativen Blättchen verlaubt, sie können aber auch, wie *Braun's* oben citirte Beobachtung zeigt, wieder als Sporangien entwickelt werden, was hiernach sicherlich als atavistische Erscheinung aufzufassen ist. Nun vergleichen wir den Sporangienstand von *Psilotum* mit einem Zweiglein des Sporangienstandes von *Helminthostachys zeylanica*. Ein solches Zweiglein trägt am Gipfel eine quirlständige Gruppe von 3—4 Sporangien, tiefer am Stiel aber noch meist zwei einzelne Sporangien. Ein solches Blattzweiglein entspricht vollkommen dem Sporophyll der Psiloteen, wenn wir uns die 2 tieferstehenden Sporangien in Blättchen vegetativ umgebildet denken (was ja nach *Braun's* obiger Mittheilung möglich ist), und wenn wir von dem aus mehreren Lappchen gebildeten Schildchen über der Sporangiengruppe von *Helminthostachys* abstrahiren oder dieses Schildchen nicht entwickelt*) denken. Ein Sporophyll von *Helminthostachys* auf ein einziges solches Blattzweiglein reducirt, giebt mit den entsprechenden geringfügigen und gewiss unwesentlichen Modificationen das Sporophyll der Psiloteen.

Wie lässt sich aber dieses Sporophyll der Psiloteen mit dem vegetativen, an seinem Grunde resp. in der Blattachsel ein Sporangium erzeugenden Sporophyll der typischen Lycopodiaceen in Übereinstimmung bringen? Es besteht bekanntlich über das Sporophyll der Psiloteen eine zweite Ansicht, welche bereits von *R. Brown* (*Prodr. Fl. Nov. Holl.*), dann von *Mohl* (*Morphologische Betrachtungen über das Sporangium der mit Gefässen versehenen*

*) Es lässt sich auch vermuthen, dass diese Lappchen, wenigstens phylogenetisch (vielleicht auch ontogenetisch?), erst später über den Sporangien als eine Art Schleier nachgewachsen sind.

Cryptogamen), von *Payer* (in seiner *Botanique cryptogamique* 1850), zuletzt auch von *Luerssen* (*Medic. pharm. Botanik* I. S. 639*) vertreten wurde, welche aber von der Entwicklungsgeschichte nicht bestätigt wird, daher sie die modernen Genetiker als völlig abgethan betrachten.

Nach dieser Auffassung ist das Sporophyll ein tief zweispaltiges Blatt, an dessen Basis ventral die Sporangiengruppe entspringt; es entspricht somit dieses zweispaltige Blatt dem Sporophyll eines *Lycopodium*, und die Sporangiengruppe der Psiloteen ist bei den *Lycopodiaceen* auf ein einziges Sporangium reducirt.

Welche von beiden Ansichten ist nun die richtige? Vom Standpunkt der Entwicklungsgeschichte allerdings die erstere, vom comparativen Standpunkt aus aber die letztere, oder es sind vielmehr beide berechtigt, obwohl sie einander zu widersprechen scheinen. Der scheinbare Widerspruch ist der nämliche, der uns auch bei der Deutung der Ligula resp. Fruchtschuppe der *Arancariaceen* beschäftigt hat, nachdem es sich einerseits herausgestellt hatte, dass die Ligula dem äusseren Integument der zum monomeren *Carpid* terminalen Samenknope homolog ist, anderseits, dass sie den oberen Theil des *Carpids* selbst bildet, von welchem die hemichlamyde Samenknope erzeugt wird. Die Lösung dieses Widerspruchs ergab sich durch das Gesetz der zeitlich-räumlichen Vertheilung, und dasselbe Gesetz muss auch zum Verständniss der Psiloteen herangezogen werden. Deren Sporophyll hat (durch Verlaubung zweier unteren Sporangien) zwei Blättchen gebildet, welche zwar gesondert entstehen, aber nach vorn convergirend, dort am Grunde verwachsen, sodass sie ein dorsales tief 2spaltiges Blättchen repräsentiren. Wenn nun dieser vegetative Theil des Sporophylls im Verhältniss zum reproduktiven (der Sporangiengruppe) von Anfang an kräftiger auftreten würde, so würde sich zunächst nach dem morphostatischen Gesetze der vegetative Blatttheil (gleichwerthig den zwei verschmolzenen Theilblättchen), und an seiner Basis ventral die Sporangiengruppe bilden, also die bei den *Lycopodiaceen* vorfindliche Entwicklung sich einstellen. Es ist also alles eins, ob wir das Sporophyll als einen Sporangienstand mit zwei (wenigstens am Grunde) verschmelzenden Seitenblättchen oder als ein vegetatives Blatt mit ventralem Sporangienstand betrachten. Das Kraftverhältniss und damit auch die Entwicklungsgeschichte sind veränderlich, bei den Psiloteen und bei den *Lycopodiaceen* sind beide umgekehrt, und so erscheint bei den letzteren der vegetative Blatttheil, der als der kräftigere zuerst auftritt und das Sporangium aus dem gemeinsamen Basaltheil später und seitlich erzeugt, als der Hauptkörper des ganzen Blattes, als das eigentliche Fruchtblatt, dagegen bei den Psiloteen erscheint der reproduktive Theil (Sporangiengruppe) früher und zur ganzen Anlage terminal, der vegetative Theil dagegen später und seitlich als dorsaler, aus der Vereinigung zweier normalen Seitenblättchen entstandener Blattabschnitt. Die Entstehung des dorsalen vegetativen Theils aus 2 Theilblättchen des Sporophylls könnte befremden, allein im Grunde ist verschiedengradige Verschmelzung von Blattgliedern in einem zusammengesetzten

*) *Luerssen* glaubte diese Ansicht durch seine „noch sehr lückenhaften“ entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen stützen zu können; nachdem aber *Göbel* (*Bot. Ztg.* 1881 S. 688—694) die Entwicklungsgeschichte richtig gestellt hatte, gab ersterer seine frühere Ansicht auf und acceptirte leider die durchaus irrthümliche Deutung von *Strasburger*, *Braun*, *Göbel* etc., die auch sonst in jüngster Zeit manche Anhänger zählt. (*Luerssen* Die Farnpflanzen, S. 4 und S. 782). Die richtige Deutung habe ich schon in der „Kritik“ gegeben, doch, wie zu ersehen, vergebens; desswegen wiederhole ich sie hier mit ausführlicherer Begründung.

Blattglieder oder ganzen Blatte etwas sehr Gewöhnliches (alle Theilung und Buchtenbildung der Blätter beruht darauf); so können denn auch zwei laterale Blättchen nach rückwärts zusammenrückend und verschmelzend einen dorsalen Blattabschnitt ergeben. Habe ich ja doch nachgewiesen*), dass sogar durch Verschmelzung zweier ursprünglich getrennten Blätter durch alle Übergangsstufen der Theilung schliesslich ein ungetheiltes Blatt hervorgehen kann.

Die Psiloteen lassen sogar einen Schluss auf den Ursprung des doppelspreitigen Blattes der Ophioglossean zu. Das Fruchtblatt ihrer nächsten Vorfahren (der Archiophioglossean) war, wie wir annehmen dürfen, einspreitig und rein reproduktiv; der dorsale vegetative Theil ist späteren Ursprungs und wird sich ebenfalls aus zwei nach rückwärts verschobenen und verschmolzenen, ursprünglich reproduktiven, jedoch verlaubten Seitenlacinien des Sporophylls gebildet haben. Das wäre also entgegengesetzt der Annahme *Delpino's*, nach welcher die ventrale fruktifikative Spreite durch Verschmelzung zweier untersten Seitenlacinien des laubigen Theiles hervorgegangen wäre.

Die Erkenntniss, dass der Sporangienstand der Psiloteen ein Sporophyll und kein Kaulomzweig ist, erweist sich damit besonders fruchtbar, dass sie den näheren Zusammenhang der Lycopodinen mit den Ophioglossean mittelst der Psiloteen veranschaulicht und bekräftigt. *Strasburger* hat, wie bemerkt, bereits einmal (in Bot. Zeitung) dem Gedanken Geltung zu verschaffen gesucht, dass das ventrale Sporangium der Lycopodinen aus dem ventralen Blattsegment der Ophioglossean durch Reduction hervorgegangen ist. Es fehlte aber bisher jede Zwischenform bei den Lycopodinen selber, als welche sich nunmehr die Psiloteen darstellen, nachdem der Unterschied in der Entwicklung ihrer Sporophylle von jener der Sporophylle der Lycopodien nach dem Gesetz der zeitlich-räumlichen Verkehrung erklärt und als unwesentlich nachgewiesen ist. Es dürfte also gerade *Strasburger* diese Richtigstellung des angeblichen Kaulomzweigs der Psiloteen einleuchtend und willkommen sein.

Wenn wir die Terminologie *Delpino's* (Pleurosporie, Antisporie) annehmen und vervollständigen wollten, so würden wir die Stellung der Sporangien am Gipfel des Sporophylls der Psiloteen als Acrosporie bezeichnen müssen. Dieselbe Acrosporie zeigen dann auch die Staubblätter der Gnetaceen, wenn wir für die Pollensäckchen derselben die Benennung (phanerogame) Sporangien zulassen würden. Denken wir uns statt des terminalen Pollensäckchens von Gnetum einen terminalen Nucellus und unter diesem eine oder 2 Hüllen vom Fruchtblatt aus gebildet (deren innere dem 2spaltigen Blättchen von Psilotum entspräche), so erhalten wir das Carpid der Taxaceen, denen also AcrospERMIE zukommt. Bei den Araucariaceen, deren äussere Hülle als Ligula verlaubt ist, geht die ursprünglichere AcrospERMIE in HypoSPERMIE über. Es kommen also, wie ich schon in der Einleitung (S. 13) bemerkt habe, bei den Coniferen, und allerdings nur bei den Coniferen, zwei Arten von Placentation vor, welche *Delpino's* Carpidentheorie nicht vorgesehen und irrthümlich für Fälle von AntispERMIE gehalten hat, nämlich die AcrospERMIE und HypoSPERMIE.

*) Über den Ährenbau der brasilianischen GraspGattung *Streptochaeta* Schrad. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wiss. 11. Jänner 1889. S. 29 ff. — Ich muss hier der Wahrheit gemäss erwähnen, dass schon früher (in der *Teoria generale della filotassi* 1883) *Delpino* Ähnliches beobachtet und für seine Theorie verworfen hat.

