Zur Deutung der weiblichen Blüten der Cupressineen nebst Bemerkungen über Cryptomeria.

Von

Dr. Aug. Bayer,

Příbram, Böhmen.

Mit Tafel IV.

Wenn wir die zahlreiche Reihe von Arbeiten und Studien, welche die Morphologie der weiblichen Koniferen-Blüten zum Gegenstande haben, überblicken, so erkennen wir, daß die größte Aufmerksamkeit der Erklärung der Fruchtschuppe der Abietineen gegewidmet wurde, wogegen die anderen Koniferengruppen meist nur flüchtig behandelt wurden. Durch viele Beobachtungen ist man, was die erwähnte Familie anbelangt, zu einem positiven Erfolge gelangt, sodaß in der jetzigen Zeit die morphologische Deutung der Fruchtschuppe bei den Abietineen völlig klar vor Augen liegt.

Es wurde bewiesen, daß bei den Koniferen überhaupt zweierlei Grundtypen der weiblichen Blüten vorkommen: einmal stehen die Samenanlagen (Eichen) auf der Fläche einer Schuppe oder in deren Achsel auf der Achse erster Ordnung, d. h. die "Fruchtschuppe" stellt ein einfaches Fruchtblatt vor (z. B. bei Phyllocladus, Microcachrys); das anderemal stehen sie auf der Achse zweiter Ordnung, d. h. die "Fruchtschuppe" erscheint aus einer Stützbraktee und aus einem eigentlichen, hinter derselben stehenden, einem axillaren verkümmerten Sprosse angehörenden Fruchtblatte (eventuell aus zwei oder mehreren Fruchtblättern) mehr oder weniger deutlich zusammengesetzt.

Auf Grund dieser sehr bemerkenswerten Tatsache, welche augenscheinlich für die ganze Koniferen-Systematik als grundsätzlich wichtig angesehen werden und darum zum Teilungsgrunde gemacht werden muß, resultiert eine, von der bisher anerkannten etwas abweichende Verteilung der Gattungen in der Familie der

Koniferen (17).

Der ganzen Gruppe der Cupressineen wurde bisher in Bezug auf die Deutung der "Fruchtschuppe" eine unverdient kleine Aufmerksamkeit gewidmet. Es ist ersichtlich, daß in der ganzen Gruppe, so wie sie von Eichler aufgefaßt wurde (4), die Fruchtschuppe nirgends so deutlich aus zwei morphologisch verschiedenen Teilen (der Stützbraktee und dem Fruchtblatte) zusammengesetzt erscheint, wie es bei den Abietineen der Fall Die "Fruchtschuppe der Cupressineen weist eine gewisse Kompliziertheit in der Fruchtreife nur insoweit auf, als ihr innerer Teil oberhalb der Eichen meistenteils bedeutend anschwillt und hervorwächst, sodaß manchmal eine stark hervorragende kammartige Wulst entsteht, auf deren äußerer Fläche dann die Fruchtschuppenspitze als ein mehr oder weniger deutlich abgesondertes Anhängsel aufsitzt, weshalb hier dem Anschein nach eine zusammengesetzte "Fruchtschuppe" vorkommt; die äußerlich aufsitzende Spitze wird als eine Stützbraktee, der innere wulstige Teil als ein Fruchtblatt gedeutet.

Bevor wir an die Behandlung einiger Vertreter der Cupressineen herantreten, möge ein Hinblick auf die Gruppe der Taxodineen gestattet sein. Von Velenovský (17) wurde bereits der Beweis erbracht, daß bei den Taxodineen-Gattungen Sequoia, Arthrotaxis, Sciadopitys, Cunninghamia ganz ähnlich wie bei Araucaria und Agathis eine ganz einfache "Fruchtschuppe" vorkommt, welche als ein Fruchtblatt zu deuten ist. Die Gruppe der Taxodineen erscheint darnach unnatürlich und muß aufgehoben werden, weil die übrigen, früher hierher gezählten

Gattungen wiederum andere Blütenverhältnisse besitzen.

Eichler (2) macht auf die Ähnlichkeit der inneren Fruchtschuppenverdickungen bei Taxodium, Sciadopitys, Cryptomeria aufmerksam, und will in ihrer Größe und Ausbildung einen gewissen Übergang ersehen, wodurch er seine Ansicht begründet, daß alle diese Bildungen mit der zusammengesetzten Fruchtschuppe der

Abietineen homolog sind.

In welch' überraschender Weise aber eine solche äußere Ähnlichkeit zu irrigen Schlüssen führen kann, zeigt sich am besten bei der Gattung Cryptomeria. Die "Fruchtschuppe" von Cryptomeria unterscheidet sich von derjenigen bei Arthrotaxis nur dadurch, daß die wulstige Anschwellung oberhalb der Eichen bei Cryptomeria in einige (2-6) Zähne gespalten, also in der Form eines Kammes ("Crista") ausgebildet sind. Die wahre morphologische Natur der ganzen "Fruchtschuppe" ist dennoch bei den beiden Gattungen eine völlig verschiedene. Indem bei Arthrotaxis die "Fruchtschuppe" ein einfaches Fruchtblatt vorstellt, dessen innerer Teil wulstartig angeschwollen ist, hat der kammartige Wall bei Cryptomeria (Fig. 1, cr) eine ganz andere Bedeutung: er ist so vielen zusammengewachsenen Phyllomen eines axillaren Fruchtsprosses (dessen Achse zur Verkümmerung gelangte) gleichwertig, wie viele Zähne er besitzt; die anhängselartige Blattspitze, welche dem Rücken des Kammes aufsitzt (Fig. 1, b), stellt eine Stützbraktee

dieses Fruchtsprosses vor. Diese Erklärung, welche für die Cryptomeria-Fruchtschuppe von Velenovský (17) gegeben wurde, wird durch das Verhalten der "Fruchtschuppen" auf den häufig vorkommenden durch gewachsenen Zapfen und durch die Stellung, Zahl und Orientierung der Gefäßbündel bestätigt.

Weil das Erkennen der wahren Natur der "Fruchtschuppe" von Cryptomeria für die Lösung der Frage von dem Blütenbau der ganzen Koniferen-Familie von größter Wichtigkeit ist, sei es gestattet, einige Beobachtungen als Beweis für die Richtigkeit der

oben angeführten Deutung der Fruchtschuppe anzuführen.

Eine sehr häufige Erscheinung bei Cryptomeria sind durchgewachsene Zapfen (Fig. 1). Die oberen Schuppen eines solchen Zapfens verlieren plötzlich die innere kammartige Anschwellung und gleichzeitig verschwinden immer auch die Samenanlagen — wie dies übereinstimmend ebenfalls von Velenovský (17) beobachtet wurde —, was uns klar und deutlich belehrt, daß zwischen den beiden Bildungen, der "Crista" und den Eichen, ein

Zusammenhang besteht.

