

# Ueber die weiblichen Blüten der Coniferen.

Von

**K. Schumann.**

Wenn ich in dieser Arbeit das Wort in einer oft behandelten Frage ergreife, welche mehrmals eine heftige wissenschaftliche Fehde hervorrief, so führe ich nur einen Plan aus, den ich schon vor vielen Jahren entworfen habe. In meinem Buche über den Blütenanschluss habe ich die Coniferen nicht berücksichtigt; ich beschränkte mich auf die Hauptgruppen der Angiospermen. Aber schon während des Erscheinens und bald nachher trat ich dem Gedanken näher, auch diese Gruppe genauer zu untersuchen. Ich beschaffte mir mit der freundlichen Unterstützung des Herrn Oberforstmeister Müller in Wernigerode ein schönes Material von Tannen und Fichten, die von Berlin aus bequem erreichbaren Nadelhölzer wurden hier schon einer etwas eingehenderen Berücksichtigung gewürdigt.

Andere Arbeiten bewogen mich, diese Angelegenheit in den Hintergrund treten zu lassen. Die äusserst schwierigen und zeitraubenden Beobachtungen über die Blattstellungen nahmen einen erheblichen Teil der freien Zeit weg. Umfangreiche Arbeiten auf dem Gebiete der systematischen Botanik beanspruchten lange Jahre hindurch meine volle Arbeitskraft in den nicht reichlich zugemessenen freien Stunden. Ich kann nicht wie die Vertreter der Botanik an den Universitäten über meine Zeit frei verfügen; ich bin nicht in der Lage, heranzubildenden Schülern Aufgaben zu übertragen, welche auch meine Interessen zu fördern geeignet sind. Sechs Stunden des Tages sind den dienstlichen Obliegenheiten gewidmet, welche mein Amt erheischt, die morphologischen Untersuchungen müssen in den übrig bleibenden dienstfreien Stunden vorgenommen werden.

Mein Bestreben ist seit langen Jahren dahin gegangen, die Unzulänglichkeit der formalen Morphologie darzuthun. In der Zusammenstellung am Schluss meines Blütenanschlusses habe ich versucht, die Prinzipien derselben auseinander zu legen und zu zeigen, dass das Wissen, welches durch die von ihr befolgten Methode erlangt wird, keine allgemeine Geltung haben kann, weil sie eine Reihe von Grundsätzen aufstellt, die nicht bewiesen werden können. Nur für den haben die

nach ihren Methoden gewonnenen Ergebnisse Geltung, der bereit ist, diesen Thesen beizutreten, sie als Glaubensartikel anzunehmen.

Ich pflichte Goebel vollkommen bei, wenn er sagt, dass die formale Morphologie zu einer gewissen Zeit nicht blos berechtigt war, sondern dass ihr eine hohe Bedeutung zukam. Ihre Zeit ist aber erfüllt, die Morphologie muss mit einem neuen Inhalte begabt werden. Dass sie andere Ziele anstreben und erreichen kann, hat Goebel in seinem ausgezeichneten Werke auf das schönste bewiesen. Die starke Betonung der Biologie und Funktionslehre hat unsere Anschauungen nicht blos wesentlich erweitert und vertieft, sondern hat auch ganz neue Gebiete erschlossen.