Da ich gerade die Blattnatur des Sporangienstandes der Psiloteen gegen die Deutung als Spross oder Kaulom vertheidigt habe, kann ich die Bemerkung hier nicht unterdrücken, dass so sehr viele morphologische Irrthümer darin bestehen, dass man fortwährend Blätter oder Blatttheile für Achsen (Kaulome) gehalten hat. Der unterständige Fruchtknoten musste rein axil sein, obwohl sich stets auch Carpiden an seiner Bildung betheiligen, die Placenten waren nach *Schleiden* und *Payer* axiler Natur, ebenso die Ovula in ihrem die Integumente tragenden centralen Theile, speciell auch die Ovula der Coniferen (als Blüthen betrachtet). Die Fruchtschuppe und der Arillus der Coniferen mussten ebenfalls axil sein, so auch das Sporophyll der Psiloteen, die terminalen Staubblätter (z. B. von *Najas*), und Vieles andere. Das rührt z. Th. daher, dass man gewöhnlich die Achse als das Primäre, die Blätter als secundäre Anhängsel (appendices) betrachtet; und doch sind die Blätter die morphologisch und als Reproductionsorgane oder wenigstens als Träger und Erzeuger der Reproductions- und Geschlechtsorgane auch physiologisch bei weitem wichtigeren und an den Blüthen vorzugsweise betheiligten Pflanzenglieder, während die Kaulome, als blosse Träger der Blätter, meist eine untergeordnete Stellung im Pflanzenaufbaue, namentlich in den Blüthenbildungen, einnehmen.

Die Homologie aber, welche *Strasburger* zwischen der von ihm statuirten weiblichen Coniferenblüthe (Ovularblüthe) und dem sporangientragenden Zweiglein der Psiloteen gefunden hatte, wird nicht aufgehoben, wenn das Zweiglein zum Sporophyll und die Coniferenblüthe zum Ovularcarpid wird. Beide sind ja Fruchtblätter, beide tragen ein terminales Sporangium oder eine terminale Sporangiengruppe, und unter diesen einen vegetativen Theil, hier zweitheiliges dorsales Blättchen, dort Integument (oder zwei Integumente). Allerdings darf das Integument des monomeren Coniferencarpids nicht mehr dem zweitheiligen Dorsalabschnitt der Psiloteen gleichgesetzt werden. Denn dieser Dorsalabschnitt ist homolog dem dorsalen Fruchtblatt der übrigen Lycopodinen (*Lycopodium*, *Selaginella*, *Isoetes*). Der Ligula von *Araucaria* (und der *Araucariaceen* überhaupt) entspricht er nicht, denn diese trägt das hemichlamyde Ovulum auf ihrer Unterseite, der dorsale Fruchtblattabschnitt seinen Sporangienstand (oder sein Sporangium) auf seiner Oberseite. Vielmehr ist die Ligula des monomeren *Araucariaceen*-carpids homolog der Ligula von *Selaginella* *) und *Isoetes*. Da bei letzterer auch ein Homologon des inneren Integuments als Velum ausgebildet ist, so ist hier diese Homologie so deutlich, dass sie bereits *Eichler* aufgefallen ist. Daraus ist zu ersehen, dass aus dem Dorsalabschnitt der Psiloteen niemals das innere Integument (ehemals *Strasburger's* Fruchtknoten) der Coniferen entstehen konnte.

Das Fruchtblatt der Lycopodinen, welches bei *Isoetes* das vollständige Homologon eines Ovulums als besonderes Blattglied ventral erzeugt, ist eben nicht monomer wie das auf ein blosses Ovulum reducirte Carpid der Coniferen. Der bereits durchgeführte Vergleich

*) Dagegen, dass auch die Ligula von *Selaginella* dieselbe Bildung ist, könnte eingewendet werden, dass sie in dieser Gattung auch am vegetativen Blatte als Stipularbildung auftritt, daher nicht mit der Ligula oder dem äusseren Integumente eines Conifereneichens identisch sein könne. Wenn man aber bedenkt, dass das Sporophyll früher da war als das rein vegetative Blatt, so wird man es auch begreiflich finden, dass die dem Ovulum zugehörige Ligula als vegetativer Theil auch nach dem Schwinden des Ovulums bleiben und den Charakter einer ventralen Stipula erhalten konnte.

zwischen dem Sporophyll der Psiloteen und einem, als ganzes Sporophyll gedachten, sporangientragenden Blattzweiglein von Helminthostachys führt zu demselben Resultat. Denken wir uns die von dem suprasporangialen Kranze vegetativer Blattläppchen bedeckte Sporangien-Gruppe auf ein Sporangium mit einem Blattläppchen reducirt, aus den zwei unteren verlaubten Sporangien den Dorsaltheil gebildet, so wird das Blattläppchen als Excrescenz dieses Dorsaltheils erscheinen, wie die Ligula von Selaginella und Isoëtes, der es auch homolog ist. Auch hieraus folgt also, dass der zweitheilige Dorsalabschnitt der Psiloteen keinem Integument homolog sein kann, dass bei diesen jedes Homologon sowohl des äusseren Integuments (weil dort kein suprasporangialer Läppchenkranz entwickelt ist) als auch des inneren (welches Homologon nur bei Isoëtes vorkommt, nicht aber bei Helminthostachys und Selaginella) noch fehlt.

Nachdem also die Homologie des Fruchtblatts der Lycopodinen (auch von Isoëtes) mit den Carpiden der Coniferen, welchen der Dorsaltheil (das eigentliche Fruchtblatt) der Lycopodinen fehlt, nicht vollkommen ist, so haben wir auch keinen Grund, das Coniferencarpid vom Lycopodinenfruchtblatt abzuleiten. Es liesse sich zwar das monomere Ovularcarpid ebenso gut aus dem Lycopodinenfruchtblatt durch Schwinden des Dorsaltheils gewinnen, wie aus dem polymeren Cycadeencarpid durch Schwinden oder Reduction dessen oberen Theiles bis auf das unterste Blattglied. Allein die letztgenannte Ableitung ist schon darum bei weitem wahrscheinlicher, weil sie der Verwandtschaft zwischen Cycadeen und Coniferen gebührend Rechnung trägt, was nach der ersteren nicht der Fall ist. Es giebt aber noch andere Gründe, welche gegen die Abstammung der Coniferen von den Lycopodinen oder ihnen ähnlichen Vorfahren sprechen. Aus den Sporophylle tragenden Achsen der heterosporen Lycopodinen (Selaginella, Isoëtes) konnten phanerogame Blüten desshalb nicht hervorgehen, weil an ihnen die männlichen Fruchtblätter oben, die weiblichen unten stehen, und so etwas lässt sich in Gedanken leichter als in Wirklichkeit umkehren; so wie denn auch im ganzen Bereiche der Phanerogamen nicht ein Beispiel bekannt ist, dass die normale vererbte Reihenfolge der Sexualblätter in der Zwitterblüthe (männliche unten, weibliche oben) umgekehrt würde. Die dichotome, in ganz anderer Beziehung zu den Blättern stehende Verzweigung als wie bei den Phanerogamen lässt auch die Abstammung der Coniferen von Lycopodinen als ganz unwahrscheinlich erkennen.

Kurz, die Lycopodinen (Dichotomen) sind offenbar ein ebenso begrenzter Zweig am phylogenetischen Stammbaum wie die Gymnospermen; keine Brücke führt von ihnen zu den Gymnospermen hinüber, und ihren Gipfelpunkt erreichen sie mit Selaginella und Isoëtes, d. h. mit der Ausbildung der Mikro- und Macrosporangien. Das Prothallium und der Embryo von Selaginella zeigt zwar eine interessante Annäherung an die Bildung des Endosperms und Embryos der Phanerogamen, doch aber ist die Übereinstimmung nicht so gross und so vollkommen, dass die Annäherung eher eine wahre genetische Homologie als eine blosse Stufen-Analogie anzeigen würde.

Wir sahen, dass die Lycopodinen durch ihre Sporophylle auf die Ophioglosseae als nächste vorausgehende Stammverwandte zurückdeuten. Aber auch das Sporangienschild von Equisetum ist, wie das von Taxus, nur von einer Form mit zum Fruchtblatt randständigen Sporangien ableitbar, und zwar in gleicher Weise wie Taxus, und da sind es unter den Fili-

cinæ wieder nur die Ophioglosseæ, oder vielmehr deren nächste Vorfahren, welche ein derartiges Carpid besitzen. Die Ophioglosseæ setzen nämlich wieder solche Vorfahren voraus, welche einfachspreitige, fiederspaltige Fruchtblätter mit Randsporangien trugen. Diese Archiophioglosseæ waren es eigentlich, aus denen zunächst auf vorbesagte Weise durch Differenzirung in eine vegetative Spreite und in eine vollkommener reproduktive ventrale Blattfieder die Ophioglosseæ und weiterhin die Lycopodinen *) entstanden, **) anderseits aber die Equisetaceæ durch schildförmige Ausbildung der einfach bleibenden Sporophylle. Noch eine andere, in ihrem unteren Verlauf ausgestorbene aber höherstrebende Linie führt von den Ophioglosseæ aus zu den Vorfahren der Phanerogamen, welche sich alsbald in den Zweig der Archigymnospermen und der Archiangiospermen spalteten.

Eine sorgfältige comparative Würdigung der Verwandtschaftsverhältnisse, die Erwägung der hiernach möglichen phylogenetischen Umbildungen führt also zu dem von Darwin angenommenen monophyletischen Ursprung, sowohl der Gymnospermen, als auch der Gefäßkryptogamen, jedoch in der Weise, dass die Entwicklung in verschiedenen Richtungen strahlenförmig je von einem ungemein entwicklungsfähigen, umbildbaren und eben darum längst verschwundenen, möglichst indifferenten Urtypus (Archiophioglosseæ, Archigymnospermen) ausging, den wir aus den nächsten Verwandten dieses Urtypus nach vergleichend phylogenetischer Methode unschwer in den Hauptzügen erkennen oder reconstruiren können, wesswegen auch diese Nächstverwandten, wie die Ophioglosseæ und Cycadeæ, welche die Ableitung aller übrigen Gruppen ermöglichen, eine hohe phylogenetische Wichtigkeit besitzen, da wir, wenn sie zufällig ausgestorben wären, ohne sie, wie ein Schiff ohne Compass, auf dem schwankenden Meere der phylogenetischen Speculation sicherlich zumeist lauter Odysseische Irrfahrten ausführen oder gar Schiffbruch leiden müssten.