Unterhalb der fertilen Fruchtschuppen stehen einige breitere Schuppen, welche nach unten allmählich in die normale nadelförmige Form übergehen. Von den letzteren Schuppen pflegen einige in ihrer Achsel manchmal kleine Knospen oder sterile Ästchen zu tragen (Fig. 1, s_1). Solche sterile Axillarsprosse (Fig. 3—6) beginnen immer mit zwei gegenüberstehenden lateralen Blättchen (Prophylla α , β), das dritte Nadelblatt (c) steht adossiert, das vierte (d) auch fast in der Mediane dem adossierten gegenüber. Die folgenden Phyllome stehen in der normalen spiraligen Stellung. Sind solche Achselknospen verkümmert (Fig. 4—6), so pflegen die Prophylla α , β auffallend vergrößert und in der Mediane hinter der Stützbraktee mehr oder weniger einander genähert zu sein, ja sie berühren sich nicht einmal mit ihren Rändern, während sie an der, der Achse zugewandten Seite von einander weiter entfernt sind (Fig. 6). Das dritte Phyllom (c) ist in der Regel bedeutend kleiner, das vierte (d) dagegen etwas größer. Die anderen Blättchen pflegen oft ganz rückgebildet zu sein.

In der Vergrößerung und Annäherung in der Mediane der ersten zwei Blättchen des Axillarsprosses sehen wir ganz analoge Verhältnisse, wie man sie bei den durchgewachsenen Larix-Zapfen wahrnimmt (16), mit dem Unterschiede, daß die transversalen Schuppen bei Cryptomeria mit ihren vorderen, bei Larix dagegen mit den hinteren (der Achse zugekehrten) Rändern zu einander

rücken.

Verkümmerte sterile Achselknospen findet man öfter auch in der Achsel der Schuppen, welche auf den durchgewachsenen Zapfen oberhalb der eigentlichen "Fruchtschuppen" folgen (Fig. 1, s_2 , s_3).

Das gleichzeitige Verschwinden der "Crista" und der Eichen und das Erscheinen der sterilen Achselknospen anstatt der "Crista" sowohl oberhalb, als auch unterhalb der fertilen "Fruchtschuppen" läßt mit voller Sicherheit annehmen, daß die "Crista" der "Fruchtschuppe" mit den Blättern eines Axillarsprosses gleichwertig und zwar aus so vielen zusammengewachsenen Schuppen des letzteren entstanden ist, in wieviele Zähne sie gespalten erscheint. Die nach außen abgelenkte Spitze der Fruchtschuppe stellt die Stützbraktee vor.

Die Richtigkeit dieser Deutung der "Crista" wird sehr schön durch die anatomischen Verhältnisse illustriert. Wenn die Zähne der "Crista" als Phyllome einer verkrümmten Achse angehören, so müssen sie auch zu derselben wie zu ihrem Zentrum orientiert sein. Die Querschnitte durch die ganze "Fruchtschuppe" lassen wirklich so viele deutlich gesonderten Gefäßbündel erkennen, aus wie vielen Phyllomen (die Stützbraktee mitgerechnet) die ganze Fruchtschuppe zusammengesetzt ist (Fig. 2). Alle Gefäßbündel sind so gestellt, daß ihr Xylem nach innen, das Phloëm nach außen gekehrt ist, wie es auch die ursprüngliche Stellung einzelner Phyllome voraussetzt. Man vergleiche auch die Abbildung, welche Warming (Hdb. d. system. Botanik, S. 186, Fig. 249) zeichnet, wo er auf einem Längsschnitte durch die Mitte der Fruchtschuppe ganz deutlich die umgekehrte Orientierung des Holzteiles und des Bastteiles wiedergibt. Er sagt auch richtig: "Die Leitbündel, welche in die Deckschuppe eintreten, wenden das Holz aufwärts und den Bast abwärts, wie sonst in einem Blatte; die Leitbündel, welche in die Fruchtschuppe hinaufgehen, haben die umgekehrte Anordnung von Holz und Bast."

Die Gattung Cryptomeria bietet uns also so viel Material, und zwar nicht abnormer, sondern ganz normaler Natur, daß sie allein zur Bestätigung der Sproßtheorie der Abietineen dienen kann. Man braucht nicht einmal die abnormen durchgewachsenen Zapfen von Larix und anderen Abietineen zu kennen, um sich dennnoch eine richtige Vorstellung davon zu machen, in welcher Weise die zusammengesetzte "Fruchtschuppe" entstanden ist. Und doch wurde Cryptomeria in eine Gruppe eingereiht, wo an der Kompliziertheit der Fruchtschuppe gezweifelt wurde.

Wie die Gattungen der Gruppe Taxodineae einen abweichenden Blütenbau besitzen, so scheint auch die Gruppe der Cupressineae betreffs der weiblichen Blüten einer gründlichen Erklärung zu bedürfen.

Von den Cupressineen-Gattungen habe ich besonders dem Juniperus meine Aufmerksamkeit zugewendet. Die ungewöhnliche gegenseitige Stellung der Samenanlagen und der Fruchtblätter wurde auf mannigfache Weise gedeutet. Wie überhaupt die Blätter bei Juniperus in dreizähligen Quirlen stehen, so besteht auch der weibliche Blütenzapfen aus einigen Quirlen von gewöhnlichen, sterilen Deckschuppen, auf welche in der normalen Blüte ein dreizähliger Wirtel von "Fruchtschuppen" folgt, mit welchem dann drei Samenanlagen alternieren.

Ohne auf die historische Entwicklung der Ansichten über die morphologische Bedeutung einzelner Blütenteile einzugehen, wollen wir nur den jetzigen Stand dieser Frage hervorheben. Gegen die von Payer, Eichler, Oerstedt stammende und von Strasburger verteidigte Ansicht, daß von den Eichen je eins zu einer Fruchtschuppe gehöre und diese deswegen die Natur eines Fruchtblattes besitze — stellt man die Art und Weise der Verwachsung der Eichen mit den Fruchtschuppen in den jüngsten Entwicklungsstadien, und dann den Umstand, daß die Eichen von Anfang an in alternierender Stellung mit den "Fruchtschuppen" angelegt werden, ohne daß irgend eine Orientierung zu diesen "Fruchtschuppen" zu sehen wäre. Aus diesen Verhältnissen schließt man, daß die Samenanlagen einfach umgebildete Fruchtblätter vorstellen¹), wobei selbstverständlich dem nächsten Schuppenquirl (den "Fruchtschuppen") bloß der Charakter von Deckschuppen (Brakteen) zuzuschreiben wäre.

In diesem Sinne wurde unlängst eine Arbeit von Kubart (6) veröffentlicht. Man muß anerkennen, daß sich dieselbe auf gründliche und fleißige Beobachtungen stützt und viele gute Gedanken enthält, doch beruht sie betreffs der morphologischen Deutung der weiblichen Juniperus-Blüte auf einer Methode, welche in ihrer Isoliertheit in der vergleichenden Morphologie nicht zu einem verläßlichen Resultate führen kann. Man bestrebt sich nämlich zur morphologischen Deutung einzelner Teile des Blütenzapfens durch das Studium der Anatomie und Ontogenie zu gelangen. Doch es genügt nachzusehen, welcher Weg zu der schon allgemein anerkannten Deutung der Fruchtschuppe der Abietineen geführt hatte, um zu erkennen, was für eine Methode auch in unserem Falle anzuwenden sei. Das Studium der Entwicklungsgeschichte und Anatomie hatte für die Sproßtheorie der Fruchtschuppe der Abietineen keine greifbaren Erfolge geliefert, denn das eigentliche Fruchtblatt wird in der Jugend ganz in derselben Weise wie die Deckschuppe angelegt, und doch kann jenes keineswegs für ein einfaches Phyllom gehalten werden, weil es in der Achsel eines wirklichen Blattes steht. Zum Ziele hat nur das Studium der fertigen Organe, die Vergleichung derselben, das Aufsuchen der homologen Glieder und vor allem das vergleichend-morphologische Studium der Abnormitäten geführt. Das ist auch unserer Meinung nach der einzige Weg, welcher zu morphologisch richtigen Schlüssen führen kann, wenn man vor der Aufgabe steht, die Zusammenstellung der Juniperus-Blüte und die Deutung einzelner Teile derselben aufzuklären.²) —

Die weiblichen Blütenzapfen von Juniperus communis weisen eine fast auffallende Regelmäßigkeit in ihrer Zusammensetzung auf. Abweichungen von dem normalen Blütenbau findet man verhältnismäßig selten; sehr viele von denselben haben auch entweder gar keinen, oder nur einen sehr kleinen morphologischen Wert. Man muß deswegen eine ungemein große Anzahl von Blüten von ver-

¹⁾ Eine schon von Mohl (7) und Sachs (Lehrbuch 1873) ausgesprochene Ansicht.