Durch die phylogenetische Betrachtungsweise der Morphologie schien dieser schon ein neuer Inhalt zu erwachsen. Die von Jussieu und dem älteren De Candolle ins Leben gerufene, von Alexander Braun, Wydler, Irmisch u. a. ausgebildete und durch Eichler und Čelakovský auf das äusserste Mass entwickelte Richtung war in ihrer Ausübung eine reine Klassenbildung. Sie hatte keinen anderen Endzweck, als die Mannigfaltigkeit der Bildungen im Pflanzenreich, sei es durch Organe oder bestimmt umschriebene Organcomplexe, namentlich der Blüten, schön sauber in Schubfächer unterzubringen, die Vielfältigkeit einzelnen Schematismen zu subsummieren. Nun kam der gewaltige Einfluss der Darwinistischen Ideen. Sie hatten zur Folge, dass man von dem Zeitpunkte an, da sich die Morphologen ihnen gegenüber nicht mehr ablehnend verhalten konnten, die Diagramme und Schematismen in der Darwinschen Sprache las. Die Begründer und ersten Ausbauer der formalen Morphologie hatten an eine Entwicklung der Pflanzenformen aus einander nicht gedacht; Alex. Braun hatte derselben direkt widersprochen, demgemäss war das ganze, in bewunderungswürdiger Feinheit der Gliederung aufgeführte Gebäude in einem ganz anderen Sinne entstanden, als es dann von Männern wie Eichler und Čelakovský ausgedeutet wurde.

Obschon nun die beiden Lehrsysteme, von denen das eine der reinen Klassifikation, das andere einer phylogenetischen Ableitung dienstbar war, grundverschieden sein mussten, so trat doch bei dem Umschwung der Meinungen keinerlei Reform ein. Man verzapfte alten Wein nur in neue Schläuche. Und so ist es in der formalen Morphologie geblieben bis auf den heutigen Tag. Wenn Čelakovský und Worsdell über die weiblichen Blüten der Coniferen reden, so hört man die alte Melodie mit einem neuen Texte. Es ist mir, als ob ich ein Kapitel aus Eichler's Blütendiagramme lese, die aus jener Zeit stammen, da er vom Scheitel bis zur Zehe Formalist vom reinsten Wasser war. Später hat er, wie ich aus seinen eigenen Worten weiß, und wie er selbst in seinen Schriften bekannte, seinen dogmatischen Standpunkt mehr und mehr aufgegeben, so weit, dass ihn Čelakovský mit dem Epitheton

ornans eines Genetikers belegen konnte und ihn der Haeresie bezichtigte.

Wenn nun Čelakovský in seiner letzten Arbeit über die weiblichen Coniferenblüten glaubt, dass die Wahrheit endlich triumphieren würde, wenn er meinte, dass die Blinden nun endlich zu den Sehenden werden würden, so war es gerade diese Arbeit, die in mir den Anstoss gab, meine Stimme mit entschiedenem Protest gegen seine Erwartungen zu erheben. Mir erschien ein Einspruch um so wichtiger, als er in keinem geringeren als in Worsdell einen eifrigen Verfechter für die Thesen der formalen Morphologie gefunden hatte. Ich sehe ein eigenes Zeichen in dem Umstande, dass in der Zeit, da bei uns in Deutschland diese Richtung zur Rüste geht, gerade in England und auch in Frankreich Bestrebungen auftauchen, welche diese, wie es doch scheint verlorene Sache, aufgreifen und ihr einige Unterstützung gewähren. Die formale Morphologie ist offenbar in der Decadence, denn welcher Umstand könnte dies deutlicher bezeugen, als die Thatsache, dass eine Frage, welche vor zwanzig Jahren eine äusserst lebhafte Controverse heraufbeschwor, heute in Deutschland, ihrer eigentlichen Hochburg, auch nicht eine Arbeit für oder wider die Sache gezeitigt hat! Wer sich aber, wie ich, inmitten eines grossen Kreises von Botanikern befindet, die alle ihres Berufes wegen morphologische Fragen verstehen, der wird sich sagen müssen, das Interesse an der formalen Morphologie ist erlahmt, man kümmert sich nicht mehr um sie, die Arbeiten, welche sie erzeugt, packen nicht mehr in dem Masse, wie früher.