Die von *Strasburger* supponirte Stammform der Gymnospermen, welche die Mitte zwischen Farnen und Lycopodiaceæ halten sollte, ist nur als indifferentere Stammform beider Familien vorstellbar, und dies sind eben die Ophioglosseæ oder deren Vorfahren, die Archiophioglosseæ. Eine Stammform, welche blattbürtige Mikrosporangien und axilläre Makrosporangien besitzen würde, müsste aus einer Form mit geschlechtlich indifferenten Protosporangien hervorgegangen sein. Diese aber konnten doch, als gleichartig, gleich wie bei den übrigen Isosporæen, nur die gleiche Stellung zu ihren Fruchtblättern haben. Die Mikro- und Makrosporangien müssten also ursprünglich entweder nur blattbürtig (wie bei den Rhizocarpeen) oder nur axillär (wie bei den Selaginellaceæ) gewesen sein.

Aus einem Carpid mit axillärem Sporangium ist aber kein Carpid mit blattbürtigen (randständigen) Sporangien ableitbar, wohl aber ist das axilläre Sporangium selber aus einem ventralen Sporangienstande, wie ihn die Ophioglosseæ besitzen, reducirt, was *Strasburger*

*) Phylloglossum, eine wahre Lycopodine, steht durch seinen einfachen Wuchs und seine Grundblätter immerhin den Ophioglosseæ noch näher als die übrigen Lycopodinen.

**) Die übrigen Farne übergehe ich hier, ihre Familien sind aber ebenfalls Ausstrahlungen vom Urtypus der Archiophioglosseæ, durch weitere reichere Ausgliederung (Verzweigung) der Blätter, Umbildung der primären Sporangien (Eusporangien, Sporocysten) in Receptacula mit secundären trichomwerthigen Leptosporangien, Indusienbildung, Herabrücken der primären Sporangien und der Receptacula auf die Blattunterseite u. s. w. entstanden.

selbst vormals überzeugend nachgewiesen hat. Die hypothetische Stammform, die Lycoperideen, müsste also doch wieder aus einer ophioglosseartigen Pflanze entstanden sein, welche nach geschlechtlicher Differenzierung der Sporangien im männlichen Geschlecht die vegetative Spreite gänzlich, im weiblichen aber die reproduktive ventrale Spreite zuletzt auf ein axilläres Sporangium reducirt haben müsste. Wir sehen aber, dass mit dieser gewiss möglichen Hypothese für eine nähere genetische Beziehung der Gymnospermen zu den Lycopodinen selbst nichts gewonnen wäre, weil die axilläre Sporangienbildung bei den supponirten Lycoperideen zwar analog, aber ganz unabhängig von jener der Lycopodinen stattgefunden hätte.

Übrigens wären die in dieser Weise von ophioglosseartigen Farnen abgeleiteten Lycoperideen ebenso gut oder noch besser ein Postulat der *Eichler'schen* Coniferentheorie als der *Strasburger'schen*. Denn *Eichler* betrachtet ja die Ovula der Coniferen als axillär oder ventral zu den Fruchtblättern; die terminal achsenständigen der Taxeen und der Gnetaceen leitet er von diesen unter Annahme eines Ablasts des dorsalen Fruchtblattes ab. Wenn man aber mit *Strasburger* die Ovula (Makrosporangien) der Coniferen als schon ursprünglich und überall terminal achsenständig betrachtet, so müsste man eine Reduction der Blüthe auf ein Fruchtblatt und Ablast dieses Fruchtblattes schon bei den hypothetischen Lycoperideen annehmen. Die Cycadeen könnten aber von den Lycoperideen mit axillären Makrosporangien keineswegs abgeleitet werden, sondern sie müssten ihren Ursprung weiter zurück bei den Archiophioglosseem mit einfachspreitigen, Randsporangien tragenden Fruchtblättern haben, und bei diesem verschiedenen Ursprung der zu den Cycadeen und zu den Coniferen führenden phylogenetischen Reihen unter den ältesten Gefässkryptogamen wären die vielfachen verwandtschaftlichen Beziehungen der Coniferen und namentlich von Ginkgo zu den Cycadeen ganz unerklärlich.

Schliesslich ist aber die ganze Voraussetzung, dass die Coniferenovula zu ihren Fruchtblättern ventral oder axillär oder aus solchen durch Schwinden des dorsalen Fruchtblatts abgeleitet wären, wie ich auf Grund der Anamorphosen und einer davon ausgehenden comparativen Deduction gezeigt habe, gänzlich unhaltbar und irrig. Zur phylogenetischen Ableitung der monomeren Carpiden der Coniferen und Gnetaceen bedarf es keiner Stammform mit axillären Makrosporangien, weder der Lycopodinen, noch der supponirten Lycoperideen; jene stammen vielmehr, vermittelt der Cephalotaxeen, von cysasartigen polymeren Fruchtblättern der allen Gymnospermen gemeinsamen Stammform (Archigymnospermen) durch Reduction ab. *Strasburger's* letzter Ausspruch: „die Versuchung ist immer gross, die Coniferen an die Lycopodiaceen anzuschliessen“ lässt bereits vermuthen, dass auch dieser scharfsinnige und gedankenreiche Forscher an diesem Anschluss doch schon einigermassen zu zweifeln begonnen hatte.

Das phylogenetische Verhältniss der Gymnospermen zu den Gefässkryptogamen muss nach Allem in folgender Weise gedacht werden.

Die Gymnospermen und überhaupt die Phanerogamen schliessen sich, allerdings nicht unmittelbar, sondern durch Vermittelung ausgestorbener Zwischenstufen, an die niedrigsten Gefässkryptogamen, nämlich an die Ophioglosseem oder genauer an deren hypothetische aber nothwendig zu postulierende nächste Vorfahren, die Archiophioglosseem, an. Da diese, wie auch die jetzigen Ophioglosseem, isospor waren, müssen sich ihre Sporangien zunächst in Mikro-

und Makrosporangien differenziert haben. Dieser Differenzierungsprozess hat also wenigstens dreimal stattgefunden, einmal beim Ursprung der Rhizocarpeen, ein zweitesmal bei den Lycopodinen, und ein drittesmal bei den Übergangsformen zwischen den Archiophioglosseen und den Phanerogamen. Aus diesen Übergangsformen (die man als kryptogame Prophanerogamen bezeichnen könnte) entstanden die ersten Phanerogamen*), welche ohne Zweifel gymnosperm waren und noch gleichgebaute Carpiden und Fruchtblätter, wie wir sie eben als nothwendiges Attribut der Archigymnospermen erkannt haben, und selbstverständlich in einer unten männlichen, oben weiblichen Zwitterblüthe vereinigt, besitzen mussten. Von diesen allerältesten gymnospermen Phanerogamen müssen sich auch die Angiospermen abgezweigt haben, indem sich im weiblichen Geschlecht die Carpiden zum Fruchtknoten schlossen, wobei auch neue innere Prozesse im Keimsacke des Ovulums (nämlich eine Verspätung oder Verschiebung der Endospermibildung in ein späteres Stadium und Differenzirung der verfrüht gebildeten Archeogoniumzellen in Eizelle und Synergiden etc.) vor sich gingen; und indem im männlichen Geschlecht die Anthere durch sog. Überspreitung (*Al. Braun*) mittelst zweier ventraler pollenbildender Excrescenzflügel bilamellär wurde, womit sich in anderer Form etwas Ähnliches wiederholte, wie bereits bei den Ophioglosseen, Rhizocarpeen, Lycopodinen durch Bildung einer dorsiventralen Doppelspreite. Wenn ich früher glaubte, dass die bilamellare Anthere der Angiospermen direkt von den Ophioglosseen vererbt sei, so sehe ich jetzt ein, dass dies nicht angeht, weil wegen der einfachspreitigen Anthere der Gymnospermen und auch wegen des ebenso einfachspreitigen Carpids der Gymnospermen und auch der Angiospermen die ersten durch Differenzirung der Sporophylle entstandenen Antheren ebenfalls unilamellar sein mussten, daher die Überspreitung erst mit den Anfängen der Angiospermen eingetreten sein kann. Damit wird aber die wesentliche morphologische Übereinstimmung zwischen dem doppelspreitigen Sporophyll der Ophioglosseen und der bilamellären, ditheischen, 4fächerigen normalen Anthere der Angiospermen nicht aufgehoben. Der Unterschied aber, der doch immerhin zwischen den zwei freien Spreiten der Ophioglosseen und den zwei median zusammenhängenden Spreiten der angiospermen Anthere besteht, erklärt sich jetzt mit der hier und dort selbständig stattgefundenen Erzeugung des doppelspreitigen Blattes.

Die Abstammung der Gymnospermen von den in der geschilderten Weise von den Archiophioglosseen abgeleiteten Archigymnospermen wäre selbst dann anzunehmen, wenn die *Eichler'sche* Excrecenztheorie der Coniferen begründet wäre. Denn da selbst dann, wie vorhin gezeigt worden, der Gedanke an einen phylogenetischen Zusammenhang der Coniferen mit den Lycopodinen (der männlichen Sexualblätter der Coniferen wegen) aufgegeben werden müsste (auch dann wäre die ventrale Excrecenz der Fruchtblätter der Coniferen nicht von jener der Lycopodinen, sondern selbständig von ophioglosseenartigen Vorfahren vererbt, die Homologie der Fruchtblätter von *Isoëtes* und *Araucaria* wäre nicht die Folge eines genetischen

*) Ich bin nicht der Ansicht, dass es nöthig oder erspriesslich wäre, diesen durch Antiquität sanctionirten Namen durch einen anderen, wenn auch vielleicht bezeichnenderen Namen als *Aërogamen*, *Siphonogamen* zu ersetzen. Ich denke, dass auch solche allgemeinere systematische Benennungen, wenn sie nicht geradezu unrichtig sind, eine Art Prioritätsrecht haben. Unrichtig ist aber die Bezeichnung Phanerogamen nicht, da doch wenigstens die Pollenbestäubung viel offener ist als die den Wenigsten aus Autopsie bekannte Befruchtung am Prothallium der Gefäss-Kryptogamen.