²⁾ Betreffs der Methoden der vergleichenden Morphologie vergleiche man: Pax (Allgemeine Morphologie der Pflanzen. 1890. S. 11 "... Die Entwicklungsgeschichte zeigt unmittelbar, wie ein Organ entsteht, nicht was es ist") und Velenovský (18).

schiedenen Standorten der Untersuchung unterwerfen, um einige

wichtige Abweichungen zu finden¹).

Diese Abweichungen in dem Blütenbau sind hauptsächlich zweierlei Art. Man findet öfter, daß die Schuppen (und ebenso auch die Samenanlagen) des ganzen Blütenzapfens in zweizähligen Quirlen stehen. Dabei ist aber sonst die Stellung der einzelnen Teile so regelmäßig wie bei einer normalen Blüte, sodaß solche Abweichungen keine Bedeutung für die Aufklärung der Blütenverhältnisse haben.²)

Viel wichtiger erscheinen solche Abnormitäten, wo die Zahl der Samenanlagen vergrößert oder reduziert ist und wo neue "Fruchtschuppen" zu den schon vorhandenen dazutreten.

Wir wollen nun die aufgezeichneten Diagramme kurz erklären, bevor wir an ihre morphologische Deutung herantreten.

Fig. 7. Mit dem normalen Fruchtblätterwirtel (c_1, c_2, c_3) stehen drei Samenanlagen in Alternation, doch ist noch ein Eichen (o_4) entwickelt, welches ein wenig nach außen zwischen die zwei Fruchtblätter $(c_1 \text{ und } c_3)$ verschoben ist. Alle vier Samenanlagen sind gut entwickelt und fast gleichgroß.

Fig. 8. Ein ähnlicher Fall, aber mit fünf entwickelten Eichen; das fünfte (o_5) ist zwischen die Fruchtblätter c_2 und c_3 verschoben.

Fig. 10. Zwei alternierende dreizählige Wirtel von Fruchtblättern. Mit dem inneren Wirtel drei Eichen in normaler Alternation, eine Samenanlage (o_4) kleiner, zwischen die Fruchtblätter c_2 und c_3 eingekeilt und mit c_3 seitlich verwachsen.

Fig. 11. Ein analoger Fall. Von den Fruchtschuppen des inneren Wirtels trägt die Schuppe c_1 und c_3 je eine seitlich angewachsene Samenanlage, welche nur rudimentär entwickelt ist.

Außerdem drei normal gestellte und ausgebildete Eichen.

Es fragt sich nun, auf welche Weise man die angeführten Fälle morphologisch erklären soll? Im Sinne der Theorie, daß eine jede Samenanlage ein ganzes umgebildetes Fruchtblatt vorstellt, müßte man annehmen, daß die dickeren und deutlich unterschiedenen Fruchtblätter c_1-c_3 nichts anderes sind als bloße Deckschuppen (Brakteen), welche weder morphologisch noch physiologisch von den unteren verschieden sind.

²) Das Vorkommen von zweizähligen Blütenzapfen wurde mehrmals beobachtet, so z. B. von Schröter (12) u. a.

Es steht öfter in der Achsel von zwei Nadeln desselben Quirls je ein zweizähliger Blütenzapfen, welcher aus sechs Paar Deckschuppen, einem Paar Fruchtschuppen und einem Paar mit den letzteren alternierenden Eichen besteht. Man bemerkt auch nicht selten sterile Ästchen mit zweizähligen Nadelquirlen.

¹⁾ Die aufgezeichneten Fälle haben insgesamt den Charakter der s. g. morphologischen Abnormitäten (siehe Velenovský 18), welche auf ganz gesunden Pflanzen zwischen vielen normalen Blüten gefunden wurden und gewiß ohne Einfluß irgend einer Krankheit entstanden sind. Pathologische Abnormitäten, sowie auch solche, welche augenscheinlich nur zufällig entstanden sind, wurden überhaupt nicht berücksichtigt. — Ich habe fast nur solche Beobachtungen zu der Beweisführung benutzt und dieselben aufgezeichnet, welche ich mehrmals gefunden habe. Auf nur einmal gefundene Abweichungen habe ich meist verzichtet und darum nur einige wenige Bilder ausgewählt, welche die geschilderten Verhältnisse klar und deutlich veranschaulichen.

Das Diagramm Figur 7 und 8 könnte vielleicht eine derartige Erklärung zulassen, daß ein neuer Wirtel von Fruchtschuppen hinzugekommen ist, welche sämtlich zu Eichen umgewandelt sind, von denen jedoch in der Figur 7 zwei, in der Figur 8 nur eins zur Abortierung gelangte. Doch eine solche Erklärung paßt für den Fall Figur 10 und 11 überhaupt nicht; man müßte ja annehmen, daß hier an der Ausbildung des Blütenzapfens vier dreigliederige Wirtel teilnehmen. Der unterste von ihnen hält völlig den Charakter von sterilen Deckschuppen bei, der zweite (welcher mit dem ebengenannten alterniert) ist zu Eichen umgebildet (von denen doch zwei oder eins fehlgeschlagen hat). Dann müßte wieder ein steriler Schuppenwirtel folgen und nach diesem abermals ein Samenanlagenquirl. Es müßte also abwechselnd ein Wirtel seinen ursprünglichen vegetativen Habitus beibehalten, der zweite völlig zu den Samenanlagen sich umbilden, eine Erscheinung, für welche man vergeblich eine Analogie in der Koniferen-Familie suchen würde. Man findet aber in den angeführten Modifikationen des Diagrammes nicht einmal eine Spur von Phyllomoder Eichen-Rudimenten, welche im Diagramme fehlen, obzwar die räumlichen Verhältnisse ganz gut die rudimentäre Entwicklung der fehlgeschlagenen Organe zulassen.

Figur 10 und 11 zeigen ganz deutlich, daß die beiden Fruchtschuppenwirtel unmittelbar nacheinander folgen, sodaß man sich keineswegs noch einen Quirl zwischen dieselben eingekeilt denken kann, von welchem die Eichen o4 und o5 ein Überrest wären; dieselben liegen vielmehr im Kreise des inneren Schuppenwirtels und sind mehr nach innen als nach außen geschoben. Wenn man die Eichen 04, 05 für einen selbständigen Wirtel halten wollte, so müssen sie mit den äußeren Fruchtschuppen alternieren, woraus aber eine Umstellung der folgenden Organe resultieren müßte, insbesondere müßte der innere Schuppenquirl hinter dem äußeren stehen. Es ist also ersichtlich, daß man auf Grund der oben angeführten Theorie keineswegs zu einer annehmbaren Deutung der Stellung der Samenanlagen ge-

langen kann.