Nun ist es aber noch ein anderer, vielleicht noch wichtigerer Punkt, der mich veranlasst, in der Frage über die weiblichen Coniferenblüte meine Meinung vorzutragen. Ich habe oben schon gesagt, dass ich die Organographie von Goebel sehr hoch schätze. In diesem Buche finde ich nun eine Besprechung über die weibliche Coniferenblüte, die mit meiner Auffassung nicht übereinkommt. Der Verfasser meint, dass die Gestaltungsverhältnisse derselben verschiedene Deutungen erfahren haben, er behandelt auch die Čelakovský'sche Auffassung und erkennt ihr das rühmende Prädikat zu, dass sie mit grossem Scharfsinn verfochten worden ist. Sein Schluss ist von solcher Bedeutung, dass ich ihn hier wiederholen will. Nachdem er entwickelt hat, dass für ihn die Vergrünungen, auf welche sich Čelakovský stützt, nicht von der Bedeutung sind, wie diesem und dass „die Entfaltung einer latenten Anlage nicht auf eine Reduction schliessen lasse“ sagt er: „Die von ihm vorgetragene Vorstellung, die ja selbstverständlich nur einer der verschiedenen Versuche ist, die Thatsachen in Beziehungen zu einander zu bringen, scheint jedenfalls den Vorzug gröserer Einfachheit zu haben. So wenig ich die Berechtigung der anderen, von Ginkgo ausgehenden Konstruktion lengnen will, so sehr ist doch hervorzuheben, dass sie eine rein formale ist und dass sie uns bis jetzt

nicht einmal in teleologischer Hinsicht verständlich gemacht hat, warum die weibliche Coniferenblüte, bei der wenigstens die Bestäubungsverhältnisse doch ziemlich gleichbleibende sind, so weitgehende Umbildungen erfahren haben soll.“

Ich bin nun aber der Ueberzeugung, dass wir alles daran setzen müssen, um auch bei der weiblichen Coniferenblüte über diesen Zustand der Unsicherheit, welche zwei ganz entgegengesetzte Ansichten vorläufig noch zulässt, herauszukommen und der wahren Entwicklung, soweit es nur geht, nachzuspüren. Goebel hat sich ein grosses Verdienst erworben, die Homologie von Mikro- und Makrosporangien mit den Staubbeuteln und Ovulis zur allgemeinen Anerkennung gebracht zu haben. Ich habe aber die Ueberzeugung, dass die Gewinnung der Homologien der Blüten, namentlich der Sporophylle, die bei den Coniferen noch dunkel ist, eine ähnliche Bedeutung beanspruchen darf und dass nach dieser Richtung alle Anstrengungen gemacht werden müssen, um ähnliche, nur eindeutige Resultate zu erhalten. Wenn der Versuch, den ich hier unternehme, das von mir gewünschte Ergebnis noch nicht bringen sollte, so möge man ihn wenigstens für eine eifrige und ernste Unternehmung halten, die uns vielleicht einen Schritt vorwärts bringt.

Zur Methode der Morphologie möchte ich mir noch einige Bemerkungen gestatten. Ich bin der Meinung, dass nur der geläuterte Vergleich unter Heranziehung von Versuchen, soweit sie möglich sind und die Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte zur Ermittlung der morphologischen Verhältnisse, namentlich zur Aufdeckung der Homologien dienen können. Bei der Bearbeitung morphologischer Fragen von der Art der vorliegenden hat man sich zunächst einzlig und allein an die nächste Verwandtschaft zu halten und alle Formen zweifelhafter Natur oder weiterer Verwandtschaft fern zu halten. Von dem Augenblicke an, da die Selbständigkeit der Ginkgoaceen als eigene Familie mit Bestimmtheit feststand, durfte sie nicht mehr zum Vergleich herangezogen oder gar als Ausgangspunkt für die Darstellung der weiblichen Blüten der Coniferen benutzt werden.

Ein in der formalen Morphologie vielfach in Anwendung gebrachter „Beweis“ besteht in dem Verfahren, dass man sich für befriedigt erklärt, wenn eine befremdliche Erscheinung auch anderwärts irgendwo im Pflanzenreiche vorkommt. Man findet in den Büchern, welche solche Fragen behandeln, häufig die Wendung: „diese oder jene Erscheinung ist zwar sehr eigentümlich, aber dieser Umstand kann nicht befremdlich sein, denn sie findet sich auch da oder dort.“ Diese Art der Betrachtung, auf eine andere Disziplin übertragen, würde sich etwa folgendermassen ausnehmen: Es ist zwar eine merkwürdige Thatsache, dass ein in die Höhe gehobener und losgelassener Stein fällt, aber eigentlich kann sie nicht befreunden, denn Kürbisse und Eicheln fallen bekanntermassen auch.