Zusammenhangs, sondern nur einer analogen, aber getrennten Entwicklung der Coniferen und der Lycopodinen aus derartigen gemeinsamen Vorfahren), so bedürfte es auch keiner hypothetischen Lycopterideen, und die Exrescenz der Coniferen könnte selbständig am Fruchtblatt der Archigymnospermen, mit gleichzeitigem Steril- oder Vegetativwerden der Dorsalspreite, entstanden sein, so wie bei den ersten Angiospermen eine ähnliche, jedoch mit der Dorsalspreite vereinigte Exrescenz am Staubblatt sich jedenfalls neu gebildet hat. Damit wäre auch mit Beibehaltung der Exrescenzlehre den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Cycadeen und Coniferen Rechnung getragen, was bei der auch sonst unmöglichen Ableitung der letzteren von den Lycopodinen, oder nach jener von den Lycopterideen *Strasburger's* nicht der Fall ist. Dies sollte auch die Ansicht *Delpino's* sein, denn dieser leitet das Ovulum oder Ovular-Carpid der Gnetaceen vom Fruchtblatt cycadeenartiger Vorfahren ab; so sollte er wohl den Anschluss der nahe verwandten Coniferen auch nicht wo anders, etwa bei Lycopodinen unter Gefässkryptogamen, suchen. Die phylogenetische Ableitung des Ovulums der Gnetaceen bei *Delpino* ist richtig, aber die Ableitung der Ovula der Taxaceen kann keine andere sein, und da die Ligula resp. Fruchtschuppe der Araucariaceen späteren Datums und vom Ovularcarpid der Taxaceen erzeugt ist, so muss die Exrescenz oder antisperme Placenta *Delpino's*, als ein (schon durch die Anamorphosen widerlegter) morphologischer Irrthum, und damit auch die soeben unter der Bedingung der Exrescenztheorie hypothetisch angenommene Ableitung zurückgewiesen werden.

Die weitere Ableitung der jetzigen Gymnospermen aus den Archigymnospermen ist bereits im Verlaufe der gegenwärtigen Abhandlung mit hinreichender Ausführlichkeit gegeben worden.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Gymnospermen und den Gefässkryptogamen glaube ich hiermit in befriedigender Weise, und zwar in Übereinstimmung mit der auf die richtig aufgefassten Anamorphosen der Abietineen basirten Auffassung der Coniferenblüthen, aufgedeckt zu haben; viel richtiger, als dies die *Eichler'sche* Ansicht zulässt, welche den Cycadeen und den Coniferen (nebst Gnetaceen), deren wahre Verwandtschaft nicht beachtend, einen verschiedenen Ursprung zuschreibt und die letzteren in unklarer Weise theils an die Lycopodinen, theils (wegen *Taxus*) an die Equiseten anknüpft. Der in der Einleitung (S. 8) erwähnte Vorwurf, dass die (von mir, wie von *Mohl* u. A. vertretene) Auffassung der Coniferenzapfen als ähriger Inflorescenzen die Beziehungen zwischen Gymnospermen und Gefässkryptogamen unberücksichtigt lässt, stellt sich damit als gänzlich unbegründet heraus.

V. Anwendung der morphologischen Forschungsmethoden auf die Gymnospermen.

Zum Schlusse will ich noch einige Worte der morphologischen Methode widmen, mit deren Hilfe die hier gegebene, in allem wesentlichen Detail ausgeführte und, wie ich fest glaube, unwiderleglich begründete Darlegung der bisher so unklaren, verwickelten und höchst verschiedenartig interpretirten morphologischen Blüthen-Verhältnisse und in Folge dessen auch eine klare phylogenetische Vorstellung über den Zusammenhang der Gymnospermen unter-

einander und mit den Gefässkryptogamen ermöglicht wurde. Namentlich der Nachweis, dass die Carpiden der Coniferen und der Gnetaceen, wie auch die Staubblätter der Gnetaceen monomer sind, d. h. einzelnen Blattgliedern eines zusammengesetzten, polymeren Blattes, wie es die beiderlei Geschlechtsblätter der Cycadeen und aller Angiospermen sind, entsprechen, und dass die anfangs ebenso monomeren Carpiden der Araucariaceen sich durch einen Nachwuchs aus ihrer Oberseite (der im Grunde genommen auch dem Arillus der Taxaceen homolog ist) zu einer Carpidenschuppe ergänzen, welche das Ovulum (resp. die Ovula bei Cupressus) auf ihrer Unterseite trägt: diese für das Verständniss der Coniferen wichtigen Ergebnisse sind völlig neu und eine Frucht der angewandten Methode. Diese Methode besteht eigentlich nur darin, dass ich alle morphologischen Methoden in harmonischer Vereinigung angewendet und befragt habe. Ich habe bereits im J. 1874 in einem Festvortrag: „Über den Zusammenhang der verschiedenen Methoden morphologischer Forschung“ („Lotos“ Octobernummer) drei Methoden oder Erkenntnisquellen (welcher Ausdruck vielleicht angemessener gewesen wäre) morphologischer Forschung hervorgehoben, nämlich die entwicklungsgeschichtliche Methode, die Methode des morphologisch-systematischen (phylogenetischen) Vergleichs und die Methode des Studiums der Abnormitäten (Anamorphosen). Dazu kommt aber noch die anatomische Methode. *Al. Braun* erwiderte hierauf in seiner Schrift über die Gymnospermie der Cycadeen, es gebe nur eine morphologische Methode, die comparative Methode. Dies ist insofern ganz richtig, als es ein gemeinsamer Charakter aller vier speciellen Methoden ist, dass sie vergleichend vorgehen, aber doch ist es etwas anderes, ob man die entwicklungsgeschichtlichen Stadien vergleicht, oder ob man die morphologische Ausbildung verschiedener verwandter Typen, oder die anatomischen Verhältnisse derselben, oder endlich die sich darbietenden abnormen Anamorphosenreihen vergleichend untersucht. Noch weniger kann behauptet werden, dass es dieselbe Methode ist, ob man morphologische Probleme mit der Entwicklungs-geschichte, dem phylogenetischen Vergleich, den anatomischen Verhältnissen oder mit den Anamorphosen zu lösen sucht. Das ersieht man am besten daraus, dass die Genetiker von *Schleiden* an bis auf den heutigen Tag nur die entwicklungsgeschichtliche Methode bedingungslos, den morphologischen Vergleich und die anatomische Methode nur theilweise und bedingt gelten und walten lassen, die Methode der Anamorphosen aber, welche ihre entwicklungsgeschichtlichen Resultate oft unbarmherzig über den Haufen wirft, unbedingt verwerfen.

Was nun die Gymnospermen, insbesondere die Coniferen betrifft, so sind bisher noch niemals alle vier Methoden gleichmässig zum Zwecke der Aufklärung ihrer morphologischen Blütenverhältnisse verfolgt worden, und darin liegt die Ursache des bisherigen theilweisen oder gänzlichen Misserfolgs, da nur die gleichmässige Benützung aller Methoden, die ich bereits in dem citirten Festvortrag urgirt habe, zu einem richtigen Ziele führt. Die Berücksichtigung nur einer Methode oder nur einiger derselben, namentlich aber die Vernachlässigung oder ungenügende Untersuchung der Anamorphosen, muss zu einem mehr oder weniger unrichtigen Resultate führen.

Die Entwicklungsgeschichte zeigt nur, wie sich die fraglichen morphologischen Gebilde bilden, aber nicht, was sie sind oder wie sie gedeutet werden müssen, was *Eichler* einmal, wo er noch so recht den comparativen Morphologen hervorkehrte und die Irrthümer der extremen Genetiker (die er dazumal in seinen Briefen etwas derber „die Entwicklungs-

geschichtler“ nannte) blossstellen wollte, (bei seiner kritischen Besprechung der Untersuchungen *Reuther's* über die Placenten) sehr treffend gesagt hat.

Die Entwicklungsgeschichte zeigt z. B. in dem vorliegenden Falle, wie die Fruchtschuppe der *Arancariaceen* entsteht, aber ob sie ein *Cladodium* (flacher Zweig), ein *Discus* oder ein Verschmelzungsprodukt von Deckblättern oder Fruchtblättern ist, das kann man aus der Entwicklungsgeschichte nicht ersehen. Sie zeigt ferner, wie die Ovula der Coniferen sich bilden, aber sie lässt nicht erkennen, ob es wirklich nur Ovula oder sehr einfache Fruchtknoten sind, oder vielmehr, sie verführt sehr leicht dazu, die zwei Lappchen des Integuments für zwei Carpiden zu halten, und diese Auffassung wurde dann auch mit desto grösserer Bestimmtheit als wahr vorgetragen, je rückhaltsloser man sich dem Glauben hingab, dass die wahre morphologische Natur aus der Entwicklungsgeschichte erkennbar sei. Diese Erfahrungen könnten doch die Genetiker, soweit sie vernünftigen Gründen zugänglich sind, von ihrem unbeschränkten Vertrauen in die Zuverlässigkeit entwicklungsgeschichtlicher Deutungen abbringen.

Dennoch bin ich aber weit davon entfernt, der Entwicklungsgeschichte ihren grossen Werth absprechen zu wollen, was sich noch aus dem Folgenden ergeben wird, aber ich verlange, dass sie durch die Ergebnisse der anderen morphologischen Methoden controlirt, d. h. aufgeklärt werde, gebe jedoch hinwiederum zu, dass auch sie manches aufklären kann, was bei einseitiger Verfolgung der anderen Methoden unaufgeklärt bliebe.