Es erübrigt mir also keine andere Erklärung als diejenige, welche Strasburger vertrat, nämlich, daß die Samenanlagen zweifelsohne zu den "Fruchtschuppen" gehören, welche ihre mütterlichen Fruchtblätter vorstellen. In der normalen Blüte von Juniperus communis entfaltet ein jedes Fruchtblatt ein einziges Eichen, das seitlich an der Basis (und zwar immer an derselben Seite) entspringt. In der Figur 10 hat das Fruchtblatt c_3 zwei Eichen anstatt eines einzigen entwickelt. Diese Samenanlage an sich selbst schon schwächer angelegt, wurde infolge des Platzmangels zwischen die Fruchtblätter c_3 und c_2 eingekeilt; sie ist an ihre Fruchtschuppe c_3 seitlich angewachsen. Ähnlicherweise läßt sich auch die Figur 7, 8, 11 ganz einfach erklären. Im Diagramme Figur 7 trägt die Fruchtschuppe c_3 zwei Eichen; dasselbe ist der Fall bei den Schuppen c_1 und c_3 Figur 8, 11. Die letzte Figur läßt auch die teilweise eingetretene Umstellung der normalen drei Samenanlagen (siehe Fig. 8) in ihrer

Entstehung erkennen.

Diese Deutung wird durch jene Erscheinungen unterstützt, wo eine Reduktion der Eichen eintritt. Ich habe mehrmals beobachtet, daß die drei normal entwickelten Fruchtschuppen nur zwei (seltener nur eine) Samenanlagen umhüllen, oder daß in den zweizählig gebauten Blütenzapfen nur ein einziges Eichen stand, was nur durch Rückbildung der Samenanlage an einer der Fruchtschuppen zu erklären ist. Wenn das Fruchtblatt, welches normal eine einzige Samenanlage trägt, dieselbe zuweilen abortieren läßt, so ist es auch nicht unnatürlich, wenn eine Vermehrung auf zwei eintritt; es ist ja eine Rückkehr zum ursprünglichen Stande, wo einem jeden Fruchtblatte nach seiner bilateralen

Symmetrie zwei Samenanlagen zugehören.

Auch dadurch wird unsere Ansicht indirekt unterstützt, daß die angeführte Vermehrung der Eichenzahl auf fünf, ja selbst auf sechs mehrmals beobachtet wurde, doch niemals sah ich, daß der letzte Schuppenwirtel von mehr als sechs Samenanlagen umgeben würde. Schlechtendal (11) fand auch eine Vermehrung der Eichen, indem er schreibt: "Hinter jeder dieser Schuppen befindet sich eine weibliche Blume, oder deren auch zwei, welche zur Frucht auswachsend, später in der geschlossenen Beere verborgen zu sein pflegt." Renner (10) fand einen Blütenzapfen, welcher aus zwei dreigliederigen Schuppenwirteln bestehend, hinter den Schuppen des unteren Wirtels je zwei Eichen, hinter den oberen je eins aufwies. Diese Tatsache scheint mir vorzüglich für unsere Ansicht zu zeugen, während man für dieselbe nach der Theorie von den in die Eichen umgebildeten Fruchtblättern überhaupt keine Erklärung finden kann. 1) — Die gar nicht seltene Vermehrung der Fruchtblätter (Fig. 10, 11), von denen der untere Wirtel fast immer steril bleibt, kann nicht überraschen, denn es ist diese Erscheinung für die Mehrzahl der Cupressineen eine Regel.

Ein sehr wichtiges Moment für die Beurteilung des morphologischen Baues des weiblichen Blütenzapfens von Juniperus communis ist der Vergleich mit der nahe verwandten Juniperus Sabina. Die weibliche Blüte, welche aus zwei Fruchtschuppenwirteln zusammengesetzt ist, trägt nur in der Achsel der unteren Schuppen je zwei Samenanlagen, der obere Wirtel ist unfruchtbar. Wie könnte man diesen Bau nach der früher angeführten Theorie (derzufolge die Samenanlagen den ganzen Fruchtblättern homolog sein sollen) deuten? Könnte vielleicht einem zweigliederigen Quirl ein viergliederiger folgen, nach welchem wieder ein zweizähliger zu

¹⁾ Renner (10) beschreibt auch androgyne Blütenzapfen von Juniperus communis, deren obere Schuppen normal entwickelte Ovula, die unteren Deckschuppen aber Staubbeutel trugen. Man kann diese Erscheinung ganz gut mit derjenigen vergleichen, welche Velenovský (17) bei Sequoia sempervirens beschreibt. Das unmittelbare Aufeinanderfolgen der die Samenanlagen tragenden Fruchtschuppen nach den zu Staubblättern umgebildeten Schuppen führt zu der Annahme, daß alle, einen Beerenzapfen zusammensetzenden Schuppen derselben morphologischer Natur sind, indem sie den Charakter einfacher Phyllome besitzen.

stehen käme, und zwar abwechselnd der eine unfruchtbar, der andere zu Eichen umgewandelt? Es ist hier einleuchtend klar, daß ein jedes Eichenpaar der Schuppe, hinter welcher es steht, zugehörig ist. Nehmen wir aber diese Aufklärung bei Juniperus Sabina als richtig an, so müssen wir unbedingt eine im Prinzipe gleiche Deutung auch für Juniperus communis zulassen, denn es sind beide Arten, aus vielen Gründen, besonders auch der Fruchtausbildung nach, als sehr nahe verwandt zu betrachten.

Bei Juniperus Sabina kommt auch eine Erscheinung vor, welche offenbar an dieselben Verhältnisse bei Juniperus communis erinnert. Es wird hie und da eine Samenanlage rückgebildet; es steht dann hinter einer der unteren Fruchtschuppen nur ein Eichen, seltener auch hinter der gegenüberstehenden nur eins — der Fall also, welcher für Juniperus communis normal ist. Das Eichen steht nun in der Mitte hinter seiner Fruchtschuppe, also in der Lücke zwischen den beiden oberen sterilen Schuppen. Sollte das Eichen ein ganzes Phyllom vorstellen, so müßte dasselbe mit den unteren Fruchtschuppen abwechseln, woraus eine Umstellung des oberen Schuppenpaares um 90° folgen müßte. Wenn wir nun denken, daß anstatt der zweizähligen Wirtel dreizählige stehen, so resultiert aus den Raumverhältnissen notwendig eine kleine Umstellung der Eichen in der Weise, wie wir sie bei Juniperus communis wahrnehmen.

Einen nicht zu unterschätzenden Wert für die richtige Lösung der diskutierten Frage haben auch Abweichungen des normalen Blütenbaues, welche bei den Thuja-Arten sehr häufig auftreten. Der normale weibliche Blütenzapfen von Thuja occidentalis L. besteht aus drei Paar Früchtschuppen; die unteren zwei Paar tragen je zwei Eichen, das dritte oberste Paar bleibt regelmäßig unfruchtbar, und erscheint in der Form der sogenannten Kolumella. gibt doch Fälle, wo auch das dritte Schuppenpaar ein Eichen verbirgt (Fig. 14). Nun kommt oft eine Vermehrung der Fruchtblattpaare vor (Fig. 12); zuweilen trägt eine von den hinzugekommenen Fruchtschuppen ein Eichen (Fig. 12) oder es verschwindet eine Samenanlage in der Achsel einer der unteren Fruchtschuppen (Fig. 12) und die übriggebliebene rückt dann von dem Bande seiner Fruchtschuppe gegen ihre Mitte, wo sie mehr Platz findet. Bisweilen verkümmern die beiden zu einer von den Fruchtschuppen gehörenden Eichen (Fig. 12). Dieselben Verhältnisse fand ich bei Thuja plicata Don vor.