Auch in unserer Angelegenheit hat Čelakovský von diesem Auskunftsmitte Gebrauch gemacht: Er meint, es ist zwar eigenartig, dass nach allgemeiner Auffassung die männlichen Blütensprösschen der Coniferen einfache Blüten sind, während die weiblichen Geschlechts-sprosse Blütenstände darstellen, aber so sehr auffallend ist das Miss-verhältnis nicht, denn bei *Carex* findet es sich auch. Wenn auch nicht dem Wort, so doch genau dem Sinne nach habe ich Čelakovský's Argumentation in seiner letzten Arbeit wiederholt. Gewiss ist nicht zu leugnen, dass sich die geschilderten Verhältnisse noch anderswo finden: aber welches Verhältnis hätte nicht irgedwo in dem weiten Bereiche der Pflanzenwelt seinen Gegenpart! Nichts ist aber leichter als von irgend einer anderen Stelle Beispiele zusammenzulesen, welche das Argument zu erschüttern oder beseitigen sehr wohl imstande sind. Analogieschlüsse haben an sich einen minderen Wert; wir müssen von ihnen häufig Gebrauch machen, weil wir keine anderen Schlüsse ziehen können. Je weiter aber die Gruppen verwandschaftlich von einander abstehen, desto tiefer sinkt der Wert für die Sicherheit des Schlusses.

Wenn man z. B. zeigen könnte, dass die Blüten aller verwandten Gruppen diese Verschiedenheit der Axenwertigkeit haben, wenn z. B. die Cycadaceen, Gnetaceen, Ginkgoaceen, vielleicht auch die alten Cordaitaceen durchgehends männliche Blüten und weibliche Blüten-stände oder meinewegen zusammengesetzte Blüten hätten, dann würde der Analogieschluss, darum ist es wahrscheinlich, dass auch die Coniferen ähnliche Verhältnisse aufweisen werden, eine grosse Beachtung erheischen; sehen wir dieselben nicht direkt vor Augen, dann wollen wir suchen, ob nicht Umstände nachweisbar sind, welche die Abweichung erklärbar machen. Nirgends aber in der grossen Reihe der angedeuteten Gewächse finden wir eine Spur von Blütenständen in den weiblichen Geschlechtssprösschen, überall liegen die Verhältnisse so klipp und klar, dass wirklich ein grosser Mut dazu gehört, in die weiblichen Coniferenblüten einen Gegensatz zu den männlichen hineinzuinterpretieren, weil *Carex* diese Differenz bietet.

Ich habe oben gesagt, dass es nicht schwierig sein wird, aus dem gesamten Pflanzenreich Beispiele herauszupicken, welche geeignet sind, die Argumentation Čelakovský's zu erschüttern. Gewiss, es giebt Fälle, in denen die Axenwertigkeit in den Blütensprösschen beider Geschlechter verschieden ist. Namentlich bei den Euphorbiaceen ist die Differenz häufig; bietet sie doch schon, nach landläufiger Auf-fassung der Gattung, *Euphorbia* in ihrem Cyathium selbst: die weibliche Blüte ist eine Einzelblüte, die männlichen monandrischen Blüten sind ein Sprossverband, mag man ihn nun Wickel oder dorsiventrale Traube nennen. Bequem ein Dutzend Gattungen könnte ich aus der Familie nachweisen, bei denen derselbe Unterschied vorwaltet: deren männliche Blüten also in Trauben oder Rispen, deren weibliche Blüten einzeln