Den Werth des morphologischen (resp. phylogenetischen) Vergleichs, der eigentlichen Basis des vergleichenden Morphologen, bin ich am wenigsten geneigt in Abrede zu stellen, ja ich schätze ihn höher als die extremen Genetiker, welche sagen, dass er nur eine hypothetische Geltung habe, ins solange als er nicht durch die Entwicklungsgeschichte gestützt und gerechtfertigt werde. Ich behaupte vielmehr, dass auch das Umgekehrte statthaben kann, indem die entwicklungsgeschichtliche Deutung so lange hypothetisch bleibt, als sie nicht durch den morphologischen Vergleich (neben den Anamorphosen) als richtig (oder auch als unrichtig) erwiesen wird. Aber auch dem morphologischen Vergleich droht eine Klippe, nämlich die Gefahr, den richtigen Punkt, von dem der Vergleich auszugehen hat, zu verfehlen. Bei jedem erfolversprechenden Vergleiche handelt es sich zunächst darum, dass man von einem möglichst ursprünglichen und unmittelbar sicher zu verstehenden Gebilde ausgeht und von da aus streng vergleichend auch die minder klar verständlichen, umgebildeten und reducirten Gebilde aufzuklären sucht. Es ist aber nicht immer leicht, den ursprünglicheren Fall herauszufinden. Die reducirten Formen erscheinen einfacher, und man wird leicht verleitet, sie für ursprünglich zu halten. Beispiele solcher Fehlgriffe bei der Wahl des Ausgangspunktes giebt es genug. *Payer*, der die morphologische Natur der Placenten ergründen wollte, ging auch vergleichend vor; er ging aber aus von dem zur Blütenachse terminalen Ovulum und sagte: „siehe da, eine unzweifelhaft axile Placenta mit einer Gipfelknospe.“ Von hier aus ging er schrittweise weiter und musste zuletzt auch die randständigen Placenten als Achsengebilde betrachten, wobei sehr sonderbare Vorstellungen vom Baue des Fruchtknotens zu Tage kamen. Nicht die vergleichende Methode an sich trug die Schuld des Misserfolges, wohl aber die irrige Meinung, dass die Placentation des zur Achse terminalen Eichens primär und an sich verständlich sei, während sie doch durch eine weitgehende Reduction der Ovula eines

Carpids auf ein Ovulum und ein phylogenetisch später auftretendes Einrücken des Ovulums in die verlängerte Richtung der Blütenachse zu Stande kommt und erst dann richtig verstanden wird, wenn man, namentlich wieder mit Hilfe der Anamorphosen, erkannt hat, dass das Ovulum ursprünglich und am häufigsten eine Sprossung des Carpidenblattrandes ist und unter allen Umständen einem Carpid angehört (wenn es nicht, wie einzig und allein bei den Coniferen und Gnetaceen, selbst ein reducirtes Carpid darstellt).

Eichler wollte ebenfalls in vergleichender Weise die Natur der Zapfenschuppe und überhaupt der Blüten der Coniferen erkennen. Es schien ihm, die Bedeutung der Zapfenschuppe von *Dammara* und *Microcachrys* sei bei der Einfachheit ihrer Bildung unverkennbar, und doch haben wir diese Gattungen als am weitesten reducirte Endglieder zweier phylogenetischen Reihen kennen gelernt, welche an sich durchaus unverständlich sind, wenn sie nicht durch die vorhergegangenen phylogenetischen Entwicklungsstufen und durch die Anamorphosen aufgeklärt werden. Die so einleuchtend scheinende und dennoch falsche Annahme, dass das Ovulum von *Dammara* und *Microcachrys* in dem Deckblatt sein zugehöriges Fruchtblatt besitze, liess dann natürlich ein richtiges Resultat des darauf fortbauenden Vergleiches nicht zu. Die Fruchtschuppenexcrecenz ist also in ganz analoger fehlerhafter Weise gefunden und vergleichend deducirt worden, wie *Payer's* axile Placenten.

Nicht besser erging es *Strasburger* (wie vordem auch schon *Al. Braun*), indem er von den Taxeen ausging, welche sich dazu schon darum wenig eigneten, weil ihre aus einem einzigen zum Blütenstempel terminalen Ovulum bestehende Blüte unmöglich einigermassen ursprünglich sein konnte, vielmehr auf vorhergegangene Reductionen deutlich hinwies. Der morphologische Vergleich gerieth bei ihm darum auch alsbald auf einen Abweg, indem zufälliger Weise *Cephalotaxus* in der Blüte zwei Ovularblätter und ein mittleres steriles Carpid besitzt, welche der zweiblütigen Inflorescenz von *Torreya* ähnlich zu sein schienen, daher die Blüte von *Cephalotaxus* aus der Inflorescenz von *Torreya* durch Schwinden der Vor- und Deckblätter abgeleitet und hiemit auch als eine Inflorescenz gedeutet wurde. Damit war etwas Unvergleichbares verglichen und der weitere folgeschwere Irrthum in die vergleichende Deduction eingeführt worden, dass alle Ovula der Coniferen Blüten, d. h. zu rudimentären blattlosen Achsen terminal seien.

Aber auch dann, wenn der morphologische Vergleich den richtigen Ausgangspunkt gefunden hat, dieser aber selbst nicht gehörig aufgeklärt ist, kann der Vergleich sein Ziel, die Aufklärung aller verglichenen Gebilde, nicht erreichen. So z. B. ging *Delpino* ganz richtig von *Ginkgo* unter den Taxaceen und von den Abietineen unter den Araucariaceen aus, auch erkannte er ebenso richtig, dass die Podocarpeen und die Araucariaceen reducirte, der Erklärung durch den Vergleich bedürftige Formen sind, aber was der Samenstiel von *Ginkgo* und was die Fruchtschuppe der Araucariaceen eigentlich ist, blieb ihm wegen Nichtbeachtung der Anamorphosen verborgen. Er nahm einfach an, die genannten Theile seien ventral-basale Excrecenzen des Fruchtblatts, nur weil ihm der Vergleich mit dem ventralen Blattschnitt der Ophioglosseae, Rhizocarpeen, Lycopodiaceen gefiel, ohne einen weiteren Beweis dafür, dass diese Annahme auch wahr ist, für nöthig zu halten.

Auch die anatomische Methode, auf welche sich *Van Tieghem* so viel zu gute thut, dass er über ihr alle anderen Methoden, selbst die entwicklungsgeschichtliche, vernachlässigt,

kann für sich kein vollkommen unanfechtbares Resultat in schwierigen Fragen ergeben. Es ist zwar *Van Tieghem's* und seiner Methode Verdienst, durch den Nachweis der beiden Bündelsysteme in Deckblatt und Fruchtschuppe zuerst gezeigt zu haben, dass die Zapfenschuppe auch bei den Cupressineen, Taxodieen, Araucarien, wo sie einfach zu sein schien, aus zwei diversen Theilen besteht, aber was die innere Fruchtschuppe eigentlich ist, war damit nicht erwiesen.

Aus der Lage der Gefässbündel in einer Ebene und mit dem Gefässtheil nach aussen ergab sich nur soviel, dass die Fruchtschuppe ein Blattgebilde ist, welches seine morphologische Oberseite gegen das Deckblatt gerichtet hat. (Der Discus und das Cladodium war hiermit abgewiesen.) Ob aber dies Blattgebilde einem axilen Basaltheil aufsitzt, oder nicht, ob also die ganze Fruchtschuppe ein Spross oder eine Excrescenz des Deckblatts ist, und ob im ersteren Falle nur ein Blatt vorliegt, wie *Van Tieghem* wegen der äusserlichen Einfachheit des ganzen Gebildes sofort annahm, oder (wie in der Doppeladel von *Sciadopitys*) mehrere collateral verschmolzene Blätter (was doch schon vorher *Braun* und *Cuspery* gefunden haben wollten), das liess sich mit der anatomischen Methode nicht entscheiden. Und wenn auch der Eintritt zweier Gefässbündel aus der Zapfenachse in die Fruchtschuppe der Abietineen, Cupressineen und Taxodieen, wie in normale vegetative Achselsprosse, für die Sprossnatur der Fruchtschuppe geltend gemacht werden konnte, so sprach doch wieder die Abtrennung der Fruchtschuppenbündel vom Deckblattbündel bei den Araucarien mehr für eine Excrescenz. Vom Standpunkte der anatomischen Methode allein liess sich nicht sagen, welches Verhalten das ursprünglichere und für die morphologische Bedeutung maassgebende sein möchte.

Was die vierte Methode, die der Anamorphosen*) oder die teratologische betrifft, so werde ich das bereits früher über sie Gesagte nicht wiederholen; es genügt hier darauf hinzuweisen, dass der hier gegebene Aufschluss über den wahren Werth der weiblichen Blüthentheile der Coniferen und die schönen Homologien bei diesen und den Gymnospermen überhaupt ohne Kenntniss und genaue Berücksichtigung der Anamorphosen sowohl der Coniferenzapfen als auch der Ovula niemals möglich gewesen wäre. Alle drei vorgenannten Methoden

*) Der Ausdruck Anamorphosen scheint den heutigen Botanikern ziemlich fremd zu sein. Er wird nirgends gebraucht, und nachdem ich ihn in meiner „Kritik“ wieder angewendet hatte, wurde er von *Eichler* in dessen Entgegnung nur mit Gänsefüssen citirt. In *Willkomm's* Anleitung zum Studium der wissenschaftlichen Botanik (1854) I. Th. S. 494 werden die Anamorphosen als „Umbildungen von Organen höherer Ordnung in Organe niederer Ordnung“ bezeichnet, nämlich als Produkte der abnormalen rückschreitenden Metamorphose, und werden dort zehn Gruppen von Anamorphosen besonders aufgeführt. Ich halte es für nothwendig, den Terminus Anamorphose wieder zur Geltung zu bringen, weil die Bezeichnung Abnormalität, Bildungsabweichung, Monstrosität einem sehr weiten Begriffe dient, indem z. B. auch Gallen und andere krankhafte Umbildungen, durch Parasiten etc. veranlasst, dahin gezählt werden, welche für die normale Morphologie ohne Werth sind. Ich rechne aber zu den Anamorphosen nicht bloss rückschreitende, sondern auch vorschreitende Metamorphosen (*aná* bedeutet vorwärts und auch zurück), weil diese ebenso verwendbar für die Morphologie sein können, wie die rückschreitenden. Zu den rückschreitenden Anamorphosen zählt z. B. *Willkomm* auch die Umbildung von Blättern und Blatttheilen, sowie von Achsen in Ranken und Dornen. Die Rückbildung dieser wäre also vorschreitende Metamorphose, allein auch diese, welche gerade zur Aufklärung der Ranken und Dornen so wichtig ist, begreife ich unter den Anamorphosen, worunter ich also abnorme Umbildungen meist regressiver aber auch progressiver Art, sofern sie auf Metamorphose (im gebräuchlichen Sinne) beruhen, verstehe.

einzelu und zusammengeuommen sind nicht in Staudu, zwischen den sonst vorhandenen Auffassungen *Strasburger's*, *Eichler's* (und *Delpino's*) und *Van Tieghem's* eine befriedigende Entscheidung herbeizuföhren, resp. das Wahre und Falsche in denselben nachzuweisen. Nur die Anamorphosen konnten die Zusammensetzung der Fruchtschuppe der Abietineen aus Fruchtblättern lehren, nur das vorangegangene richtig gedeutete Studium der Anamorphosen des Ovulums konnte Anhaltspunkte liefern, um die Homologie der Ligula mit dem äusseren Integument, sodann die Umkehrung der Gefässbündel im Integument von *Cephalotaxus* und *Podocarpus* und die Identität dieses Integuments mit beiden Integumenten der dichlamyden Ovula u. s. w. zu verstehen. Bei den Taxaceen leisteten in Ermangelung eigentlicher Anamorphosen wenigstens die abnormen Variationen in Zahl und Stellung der Ovular-Carpiden vortreffliche Dienste. Vielleicht wird das mit den Abnormitäten bei den Gymnospermen gewonnene Resultat Manchen, der bisher den Abnormitäten skeptisch gegenüberstand und nicht gar zu sehr in sein irriges Vorurtheil verstrickt ist, dazu bestimmen, diese Methode mit günstigeren Augen anzusehen.