Wenn die Schuppen des zweiten fruchtbaren Paares bei Thuja occidentalis nur je eine Samenanlage tragen, so nähert sich das Diagram demjenigen von Thuja orientalis L. (Biota Endl.) an, wo von den drei vorhandenen Schuppenpaaren das zweite in der Regel nur einsamig ist. Auch bei dieser Art treffen wir allerlei Modifikationen an¹): die unteren Fruchtschuppen entwickeln je ein

¹⁾ Bei einer großen Anzahl von weiblichen Blütenzapfen von *Thuja orientalis* fand ich folgende in Figur 16—18 dargestellte interessante Erscheinung: In der Achsel einer der unteren Deckschuppen der weiblichen Blüte stand eine

Eichen, die beiden oberen Schuppenpaare sind steril (Fig. 15, 17); bisweilen verkümmert eine der letzteren usw. Überall nimmt man aber die wichtige Erscheinung wahr, daß, wenn anstatt zwei Eichen nur eins zur Entwicklung gelangt, dasselbe eine solche Stellung einnimmt, wo es am meisten Platz findet, d. i. hinter der Mitte einer Schuppe und zugleich in der Lücke zwischen den folgenden Schuppen.

Diese häufig vorkommende Reduktion oder auch Vermehrung der normal vorkommenden Anzahl der Eichen bei einer und derselben Art, sowie auch bei den nächstverwandten Arten, kann gewiß auf keine andere Weise gedeutet werden, als daß die Eichen zu jenen Fruchtblättern gehören, hinter welchen sie stehen, und daß dieselben keineswegs für selbständige umgewan-

delte Fruchtblätter gehalten werden können.

Zum Zweifel an der Richtigkeit dieser von Strasburger dargelegten und begründeten Deutung hat vielleicht folgendes geführt. Man muß voraussetzen, daß in einer normalen Juniperus communis-Blüte ein jedes Fruchtblatt je eine einzige Samenanlage trägt, nicht vielleicht das eine zwei Samenanlagen, das andere keine, denn es weisen alle Fruchtschuppen die gleiche Stärke, Größe und Wachstumschnelligkeit auf. Würde ein Fruchtblatt steril werden, so würde es notwendig in der Entwicklung zurückbleiben, schwächer und kleiner aussehen zugunsten desjenigen, welches zwei Eichen entwickeln würde. In den jüngsten Stadien findet man zwar, was diese Sache betrifft, keinen deutlichen Unterschied zwischen den einzelnen Fruchtschuppen, aber in der weiteren Entwicklung zeigt es sich, daß die Fruchtschuppe, deren zugehöriges Eichen keines weiteren Wachstumes fähig ist, allmählich verkümmert und von den Nachbarschuppen überwuchert wird. Man wolle nun die Entwicklung der so häufig auftretenden einseitigen und unregelmäßigen Beeren verfolgen, welche entweder nur aus zwei, ja sogar aus einer einzigen verdickten Fruchtschuppe entstanden sind und demnach auch zwei oder nur einen Samen enthalten.

In den normalen Blüten gibt also ein jedes Fruchtblatt auf seiner bestimmten Seite dem Eichen Ursprung, aber immer in Übereinstimmung mit der Nachbarschuppe, sodaß alle drei Fruchtblätter entweder nur auf ihrer linken oder nur auf der rechten Seite je ein Eichen tragen. Diese Erscheinung von anscheinend eigentümlicher Regelmäßigkeit muß dennoch nicht überraschen, wenn man sich den Verlauf der phyllogenetischen Entwicklung vor Augen hält. Wenn ein jedes Fruchtblatt die beiden — ursprünglich zweifelsohne angelegten — Eichen durch den Raummangel nicht zur Entfaltung zu bringen imstande war,

normal ausgebildete männliche Blüte. Die Blütenzapfen machen dann den Eindruck androgyner Blüten. Es handelt sich hier aber nur um eine Abweichung, wo an derselben Blütenachse sowohl die weibliche, als auch die männliche Blüte vorkommt; normalerweise erscheinen diese Blüten auf ganz verschiedenen und oft auch räumlich entfernten Achsen. Diese Abweichungen können aber keineswegs als androgyne Blüten angesehen werden.

so muß man sozusagen das Bestreben voraussetzen, wenigstens ein einziges von denselben zu entwickeln. Und da genügt es, sich zu denken, daß ein Eichen irgend einer Fruchtschuppe et was stärker und kräftiger angelegt wurde; dann müßte es schon von Anfang an auf das nebenstehende Eichen der Nachbarschuppe hemmend wirken, wodurch die letztgenannte genötigt wurde, die Samenanlage auf der anderen (also morphologisch mit der ersten identischen) Seite auszubilden. Der gleiche Vorgang müßte sich bei der dritten Schuppe wiederholen. Dieser Stand konnte dann (ebenso wie eine ganze Reihe ähnlicher Beispiele der Regelmäßigkeit und Symmetrie) durch Vererbung stabilisiert werden.

Aus der abwechselnden Stellung der Eichen mit ihren Fruchtblättern darf man nicht gleich deduzieren, sie seien einfach umgebildete Karpelle. Die jüngsten Stadien der Entwicklung beweisen hier auch nichts wesentliches¹), denn der Ort, wo der Samen von Anfang an angelegt wird, ist bereits erblich fixiert. Es ist übrigens die Stellung der Samenanlage an dem Fruchtblattrande eine regelmäßige Erscheinung und auch die kleine Verschiebung derselben nach innen, hinter den Fruchtblattwirtel, aus den Raumverhältnissen leicht begreifbar. Die basale Stellung der Samenanlagen ist bei den Koniferen überhaupt verbreitet; sehr viele Fälle analoger Stellung der Samenanlagen finden wir bei den Phanerogamen überall. Man erklärt dieselbe durch das bekannte Gesetz Hoffmeisters, daß einzelne Organe an demjenigen Orte ihre Stellung einehmen, wo sie am meisten Platz finden. Wenn also bei Juniperus normal drei Eichen zur Entwicklung gelangen, so ist es demnach natürlich, daß sie die Stellung in den Lücken zwischen ihren drei Fruchtblättern einnehmen. Wenn mehr als drei Eichen sich entfalten, so sehen wir, daß dieselben infolge der veränderten Ortsverhältnisse gleich in einer anderen Stellung sich anordnen.

Eine ganze Reihe ähnlicher Fälle übergehend, wollen wir nur beispielsweise noch das Verhalten des sogenannten terminalen einfachen Eichens in den Fruchtknoten erwähnen, wo das Eichen sowohl bei seiner Entwicklung von der ersten Jugend an, als auch in seiner definitiven Ausbildung tatsächlich eine terminale Stellung auf der Blütenachse einnimmt, sodaß es von einigen — auf Grund von ontogenetischen Studien — für ein Achsengebilde gehalten wurde. Und doch können wir nicht einmal in diesem, so ausgesprochenen Falle nach der Foliolartheorie und aus vergleichendmorphologischen Gründen das Eichen für etwas anderes halten, als für einen seitlichen, an der Basis stehenden Abschnitt des

¹) Die anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse können freilich die morphologischen Befunde unterstützen, jedoch können sie nicht als ein entscheidender Faktor in solchen Streitfragen gelten, welche die äußere Morphologie betreffen. Dasselbe wird auch von Kubart anerkannt (10), so z. B. S. 15: "Vielmehr muß ich meine Ergebnisse dahin zusammenfassen, daß sich sogar in den einzelnen Schuppen derselben Wacholderbeere die (anatomischen) Verhältnisse nicht gleich gestalten"; S. 19: "Ist doch das Gefäßbündel ein höchst anpassungsfähiges Glied der Pflanze."