oder in Trauben stehen. Unter den Cucurbitaceen begegnet das gleiche Verhältnis in mehreren Gattungen. Die hochgradigste Differenz aber, die mir bekannt wurde, fand ich in einer Gruppe der getrennt-geschlechtlichen Rubiaceen Süd-Amerikas. *Amajoua*, *Duroia*, *Stachyarrhena*, *Basanacantha*, *Alibertia* und wie sie alle heißen, zeigen durchgehends Unterschiede in der Bildung der Infloreszenzen beider Geschlechter; *Melanopsisidium nigrum* aber besitzt weibliche Einzelblüten, während die männlichen hochcomplicierte Rispen bilden. Dabei sind die weiblichen Blüten von den männlichen so vollkommen verschieden gebaut, dass lange Zeit hindurch beide Geschlechter in ganz verschiedene Gattungen gestellt wurden.

Meine ganze Ausführung könnte nun vielleicht zu Nutzen der Čelakovský'schen Anschauung benutzt werden, denn in der That erhält ein Analogieschluss einen um so höheren Grad von Beachtung, je grösser die Zahl der Fälle ist, die herangezogen werden können. Leider wirken aber meine Angaben nach der entgegengesetzten Richtung: in allen Fällen nämlich bieten nicht, wie es für die Čelakovský'sche Anschauung passt, die weiblichen Blütenprosse die complicierteren Verbindungen, sondern die männlichen sind die reichlicher verzweigten. Ja ich kann noch einen Schritt weitergeben und sagen, die bei *Carex* vorliegende Differenz, dass nämlich die weiblichen Blüten eine um eins höhere Axenwertigkeit beanspruchen als die männlichen, ist eine und zwar die einzige mir bekannte Ausnahme von der Regel, dass bei Differenzen in den männlichen und weiblichen Blütenanreihungen die ersteren die complicierteren Bildungen darstellen.

Ich will nicht unterlassen, bezüglich dieser Differenzen auch auf einen Umstand hinzuweisen, den vielleicht mancher Botaniker als gegen die Čelakovský'sche Ansicht sprechend betrachten mag. Wenn bezüglich der Höhe der Differenzierung im Sinne realer Metamorphose zwischen den beiden Geschlechtern eine Differenz stattfindet, so zeigt ausnahmslos der weibliche Spross oder der weibliche Teil des Sprosses die niedrigere Stufe. Die weiblichen Sporophylle der Gymnospermen sind stets unter der Bedingung, dass zwischen ihnen und den männlichen eine Differenz stattfindet, weniger umgestaltet als die männlichen; auch ist bei ihnen die Neigung zu Vergrünungen, d. h. zu atavistischen Rückschlägen stärker ausgeprägt wie im männlichen Geschlechte. Die Erfahrung reicht auch noch bis zu denjenigen Angiospermen hinauf, die wir heute, ob mit Recht, mag dahingestellt bleiben, als die Spitzen des Gewächsreiches anzusehen pflegen.

Ich will nun nicht in den Fehler verfallen, den ich selbst gerügt habe; diese vorstehenden Bemerkungen sollen nicht geschrieben sein, um sie als Argumente gegen Čelakovský's Lehre zu verwenden; sie sollen nur dazu dienen, ihre Unzulänglichkeit darzustellen. Ich

will, wie ich oben sagte, nur zeigen, dass es ein Leichtes ist, einer beliebig herausgelesenen und aufgegriffenen Zahl von Fällen andere gegenüberzustellen, die für die gegenteilige Anschauung sprechen.

Mit der grössten Entschiedenheit erkläre ich mich gegen die Verwendung der Missbildungen (teratologische Erscheinungen, Anamorphosen, der Metamorphogenie) zur „Erklärung“ morphologischer Verhältnisse, d. h. zur Feststellung von Homologien. Ich halte diese Praxis für die bedenklichste, welche jemals in der formalen Morphologie befolgt worden ist, denn durch sie ist offenbar eine nicht unerhebliche Menge falscher Theorien entwickelt worden. Sie wurden schliesslich zum Teil beseitigt oder fallen gelassen: nicht weil durch angemessenes Arbeiten ihre Unrichtigkeit nachgewiesen wurde, sondern weil der gesunde Verstand sie vernachlässigte und überging; sie wurden sang- und klanglos begraben.