Aber auch die Methode der Anamorphosen hat ihre Grenzen, und zwar ziemlich eng gesteckte Grenzen. Die Abnormitäten, welche auf reiner, zumal retrograder Metamorphose beruhen und zusammenhängende Übergangsreihen bilden (und nur diese haben morphologischen Werth und bieten die erforderliche Sicherheit), entstehen allzu selten und nur bei gewissen Pflanzen. Bei den meisten sind die metamorphen Gebilde bereits so starr und unwandelbar, dass sie durch physiologische Ursachen nicht ins Schwanken gerathen und keine, weder retrograde, noch progressive Metamorphosen eingehen können. So z. B. sind nur bei wenigen Abietineen (*Picea*, *Larix*, *Pinus*) unter den Coniferen brauchbare Anamorphosen bekannt, hier freilich in einer völlig befriedigenden Vollständigkeit. Was von Zapfendurchwachungen der Taxodien und Cupressineen bisher berichtet worden, ist für die morphologische Erkenntniss wenig zu verwerthen, und von den Araucariaceen, sowie von den Taxaceen sind überhaupt keine Anamorphosen bekannt. Die Abietineen sind zwar durch ihre eigenen Anamorphosen aufgeklärt, aber von ihnen aus ist ein Schluss auf die übrigen Araucariaceen ohne Zuziehung der übrigen morphologischen Methoden unsicher und auf die Taxaceen vollends unmöglich. Darum muss dann die durch die Anamorphosen wenigstens in einem bestimmten Falle aufgeklärte vergleichende Entwicklungsgeschichte und der mit einem sicheren Ausgangspunkte versorgte morphologische Vergleich zur weiteren Untersuchung herangezogen werden.

Dank den Untersuchungen *Strasburger's* über Entwicklungsgeschichte und Gefässbündelverlauf in den Zapfen und Blüten der Coniferen war es möglich, im Verlaufe dieser Studie unter Berücksichtigung des morphologischen Vergleichs und der Anamorphosen, also mittelst aller vier Methoden, ein in morphologischer und phylogenetischer Beziehung befriedigendes Resultat zu gewinnen. Die schwierigste Frage der Morphologie der Gymnospermen, nämlich die Beschaffenheit der weiblichen Coniferenblüten, konnte in dieser Weise allein ihrer Lösung zugeführt werden. Die Anamorphosen waren der Schlüssel, mit dem der Eingang zu allem weiteren Verständniss erst geöffnet werden musste, der feste Grund, auf dem der übrige Aufbau ruhen musste, wenn dieser nicht wieder zusammenstürzen sollte, die einzige Bresche, durch welche man in die spröde Festung der Blütenmorphologie der Coniferen eindringen konnte. Der Vergleich der Anamorphosen mit der Entwicklungsgeschichte der

Abietineenblüthe liess zunächst die Zusammensetzung dieser Blüthe aus 2 fertilen und einem sterilen Carpid erkennen und ergab die richtige Vorstellung des für alle Araucariaceen, die mehr als ein Carpid besitzen, so charakteristischen Symphyllodiums. Der weitere Vergleich der bereits aufgeklärten Abietineenblüthe mit dem Achselprodukt der Cephalotaxeen, insbesondere der beiderseitigen Entwicklungsgeschichte, und die Berücksichtigung der abnormen Variationen des ovulaträgenden Stieles von Ginkgo lehrten sodann, dass die beiden Ovula dieser axillären Blüthe die Carpiden repräsentiren, und dass diese Carpiden, da ein Ovulum überall den Werth eines Blattgliedes hat, auf ein einziges Blattglied reducirt oder monomer sind. Weiterhin führte der Vergleich des Ovulums von Ginkgo mit dem einer Cycas zu der phylogenetisch werthvollen Vorstellung, dass das monomere Ovular-Carpid der Cephalotaxeen durch Reduction aus dem polymeren Fruchtblatt einer cycasartigen Pflanze entstanden sein müsse. Unter Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte, des Gefässbündelverlaufs, des systematischen Vergleichs der Blüthen und der Sprossverhältnisse konnte es nicht zweifelhaft sein, dass auch die Ovula der Podocarpeen und Taxeen monomere Carpiden sind und dass die Blüthe der Podocarpeen als ein monomerer Spross oder ein Sprossglied mit dem zugehörigen einen Ovularcarpid anzusehen ist. Die Einsicht in das phylogenetische Verhältniss der Araucariaceen zu den Taxaceen wurde damit gewonnen, dass sich die bei den Dammareen in Einzahl vorhandene Ligula (sowie die in den übrigen Araucariaceengruppen zur Fruchtschuppenerista verschmolzenen Ligulae) als homolog mit dem Arillus oder äusseren Integument der Taxeen und Podocarpeen herausstellte, indem nachweislich diese Ligula als Verlaubungsform aus dem Arillus der ursprünglicheren Taxaceen hervorging, analog der Grundspreite verlaubter Ovula der Angiospermen. Der Vergleich der Anamorphosen des Angiospermen-Ovulums ergab also, dass die am letzteren abnormale Bildung am Ovulum der Araucariaceen in normaler Weise stattgefunden hat.

Dass aber auch bei den Taxodiaceen, Cupressineen und Araucariaceen die Fruchtschuppe resp. Ligula, obzwar sie mit dem Deckblatt vollkommener verschmolzen ist, dieselbe Bedeutung hat wie die der Abietineen, dass sie nämlich mit ihrem Ovulum oder ihren Ovulis ebenfalls die weibliche Blüthe darstellt, erschien nicht nur als ein nothwendiges Postulat einer einheitlichen Auffassung der gesammten Araucariaceen und der Coniferen überhaupt, sondern es wurde auch wieder durch das übereinstimmende Zeugniß aller vier morphologischen Erkenntnisquellen, ja sogar durch die unmittelbare Anschauung (*Cryptomeria*) unzweifelhaft nachgewiesen.

Eine Bestätigung dessen, dass in dieser Weise der Blütenbau der Coniferen richtig erfasst wurde, lieferte noch der Nachweis einer durchgängigen Harmonie in den Sprossverhältnissen beider Coniferenfamilien.

Dass die monomere Reduction der Carpiden bei den Coniferen und Gnetaceen kein eitles Phantasieprodukt ist, dafür konnte auch noch der Nachweis der analogen monomeren Beschaffenheit der Staubblätter der Gnetaceen erbracht werden. Auch ermöglichte die Erfassung der gleichartigen Reduction der männlichen und weiblichen Sexualblätter bei den Gnetaceen eine begründete und für die phylogenetische Einsicht erspriessliche Vorstellung von der gemeinsamen Stammform der Gymnospermen (*Archigymnospermen*). So darf ich wohl auch den Nachweis eines monophyletischen Ursprungs aller Gymnospermen, ihres phylo-

genetischen Zusammenhangs unter einander und mit den Gefässkryptogamen als ein befriedigendes Resultat der in dieser Studie befolgten allseitigen morphologischen Methode betrachten. Die in morphologischer Hinsicht so wenig geschätzte Teratologie hat aber an diesem letzteren Resultat einen hervorragenden Antheil gehabt, und so bewährte sich glänzend der oben (S. 17) citirte Ausspruch *St. Hilaire's*: „wie sehr dem Naturforscher die Teratologie nützlich ist, nicht nur um ihn zu einer praeciseren Bestimmung der Gesetze der Organisation anzuleiten, sondern auch um die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzen aufzuklären.“

Zu dem hier nochmals mit äusserster Kürze in den Hauptpunkten skizzirten Ergebniss hat uns also die gleiche Berücksichtigung aller vier morphologischen Methoden geleitet, und eben darin, dass alle vier, indem sie einander gleichsam in die Hände arbeiten, ihre Vorzüge summiren, in ihren Schwächen einander wechselseitig beispringen, liegt die Gewähr des richtigen Erfolges, eines in allen Einzelheiten harmonirenden Gesamtergebnisses.

Wenn ich — dies möge zum Schlusse noch gestattet sein zu bemerken — in dieser Darstellung mehr, als mir lieb war, ausführlich und stellenweise weitschweifig sein und mir manche vom eigentlichen Thema ableitende Ausblicke erlauben musste (die sonst viel kürzer hätten ausfallen können): so möge dies damit entschuldigt werden, dass ich mich auf manche neue und in der gangbaren Morphologie noch ungewohnte Anschauungen stützen, manche hinderliche Vorurtheile wegzuräumen suchen und namentlich Methode und Ergebnisse der hieher gehörigen Anamorphosen abermals vertheidigen und rechtfertigen musste.

Grössere Zusätze.

Auf S. 3 nach Z. 12 von unten ist einzuschalten:

Denn er musste zuletzt doch einsehen, dass der Zapfen von *Dammara* und die Beerenzapfen der *Podocarpeen* keine einfachen Blüten sein können, wenn der Zapfen der übrigen *Araucariaceen*, wie die Zapfendurchwachsungen bewiesen hatten, eine Ähre ist. Dann aber musste das Ovulum von *Dammara* und den *Podocarpeen* die ganze Blüthe sein, was ja auch bei den *Taxeen* vollkommen evident ist. Durch Verallgemeinerung dieses an sich richtigen Resultats gelangte sodann *Braun* dazu, die Ovula der Coniferen, die ihm ohnehin für Sprosse galten, überhaupt für deren weibliche Blüten und desshalb die Blätter, aus welchen die Fruchtschuppe der *Araucariaceen* besteht, als deren Deckblätter anzusehen. Die Vorstellung phylogenetischer Reduction war ja damals der Morphologie noch fremd.

Auf S. 8 nach Z. 15 von oben möge eingeschaltet werden:

Ich verfiel damit ziemlich in denselben Fehler, den bereits *Al. Braun* (Polyembryonie 1860) begangen hatte, indem er bei den meisten *Araucariaceen* zwar richtig die Fruchtschuppe aus *Carpiden* bestehend anerkannte, aber bei *Dammara* und *Phyllocladus* wegen augenscheinlichen Mangels einer Fruchtschuppe irrtümlich die Deckblätter als die wahren *Carpiden* deutete.