Fruchtblattes. Weil dieses Eichen, nur allein entwickelt, den größten Raum im Fruchtknoten an seiner Basis (d. h. am Zipfel der Blütenachse) findet, so ist es von der Seite seines Fruchtblattes in die Mitte des Fruchtknotens auf seine Basis vorgerückt, wo der Platz für sein Wachstum am günstigsten ist.

Die Natur der Fruchtschuppe bei Juniperus communis.

Seitdem Parlatore bei allen Koniferen-Gattungen die Anwesenheit einer zusammengesetzten Fruchtschuppe vorausgesetzt und Strasburger diese Ansicht ausführlich begründet hat, bestand eine lange Zeit kein Zweifel an der allgemeinen Giltigkeit dieser Voraussetzung. Eichler selbst übernahm in seinem unsterblichen Werke "Blütendiagramme", diese Ansicht von Strasburger, obwohl er früher die Anwesenheit einer zusammengesetzten Fruchtschuppe für die Gruppen der Araucarieae und Cupressineae bestritten hatte. Die morphologische Deutung der zusammengesetzten Fruchtschuppe wurde freilich zum Gegenstand langer Streite, welche endlich durch den Sieg der Abietineen-Sproßtheorie beendigt wurden, welche A. Braun, Caspary, Mohl, Stenzel, Willkomm begründet und Čelakovský (1) und Velenovský (16, 17) durch positive Tatsachen bewiesen haben. Diese Deutung wurde dann unter dem Eindrucke der Ansichten Strasburgers von der allgemeinen Anwesenheit einer zusammengesetzten Fruchtschuppe bei allen Koniferen ohne weiteres auf alle Gruppen derselben bezogen, obwohl sie nur für die Abietineen wirklich nachgewiesen ist. Besonders die Cupressineen wurden in dieser Hinsicht sehr vernachlässigt und der Bau der Fruchtschuppe bloß in analoger Weise, wie bei den Abietineen erklärt; doch es scheint, daß auführliche und gründliche Studien der Blütenverhältnisse bei allen Gattungen der Cupressineen noch mehrere interessante Erkenntnisse bieten werden.

Weit davon entfernt, aus den Beobachtungen, welche nur auf einigen Gattungen ausgeführt wurden, Schlüsse für die ganze Gruppe zu ziehen, will ich mich hauptsächlich auf die Verhältnisse bei Juniperus communis beschränken. Es wird allgemein angenommen, daß die Fruchtschuppe der Cupressineen in ähnlicher Weise zusammengesetzt ist wie bei den Abietineen, wofür die Tatsache zu zeugen scheint, daß bei der Mehrzahl der Gattungen der größte Teil der Fruchtschuppe durch Gewebewucherung sehr stark verdickt wird, worauf die Spitze derselben als mehr oder weniger deutlich abgesondertes Anhängsel ihrer Rückseite aufsitzt. Es wird infolgedessen diese Spitze für eine gewöhnliche Deckschuppe (Bractea), der innere verdickte Teil der Fruchtschuppe, hinter welchem die Samen stehen, für das eigentliche Fruchtblatt gehalten. In welcher Weise diese "Zusammensetzung" der Fruchtschuppe zustande gekommen ist, ob nur zwei ursprüngliche Fruchtblätter — wie bei den Abietineen — oder deren mehrere — wie bei Cryptomeria — mit der Deckschuppe zusammengewachsen sind, darüber findet man keine Beobachtungen

und Angaben.

Betrachtet man die Fruchtbeere von Juniperus communis in allen ihren Entwicklungsstadien, so erkennt man Folgendes: In der ersten Jugend läßt sich kein Unterschied zwischen den weiblichen Blütenzapfen und den sterilen Ästchenknospen wahrnehmen. Erst in der Zeit, wo die Eichen zur Reife gelangen, sieht man dieselben deutlich aus ihrer Schuppendecke hervorragen. Der oberste Schuppenwirtel läßt sich in dieser Zeit schon durch seine etwas abweichende Farbe und Größe von den übrigen (unteren) Schuppenquirlen unterscheiden. Man bezeichnet die Schuppen des obersten Wirtels als "Fruchtschuppen". Sie sind in diesem Entwicklungsstadium ganz einfach, ohne jede Spur von Zusammensetzung; sie sind den tiefer stehenden Deckschuppen vollkommen ähnlich.

Selbst vor der Befruchtung der Eichen läßt sich doch schon erkennen, daß ihre Basis deutlich stärker und saftiger erscheint als es bei den unterstehenden Schuppen der Fall ist. Bleiben die Eichen unbefruchtet, so sterben sie ab und vertrocknen allmählich, ohne zuvor zu wachsen. In diesem Falle vergrößern sich die drei Fruchtschuppen anfangs ein wenig, um später gleichfalls abzusterben und zu vertrocknen. Die unter denselben stehenden Schuppenwirtel bleiben dennoch lebendig und grün. Aus dieser Erscheinung geht deutlich hervor, daß sich die Fruchtblätter durch eine andere physiologische Funktion kennzeichnen als die, welche den übrigen Schuppen des Blütenzapfens zukommt, sodaß sie offenbar in einem physiologischen Zusammenhange mit den Eichen stehen; mit anderen Worten: es sind wirkliche Fruchtblätter (Karpelle), die freilich durch das Absterben der Eichen ihrer Funktion beraubt auch degenerieren müssen.

Wenn dagegen die Samenanlagen befruchtet werden, so tritt in dem Fruchtschuppenwirtel gleich ein rasches, nachträgliches Wachstum ein; die Basis der Fruchtschuppen wird immer größer und dicker, sie wölbt sich nach innen deutlich vor; es wird aber zugleich die ganze Schuppe stärker und größer und auf ihrer Außenseite mehr konvex, sodaß sich die drei Schuppenspitzen oberhalb der Zapfenmitte einander nähern. Die Entwicklung von neuen Gewebemassen auf dem inneren, basalen Schuppenteile geht rasch vorwärts, die Gewebemassen der nebeneinander stehenden Schuppen fließen schon von der Schuppeninsertion angefangen zusammen, das wuchernde Gewebe füllt die Lücken zwischen den Eichen, welche endlich von demselben auch von oben ganz überwachsen werden, aus, sodaß sie dann im Gewebe völlig eingeschlossen sind. Dieses Gewebewachstum schreitet dennoch nicht bis zu der eigentlichen Spitze der Fruchtschuppe vor; es bleibt vielmehr auf den basalen und mittleren Teil derselben beschränkt. Die Folge davon ist die, daß die Schuppenspitze etwas nach außen abgelenkt wird, und zwischen den drei Fruchtblätterspitzen ein Feldchen vom Gewebe entsteht, welches die Eichen von oben kuppelförmig überwölbt.

In dieser ganzen Entwicklungsgeschichte der *Juniperus*-Beere kann ich nichts anderes sehen, als ein nachträgliches Wachstum und die Verdickung des Fruchtblattes, was bekanntlich

eine ganz gewöhnliche Erscheinung bei den Karpellen ist.

Man muß deshalb daraus das Resultat ziehen, daß die drei Fruchtschuppen der weiblichen Juniperus-Blüte drei ganz einfache Karpelle vorstellen, und daß man hier überhaupt von keiner "Deckschuppe" — welche durch die Spitze des Fruchtblattes repräsentiert werden soll — und einer eigentlichen "Fruchtschuppe" — welche der erst nachträglich wachsende und die Eichen umschließende Gewebewulst vorstellen mag — keine Rede sein kann.

Es ist schon oben hervorgehoben worden, daß die "Fruchtschuppe" von Anfang an ganz und deutlich einfach erscheint und zwar auch dann noch, wenn die Eichen schon völlig ausgebildet und reif sind. Man müßte deshalb annehmen, daß das eigentliche Fruchtblatt erst nachträglich nach der Befruchtung der Eichen hervorwächst, wogegen früher keine Spur dieses so wichtigen Organs zu finden war¹). Es ist gewiß undenkbar und der Natur widersprechend, daß zuerst die Eichen und dann erst nachträglich ihr Fruchtblatt — dessen Abkömmlinge sie vorstellen — zur Entfaltung gelangen sollte. — Die Deutung der Fruchtschuppe als ein zusammengesetztes Organ konnte nur durch bloße Deduktion per analogiam ohne gründliche Beobachtung der tatsächlichen Verhältnisse zu Stande kommen.

Was die anderen Gattungen der Cupressineen betrifft, habe ich bei Thuja und Chamaecyparis²) im Allgemeinen dieselben Verhältnisse wie bei Juniperus sichergestellt. Die Fruchtschuppe ist bei den beiden Gattungen ohne Zweifel ganz einfach. Der Verlauf der Verdickung des Fruchtblattes läßt besonders bei Chamaecyparis erkennen, daß es sich hier um keine Neubildung handeln kann. Zur Chamaecyparis gesellt sich in dieser Hinsicht auch Cupressus. — Über die übrigen Cupressineen-Gattungen will ich mich noch nicht in einer entscheidenden Weise äußern, weil ich bis jetzt sehr wenig frisches Material zur Verfügung hatte.

Kubart (6) hat der Anschwellung der Fruchtblätter von Juniperus communis auf Grund von anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen eine ganz eigenartige Bedeutung zugeschrieben. Er fand vor allem, daß das Wachstum der sogenannten "Fruchtschuppen" (im Sinne Eichlers) ringsum an der Basis der "Deckblätter" in der Form eines kreisförmigen Wulstes beginnt³).

2) Chamaecyparis nutkaensis Spach, Chamaecyparis pisifera S. et. Z.,

Chamaecyparis sphaeroidea Spach.

¹⁾ Ich beziehe mich auch auf die anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen von Kubart (6), welcher sagt: "Sie (die "Fruchtblätter") sind zur Zeit, da die Samenanlagen bereits entwickelt sind, noch nicht zu sehen, sie bilden sich erst später aus".

³⁾ Kubart (6): ... die Bildung der "Fruchtschuppen" vollzieht sich rings um die ganze Achse; nicht allein superponiert der Oberseite der "Deckblätter" tritt die Bildung der "Fruchtschuppe" auf, sondern der ganze Sproß fängt an, in dieser Zone intensiv zu wachsen.

Die Art und Weise des Gefäßbündelverlaufes führt den genannten Autor zur Überzeugung, daß der Hauptteil der fertigen Schuppe des Beerenzapfens der "Fruchtschuppe" angehört, gegenüber der Ansicht Strasburgers, welcher sagt: "Bei Juniperus communis ist die Entwicklung der Fruchtschuppe eine verhältnismäßig sehr schwache; sie erreicht gar nicht die Spitze des Deckblattes . . . ", zu welcher Ansicht Strasburger auch durch Verfolgung des Gefäßbündelverlaufes gekommen ist. Kubart schließt vielmehr, daß man nach dem Verlaufe und nach der Verzweigung der Gefäßbündel, wie dieselben von ihm selbst und von Strasburger beobachtet wurden, folgern kann, daß die Fruchtschuppe nicht mit einem axillaren Sprosse gleichwertig sein kann. Diese Ausführungen sind auch für unsere Deutung des Fruchtblattes von Wichtigkeit, denn sie unterstützen die Ansicht, daß das Fruchtblatt einfacher Natur ist.

Die angeführten entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen geben dem genannten Verfasser Anlaß zu der von ihm nur zurückhaltend ausgesprochenen Ansicht, daß es sich hier wohl nicht um ein Fruchtblatt, sondern um eine Neubildung handeln dürfte, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Arillus von Taxus haben soll.

Es ist nicht meine Absicht gegen diese, nur als bloße Möglichkeit ausgesprochene Ansicht polemisch aufzutreten. Doch will ich darauf aufmerksam machen, daß es nicht nötig ist, in unserem Falle zu einer so unnatürlichen Deutung zu greifen, durch welche neue Begriffe in die Morphologie der Cupressineen eingeführt würden. Die Arillarbildung bei Taxus selbst entbehrt noch der vollkommenen Aufklärung. Aus der ganzen Auseinandersetzung Kubarts geht hervor, — was auch mit meinen Beobachtungen völlig im Einklange steht, daß die Gewebewucherung, welche endlich die Eichen vollkommen einschließt, nicht zwischen dem Schuppenwirtel und dem Eichenquirl als ein Zwischengebilde entwickelt wird, sondern daß eigentlich die Basis der Fruchtblätter selbst in ihrer ganzen Ausdehnung, besonders aber auf ihrer inneren Fläche, zu wachsen beginnt. Die Fruchtblätter stehen dicht gedrängt nebeneinander, mit ihren Rändern sich an der Basis vollkommen berührend, sehr oft auch verwachsend, sodaß durch die Gewebewucherung in diesen Partien ein kreisförmiger, ringsum geschlossener Wulst entstehen kann. Dieses Verhalten ist übrigens nicht das überall einzige; ich konnte nämlich vielmals beobachten, daß die Wucherung in drei deutlich gesonderten Teilen vor sich ging 1).

Die Verdickung der Fruchtblätter wird also durch rasche

¹⁾ In einer ganz übereinstimmenden Weise äußern sich Schröter und Kirchner (18): "Die fertilen Schuppen wachsen heran, indem zuerst auf der Mitte ihrer Innenseite eine Wulst entsteht, die später an Größe zunimmt. Die von Anfang an am Grunde mit einander verwachsenen Fruchtblätter zeigen nun an dieser Stelle ein intensives interkalares Wachstum... — Die Anschwellungen der Fruchtblätter überragen bald die Blattspitzen und drängen diese etwas nach auswärts",

Teilung und Vermehrung des meristematischen, der Fruchtblattbasis angehörenden Gewebes verursacht, worüber uns auch der (von Kubart auch angeführte) Umstand belehrt, daß die annähernd dreieckige Fläche, welche zwischen den drei Fruchtblätterspitzen an dem Gipfel des ausgewachsenen Beerenzapfens sich befindet, der morphologischen Oberseite der Fruchtblätter entspricht, indem sie mit zahlreichen Spaltöffnungen besetzt ist. Auf diesen Umstand hat auch schon Strasburger aufmerksam gemacht. Daraus ist es aber ersichtlich, das die Vermehrung des Gewebes zwischen der unteren und oberen Epidermis, also in dem Fruchtblatte selbst, ihren Ursprung genommen haben müßte. Würde der verdickte Wulst als eine selbständige Bildung mit dem Fruchtblatte an dessen innerer Fläche verwachsen, so müßte diese verdeckt werden. Die Gipfelfläche müßte dann diesem Neugebilde angehören.