Auf S. 14 nach Z. 11 von oben hat zu folgen:

Um eine bessere Übersicht über die verschiedenen hier besprochenen Ansichten und Theorien zu gewinnen, kann man die verschiedenen Auffassungen der weiblichen Coniferenblüthen füglich in drei Kategorien bringen, nämlich:

I. Der sog. Zapfen (holziger Zapfen oder Beerenzapfen) ist eine ährige Inflorescenz; die (äusseren oder einzigen) Zapfenschuppen sind blosse Brakteen, ihr Achselprodukt ein Spross.

1. Das ganze Achselprodukt der Brakteen dieser Ähren, also auch die Fruchtschuppe mit den Eichen, ist die Blüthe.

Die Fruchtschuppencrista ist ein Carpid (so überall nach *Van Tieghem*) oder meistens ein Verschmelzungsprodukt mehrerer Carpiden, welchen die Ovula zugehören (*Al. Braun* früher, *Caspary*, *Engelmann*). Die fruchtschuppenlose Blüthe (*Taxaceen*, *Dammara*) ist bisher nicht sicher und allgemein richtig gedeutet, das anscheinende Fehlen der Carpiden nicht aufgeklärt.

2. Jedes einzelne Ovulum ist eine Blüthe; Carpiden fehlen oder sind in der Hülle des Ovulum zu suchen.

Das ganze Achselprodukt ist hiernach nur dort eine Einzelblüthe, wo nur 1 Eichen vorhanden ist; wo es mehrere Ovula trägt, ist es eine kleine secundane Inflorescenz. Die Fruchtschuppe wird entweder (*Al. Braun's* zweite Ansicht) als Verein der Blüthendeckblätter, oder als Achsengebilde und dann entweder als

Discus der Blütenachse (*Strasburger*) oder als Cladodium (*Baillon*) gedeutet. Das Ovulum selbst gilt entweder als solches, terminal zu einer hypothetischen Achse (*Braun* und *Eichler*, *Strasburger* später) oder als Fruchtknoten (*Baillon*, *Strasburger* früher).

III. (3.) Der Zapfen ist selbst die weibliche Blüthe; die Zapfenschuppen (resp. die äusseren Schuppenblätter) sind die Carpiden, welche die Ovula direkt oder auf einer ventralen Excrescenz (Fruchtschuppe, antisperme Placenta) erzeugen.

Wo die Fruchtschuppe nur oberwärts vom Carpid sich absondert, hat sie sich noch nicht vollkommen aus dem Carpid individualisirt (*Eichler*), oder ist sie umgekehrt vollkommener mit ihm verschmolzen (*Delapino*).

Es wird sich zeigen, dass von den drei principiell verschiedenen Auffassungsarten die erste (I. 1.) auf Wahrheit beruht. Die zweite (II. 2.) kommt der Wahrheit noch einiger-massen nahe, während die dritte ihr gänzlich zuwiderläuft. Und zwar hat bereits 1860 *Al. Braun* die richtige Erklärung der weiblichen Blüthen der gesammten Araucariaceen (ausgenommen *Dammara*), 1869 *Van Tieghem* die ganz richtige Deutung derselben Blüthen bei den Podocarpeen und bei *Dammara* gegeben. Die wenigen übrigen Taxaceen (Taxeen und Cephalotaxeen), welche diese beiden Autoren noch nicht genau genug oder nicht ganz richtig erkannt hatten, hätten dann in Übereinstimmung mit den vorgenannten Coniferen unschwer gedeutet werden können, was aber nicht geschah. Es bestätigt sich auch hier wieder einmal die alte Erfahrung, dass die Wahrheit zwar frühzeitig, aber nicht vollständig genug erkannt, und dann wegen unzulänglicher Begründung von späteren irthümlichen Ansichten selbst nach gründlicher empirischer Forschung zurückgedrängt wird.

Auf S. 32. nach Z. 8 von oben ist einzuschalten:

Eichler berief sich zum Erweise der Excrescenznatur der Fruchtschuppe unter anderem darauf, dass selbst bei den Abietineen die Fruchtschuppe mit der Basis des Deckblatts vereinigt ist. Auch dieses Argument wird aber hinfällig, wenn man nicht bloss die grösseren oberen Zapfenschuppen, sondern auch die kleinen untersten Fruchtschuppen beachtet. Ein empfehlenswerthes Demonstrationsobjekt sind die Zapfen des Lärchbaums. Die Deckblätter der kleinen untersten Fruchtschuppen derselben sind nadelförmig, und die Nadel fällt vom stark angeschwollenen und verbreiterten Blattkissen ab. Auf einem scharfen Längsschnitt durch dieses Blattkissen und die darüber stehende (sterile) Fruchtschuppe sieht man letztere deutlich in der Axille des Blattkissens auf der Zapfenrhachis inserirt, also gleich der normalen Achselknospe aus der aufsteigenden Blattspur, d. h. aus der Achse, entsprungen, so dass schon der gleiche Ursprungsort die Homologie der Achselknospe und der Fruchtschuppe bezeugt. Dass gegen den Gipfel des Zapfens die Vereinigung an der Basis des Deckblatts und der Fruchtschuppe zunimmt, entspricht der allgemeinen Regel. Auch bei den Cupressineen (z. B. *Thuja*, *Thujopsis*, *Chamaecyparis*) sind Deckblatt und Fruchtschuppe im oberen Theile des Zapfens noch inniger verschmolzen als am Grunde desselben, sodass sich die Blattränder des Deckblatts an den zwei untersten Schuppen viel weiter bis gegen die Basis hin verfolgen lassen, und der freie Gipfeltheil der Fruchtschuppe grösser entwickelt ist als an den oberen Zapfenschuppen.

Auf S. 32. nach Z. 1 von unten:

Dem hier erläuterten morphologischen Baue des Symphyllodiums entspricht auch der oft besprochene anatomische Bau. *Eichler* hat freilich gegen die Sprossnatur der Fruchtschuppe den auch von *Pax* (Allgem. Morphol. d. Pflanz. S. 261) gebilligten Einwurf erhoben, dass die

Orientirung der Gefässbündel und ihre Anordnung in einer Ebene wohl einem Blattorgan, nicht aber einem Spross entspricht. Aber die Fruchtschuppe ist ja zum allergrössten Theile ein Blattorgan, sie besteht ja, einen minimalen basalen Achsentheil abgerechnet, aus collateral verschmolzenen Blättern oder, bei *Araucaria*, aus einem einzigen Blatt. Es treten in den Achsentheil der Fruchtschuppe, wie gewöhnlich, 2 Bündel ein, welche sich weiterhin, bereits im blattwerthigen Theile derselben, in einer Ebene weiter verzweigen. Der obige Einwurf würde also nur einen normalen Spross mit radial angeordneten Stengelgliedern und Blättern und mit terminalem Vegetationspunkt, oder auch ein Cladodium mit Recht treffen, aber das Symphyllodium trifft er nicht. Überhaupt ist es zu verwundern, dass ein solcher Einwurf entstehen und Beifall finden konnte, nachdem das als Doppelnadel bei *Sciadopitys* bekannte und von den Morphologen (auch von *Eichler*) anerkannte Symphyllodium dieselbe Lage der (allerdings wegen Schmalheit der 2 verschmolzenen Blätter nicht weiter verzweigten) Gefässbündel zeigt. Jener Einwurf wäre nur bei *Delpino* berechtigt, welcher das Symphyllodium (Spross) bei *Sciadopitys* auch nicht anerkennt, sondern die Doppelnadel, gleich der Fruchtschuppe, als Excescenz ihres Deckblatts betrachtet, worin ihm aber noch Niemand beigeppflichtet hat, und auch kaum beipflichten wird.

Auf S. 53. nach Z. 15 von unten:

Wenn *Pax* (Allgem. Morph. S. 260) sagt, dass die Ansicht, nach welcher der Coniferenzapfen eine Inflorescenz ist, ihre Zuflucht zu einem weitgehenden Abort nehmen muss, so ist unter „Abort“ vielmehr „Reduction“ zu verstehen, was nicht dasselbe ist. Wir haben selbst für die Podocarpeen gar keinen Abort nöthig gehabt, wohl aber eine weitgehende Reduction, welcher Prozess im phylogenetischen Entwicklungsgange sicherlich eine grosse Rolle gespielt hat, und ohne dessen Anerkennung eine rationelle phylogenetische Morphologie nicht möglich ist.

Auf S. 57. nach Z. 3 von oben:

Den späteren Auseinandersetzungen vorgreifend, wäre hier noch die interessante Thatsache zu bemerken, dass die weiblichen Blüthensprosse der Coniferen, als mehr oder weniger (im Vergleich mit den Cycadeenblüthen) reducirte Sprosse, allen drei mehr abnormalen Sprosskategorien angehören, und dass ein normaler Blüthenspross, mit mehreren decussirten Ovularcarpiden, nur ausnahmsweise bei *Ginkgo* vorkommen kann. Zur ersten Kategorie, mit decussirten Vorblättern und einem terminalen Carpid, gehört der Spross der Taxeen, in die zweite Kategorie, mit mehreren Carpiden aber ohne Vegetationspunkt, gehören die Blüthensprosse der Cephalotaxeen und fast aller Araucariaceen, der dritten Kategorie monomerer Sprosse gehören die Blüthen der Podocarpeen und der Dammareen (*Araucariaceen Eichler's*, nämlich *Araucaria* und *Dammara*) an.