Das Bestreben der vergleichenden Morphologie geht gewiß dahin, für einzelne Modifikationen des Blütenbaues eine einfachste, aber allgemein gültige Deutung zu finden und dieselben auf einen einheitlichen Grundtypus zu überführen. Einzelne, oben angeführte Erklärungen des Blütenbaues von Juniperus communis stoßen hie und da auf verschiedene Hindernisse, weil man einige

Tatsachen nicht mit Hilfe derselben erklären kann.

Es bleibt deshalb nichts übrig, als eine solche Deutung anzunehmen, welche auch mit Hinsicht auf die nächste Verwandtschaft am natürlichsten erscheint und welche auf wirklich beobachteten Tatsachen basiert.

Zusammenfassung.

1. Die Eichen der Blütenzapfen von Juniperus, Thuja, Chamaecyparis gehören zu den Schuppen, hinter welchen sie stehen; die letzteren stellen ihre mütterlichen Fruchtblätter vor.

2. Fruchtschuppen von Juniperus, Thuja, Chamaecyparis sind sowohl in der Jugend, als auch in der Fruchtzeit ganz einfacher Natur, sie sind einfache fertile Phyllome (Karpelle). Die Eichen stehen demnach auf der Blütenachse erster Ordnung.

3. Nach der Befruchtung beginnt ein starkes interkalares Gewebewachstum an der Basis der Fruchtblätter, wodurch ihr innerer Teil wulstartig emporwächst und

die Spitze des Fruchtblattes nach außen ablenkt.

4. Die "Fruchtschuppe" von Cryptomeria ist aus einer Stützbraktee und aus einigen (2—6, gewöhnlich 5) fertilen Schuppen eines axillaren Sprosses, dessen Achse verkümmert war, zusammengesetzt. Diese, der Stützbraktee angewachsenen fertilen Phyllome (Karpelle) bilden auf der Innenseite der Stützbraktee eine Wulst, welche in so viele Zähne kammartig gespalten erscheint, aus wie vielen Fruchtblättern er entstanden ist. — Die Eichen stehen hier demnach auf der Blütenachse zweiter Ordnung.

Ich erfülle eine angenehme Pflicht, indem ich dem hochgeehrten Herrn Universitäts-Professor Dr. Jos. Velenovský, Direktor des botanischen Instituts und Gartens der k. k. böhmischen Universität in Prag für seine liebenswürdige, mir durch Zusendung von Untersuchungsmateriale erteilte Unterstützung meinen wärmsten Dank aussage. — Nebst dem sei auch dem Herrn Dr. Otto Gintl (Kgl. Weinberge) für seine gütige Beihilfe mein gebührender Dank gezollt.

Benutzte Literatur.

- 1. Čelakovský, L., Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen. (Abh. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. Prag 1882.)
- 2. Eichler, A., Blütendiagramme I. 1875.
- 3. —, Über die weiblichen Blüten der Koniferen. (Monatsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Berlin 1881.)
- 4 -, Coniferae in Engler-Prantels Pflanzenfamilien. II. 1. 1889.
- 5. Kramer, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und des anatom. Baues der Fruchtblätter d. Cupressineen u. d. Placenten d. Abietineen. Leipzig 1885.
- 6. Kubart, B., Die weibliche Blüte von *Juniperus communis* L. (Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien 1905.)
- 7. Mohl, H. v., Über die männlichen Blüten der Koniferen. (Verm. Schriften botan. Inhalts. 1895.)
- 8. Payer, Recherches organogéniques sur la fleur des Conifères. 1860.
- 9. Parlatore, Flora Italiana. IV.
- 10. Renner, O., Über Zwitterblüten bei Juniperus communis. (Flora 1904.)
- 11. Schlechtendal, F. L. v., Botanische Zeitung. 1862.
- 12. Schröter, C., Über abnorme Beerenzapfen von Juniperus communis. (Berichte d. schweiz. botan. Gesellschaft. H. 7. Bern 1897.)
- 13. u. Kirchner, O., Gattung *Juniperus*. (Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. I. 1. 1906.)
- 14. Schumann, K., Über die weiblichen Blüten der Coniferen (Verh. d. Botan. Ver. d. Prov. Brandenburg. Jahrg. 44. 1902).
- 15. Strasburger, E., Die Koniferen und die Gnetaceen 1872.
- 16. Velenovský, J., Zur Deutung der Fruchtschuppe der Abietineen. (Flora 1888.)
- 17. —, Einige Bemerkungen zur Morphologie der Gymnospermen. (Beihefte z. Botan. Centralblatt. 1903.)
- 18. —, Vergleichende Morphologie. I. Prag 1905.

Erklärung der Tafel.

- Fig. 1. Ein durchgewachsener Zapfen von Cryptomeria japonica Don; b Stützbraktee des Fruchtblattes, cr kammartige Fruchtschuppe (Crista). s₁, s₂, s₃ sterile, in der Achsel der einzelnen Nadelblätter stehende Knospen bezw. Ästchen. Die oberen und die unteren Schuppen des Fruchtzapfens einfach, steril und ohne den kammartigen Auswuchs.
- Fig. 2. Querschnitt durch den mittleren Teil einer fruchtbaren Zapfenschuppe mit fünfzähniger Crista, die Zahl und Orientierung der Leitbündel zeigend, von denen das unten in der Mitte stehende der Stützbraktee, die

übrigen der eigentlichen "Fruchtschuppe" angehören, welche demnach aus fünf Phyllomen des axillaren Sprosses zusammengesetzt erscheint. — x Xylem, ph Phloëm, p Grundparenchym, sc Sclereiden, k Harzkanal der Stützbraktee mit Harz.

Fig. 3. Ein steriles, in der Achsel der Nadel b auf der Achse eines durchgewachsenen Zapfens stehendes Ästchen mit ein wenig vergrößerten Vor-

blättern α β ; e d die folgenden Nadelblätter.

Fig. 4. Eine sterile Achselknospe der durchwachsenden Zapfenachse mit deutlich vergrößerten Vorblättern α , β . Außer diesen nur noch zwei Nadeln (c, d) entwickelt, die Knospenachse verkümmert.

Fig. 5. Eine noch mehr reduzierte Knospe. Die Vorblätter in der

Mediane einander genähert. Bezeichnung wie in Fig. 3 u. 4.

Fig. 6. Dieselbe Knospe von rückwärts (von der Achsenseite).

Fig. 7—11. Diagramme der abweichend gebauten weiblichen Blüten von Juniperus communis (siehe S. 32).

Fig. 12—14. Diagramme der abweichend gebauten weiblichen Blüten

von Thuja occidentalis (siehe S. 35).

Fig. 15—18. Diagramme der weiblichen Blüten von *Thuja orientalis* (siehe S. 36).



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: BH_23_1

Autor(en)/Author(s): Bayer August

Artikel/Article: Zur Deutung der weiblichen Blüten der Cupressineen nebst

Bemerkungen über Cryptomeria. 27-44