Auf S. 71 nach Z. 3 von oben ist einzuschalten:

Diese Verschmelzung ist auch etwas, was den Anhängern der Excescenztheorie an unserer Auffassung der Coniferenzapfen nicht gefällt. So rechnet *Pax* (l. c. S. 260) unter die Schwierigkeiten, mit denen diese Auffassung nach seiner Meinung zu kämpfen hat, auch den Umstand, dass sie, „an sich complicirter als die *Eichler'sche* Deutung, zu weitgehender congenitaler Verwachsung ihre Zuflucht nehmen muss“, als ob so eine Verschmelzung irgendwie bedenklich oder beispieldlos wäre. Muss ja doch eine morphologische Erklärung z. B. des Erlens-

zapfens zu einer ganz ähnlichen Verschmelzung ihre Zuflucht nehmen. Mit demselben Recht oder Unrecht, mit dem die Excrescenztheorie die Zapfenschuppe einer Cupressinee oder Taxodiee (namentlich *Cryptomeria*) für ein Blatt mit einer ventralen Excrescenz ausgiebt, könnte (freilich von der Orientirung der Gefässbündel abgesehen) die Zapfenschuppe von *Alnus* als ein Blatt mit 4lappiger ventraler Excrescenz gedeutet werden, denn die 4 Vorblätter, die sogar zweierlei verschiedenen Achsen zugehören, sind unter sich und mit dem Deckblatt ebenso verschmolzen, wie die Carpiden einer Cupressinee oder Taxodiee, die doch nur einer Blütenachse zugehören. Die Verschmelzung des Deckblatts mit den Blättern seines Achselsprosses ist also durchaus nichts so Besonderes, so Unerhörtes. Überhaupt sollte doch schon einmal die Scheu vor congenitalen Verschmelzungen, welche im Pflanzenreiche äusserst häufig vorkommen, ein Ende nehmen. Was aber den Vorzug der Einfachheit der Excrescenztheorie bei den Coniferen betrifft, so ist das ein imaginärer Vorzug, weil die Dinge in Wesenheit oftmals nicht so einfach sind, als sie zu sein scheinen.

Auf S. 71. Z. 11 von oben nach nachzuweisen ist die nachträgliche Bemerkung anzufügen:

Neuestens habe ich ersehen, dass bei *Chamaecyparis Lawsoniana* die Fruchtschuppe bald 6, bald 4, bald nur 2 Ovula, und zwar alle in einer Querreihe trägt, woraus zu schliessen ist, dass dort auch 4—6 Carpiden oder Ligulae in der Fruchtschuppe verschmolzen sind. Daraus ergibt sich auch, dass diese Art zu *Chamaecyparis* (wenn man überhaupt diese Gattung gelten lässt) und nicht zu *Cupressus* (welche viele Ovula in mehreren Querreihen, also mehreilige Carpiden besitzt) gehört.

Auf S. 83. nach Z. 13 v. unten:

Die Zahl der Eichen auf einer Fruchtschuppe der *Thuja*opsis ist übrigens sehr veränderlich, wie ich bei einer kürzlichen Untersuchung junger frischer Zapfen gefunden habe. Bei reichlichster Entwicklung werden an den mittleren Fruchtschuppen allerdings 5 Ovula angelegt, in der Anordnung des Bildes der *Fl. japon.*, nämlich 3 in einer unteren inneren Reihe, 2 mit ihnen alternirende höher inserirt, also in äusserer Reihe. Häufiger werden jedoch nur die 3 unteren Eichen, also in der für die übrigen Coniferen normalen Eichenreihe gebildet, an den oberen Fruchtschuppen davon oftmals nur die 2 seitlichen (wie bei *Thuja*), zuletzt nur ein medianes (wie bei *Biota orientalis*). Was das (unvollkommene) Schildchen der Zapfenschuppe betrifft, so besteht es hier wie bei anderen Cupressineen und Taxodieen (*Cupressus*, *Chamaecyparis*, *Taxodium*, *Cryptomeria*) aus zwei constituirenden Theilen, nämlich aus der vom Deckblatt gebildeten unteren und der von der Fruchtschuppe gebildeten oberen Hälfte. Dass die Fruchtschuppe keine blosse Anschwellung des Deckblatts, sondern ein besonderes, wohl abgegränztes, ventral-axilläres Erzeugniss des Deckblattes ist, sieht man direkt an den untersten Zapfenschuppen oft sehr deutlich. Die blosse „Anschwellung“ *Eichler's* beruht also auf einer unvollkommenen Anschauung, und ebenso ist auch *Pax* im Unrecht, wo er sagt: bei den Cupressineen müsste der gesammte Achselspross und sein Tragblatt zu einem einheitlichen, ungegliederten Gebilde verschmelzen. Die Verschmelzung ist zwar theilweise gross, aber doch nie so, dass man die beiden Theile nicht immer unterscheiden könnte. Als neues Beweisobjekt für die Zusammensetzung der Fruchtschuppe aus Carpiden fand ich einmal eine Zapfenschuppe, an welcher die innere Fruchtschuppe gerade über dem einen lateralen

der drei vorhandenen Eichen einen dem Deckblatt zugekehrten (opponirten) freien Carpidenobertheil gebildet hat, ähnlich den Carpidenspitzen von *Cryptomeria*. Es ist daraus zu ersehen, dass in der normalen Fruchtschuppe von *Thujopsis* (ebenso auch von *Cupressus*, *Chamaecyparis*) die Carpidenspitzen, welche *Cryptomeria* noch erhalten hat, reducirt (ablastirt) sind. Näheres über die Fruchtschuppen von *Thujopsis*, sowie von *Chamaecyparis Lawsoniana* werde ich anderwärts, zugleich mit Abbildungen, bringen.

Auf S. 93. Z. 1 von unten setze nach begränzen:

Indessen ist der Zapfenstiel der Lärche schon etwas im Übergange in den Langtrieb begriffen, indem unter dessen nadelförmigen Blättern doch schon mehr verlängerte Blattkissen entwickelt sind. Auch die noch nadelförmigen, abfälligen Deckblätter der untersten, kleinsten, sterilen Fruchtschuppen der Lärche besitzen breit angeschwollene Blattkissen. Hierbei möchte ich auf einen Umstand hinweisen, der eigentlich einen anderen Punkt, nämlich die Metamorphose der Deckblätter des Zapfens von *Larix* betrifft, und der noch ein besonderes Argument gegen die Excrescenztheorie abgiebt. Es wurde schon auf S. 39 auf die Unwahrscheinlichkeit einer Consequenz der Ansicht *Delpino's* hingewiesen, nach welcher der samentragende Fruchtschuppenstiel von *Ginkgo* eine Excrescenz seines Tragblatts, dieses also das eigentliche Fruchtblatt sein soll. Dieses Fruchtblatt wäre nämlich bald ein Laubblatt, bald ein Niederblatt, also wäre hier bei einer Conifere ein gänzlicher Mangel einer bestimmten Fruchtblattmetamorphose zu constatiren, was nicht einmal bei den Farnen vorkommt. Dasselbe gilt aber auch von den Deckschuppen mancher Zapfen, speciell von *Larix*. Auf die untersten nadelförmigen, also laubblattartigen Deckblätter folgen im selben Zapfen höherhin am Grunde schuppenförmig verbreiterte, nur an der Spitze nadelartige Übergangsblätter, während die obersten kurz bespitzten Deckblätter entschieden schuppenförmige Gestalt haben.

Dass die Brakteen in einem Blütenstande nach dem Gipfel desselben hin aus Laubblättern allmählich in schuppenförmige Hochblätter sich metamorphosiren, kommt häufig vor; wo aber findet sich bei Phanerogamen, ja selbst unter den Gefässkryptogamen ein Beispiel, dass ein Fruchtblatt keiner bestimmten Metamorphosenformation angehören würde? Selbst *Cycas*, bei der noch regelmässige Durchwachsung der Blüthe stattfindet, besitzt eigenthümlich metamorphosirte Carpiden. Selbst bei den Lycopodinen ist das Fruchtblatt entweder durchgehend noch ein blosses Laubblatt (*Lycopodium selago*, *Isoëtes*), oder es unterliegt durchaus einer bestimmten (hochblattartigen) Metamorphose. Schon desswegen ist die Wahrscheinlichkeit viel grösser, dass die Deckschuppen der Zapfen Deckblätter, als dass es Fruchtblätter sind. So wie bei *Ginkgo* das samentragende Achselprodukt der Laub- und Schuppenblätter ganz entschieden ein Blüthenspross ist, so ist, bereits dieser Analogie nach, auch die Fruchtschuppe ein Achselspross ihrer bald laub- bald schuppenblattartigen Tragblätter.

Auf S. 139. Z. 15 von oben ist nach entscheiden einzuschalten:

Ich habe mich indessen noch während des Druckes dieser Abhandlung überzeugt, dass die anatomische Methode im vorliegenden Falle doch nicht so ohnmächtig ist, als es nach den bisherigen Daten über die Gefässbündel der Fruchtschuppe schien. Die Anordnung dieser Bündel ist in der axilen Basis derartig, dass sie die Achsenatur dieser Basis geradezu beweist, womit die Excrescenztheorie, selbst auch für den, der den Anamorphosen oder meiner Deutung derselben nicht trauen wollte, schlagend widerlegt wird. Die anatomische Methode

beweist also wenigstens soviel, dass die Fruchtschuppe ein Spross sein muss, das morphologische Verständniss dieses Sprosses kann sie aber nicht geben und die Verschmelzung mehrerer Carpiden in der Fruchtschuppencrista kann sie auch nicht zeigen. Das Nähere über die Gefässbündel der Fruchtschuppe werde ich so bald wie möglich in einer Sitzung unserer Gesellschaft mittheilen.

Berichtigungen.

S. 6. Z. 3 v. unten nach vorangegangen, setze: ja für einen Theil der Coniferen (Dammara und Phyllocladus) hatte schon *Al. Braun* 1860 diesen Gedanken ausgesprochen.

S. 7. Z. 9 von oben lies: Carpid statt *Capid*.

S. 11. Z. 3 von oben lies: nach der Excrescenztheorie *Eichler's* statt: nach *Eichler's*.

S. 15. Z. 18 von unten nach *Buchenau* setze: *Penzig* hinzu.

S. 24. Z. 18 von unten lies: ihrer statt *ihnen*.

S. 28. Z. 2 von unten lies: einem statt *einer*.

S. 30. Z. 9 von unten vor *Thuja* setze: *Cunninghamia*, *Thujopsis*.

S. 31. Z. 19 von oben lies: drei solche statt *drei*.

S. 42. Z. 20 von unten lies: darstellt statt *derstellt*.

S. 49. Z. 1 von oben lies: Sprosses statt *Sprosse*.

S. 49. Z. 5 von unten lies: Umbildung der Blüthe statt *Umbildung*.

S. 61. Z. 2 von unten lies: reproduktive Organ statt *Organ*.

S. 65. Z. 14 von oben lies: Integumente statt *Integumente*.

S. 72. Z. 18 von oben lies: Araucariaceen statt *Araucariaceen*.

S. 90. Z. 16 von unten lies: 2blüthigen statt *1—2blüthigen*.

S. 92. Z. 1 von oben lies: Eupodocarpeen statt *Podocarpeen*.

S. 96. Z. 19 von oben nach spiraligen setze: oder *decussirten*.

S. 108. Z. 17 von unten lies: Zapfenschuppen statt *Carpiden*.