Wie viel wurde seiner Zeit über das „doppelspreitige Blatt“ geschrieben und discutiert. Schon eine ganze Reihe von Jahren ist seitdem vergangen; unsere jüngeren Fachgenossen haben vielleicht kaum noch eine Kunde von ihm. Man hatte die Beobachtung gemacht, dass Staubbeutel mit 4 Loculamenten oder Pollensäcken gelegentlich an den Stellen, die von den Bildungsherden der Pollenkörner eingenommen wurden, blattähnliche Lappen entwickelten und dass also verbildete Staubgefässe entstanden, welche im Endteil aussahen, als ob 2 Blätter miteinander den Haupt-Rippen entlang verwachsen waren. Daraus bildete man die für heute ganz ungeheuerliche Meinung, dass jedes Staubgefäß aus einem „Blatte mit Doppelspreite“ entstanden sei und dass in diesen Anamorphosen eine atavistische Rückschlagserscheinung vorläge. Anstatt einfach die Thatsache festzustellen, dass Bildungsherde gelegentlich blattartige Lappen hervorbringen können, anstatt sich normal zu entfalten, künstelte man sich die verkehrteste Theorie von der Welt zusammen.

Čelakovský hat auf Grund der Verwendung von Verbildungen die Theorie aufgestellt, dass die Ovula aus Blattzipfeln bervorgegangen sind und eine unendliche Menge von solchen Vorkommnissen nach dieser Richtung hin untersucht und beschrieben. Später hat er seine volle Aufmerksamkeit darauf gerichtet, jedem Ovulum sein Blatt zu verschaffen und ist schliesslich zu dem Resultat gekommen, dass, wenn sich nun gar keine Spur eines Blattes mehr nachweisen liess, diese Thatsache dahin zu interpretieren sei, dass das Ovulum es vollkommen aufgebraucht hat. In der Litteratur finden sich aber unbedingt Fälle, aus denen man zu durchaus anderen Ergebnissen geführt wird.

Ich will hier nur zwei derselben vorführen, die ganz gegen Čelakovský's Ansicht sprechen. Masters hat in seiner Teratologie die Verbildung eines Blütchens einer Composite aus der Gattung

*Gaillardia* sehr hübsch abgebildet. Der unterständige Fruchtknoten ist der Länge nach aufgespalten und aus dem Grunde, von der Stelle also, welche normal die aufrechte Samenanlage einnimmt, tritt ein beblätterter Spross hervor. Ich bin weit entfernt anzunehmen, dass aus dieser Thatsache die Homologie von Ovulum und einem beblätterten Spross zu setzen sei; aber ich bin auf der anderen Seite doch mit den Methoden der formalen Morphologie vertraut genug, um nicht zu wissen, dass diese Richtung, zufolge der vorliegenden Missbildung, in dem Spross eine atavistische, eine Rückschlagsbildung erkennen muss. Diese Ansicht steht aber mit der Zipfeltheorie Čelakovský's im diametralen Gegensatz.

Dieselbe Vertrautheit mit den Grundsätzen der formalen Morphologie lässt mich aber auch voraussehen, dass man es an Versuchen der Umdeutung der vorliegenden Erscheinung nicht fehlen lassen wird. Man operiert in folgender Weise: allerdings das Ovulum ist nicht da, aber es wäre vollkommen verfehlt, den Spross für einen Körper zu halten, der dasselbe vertritt; das Ovulum ist einfach abortiert. Bezuglich des Sprosses gibt es nun 2 Möglichkeiten, entweder ist er die durchwachsene Axe, oder er ist ein Achselspross aus dem Fruchtknoten, der doch im Wandbelage der inneren Höhlung Blattnatur besitzt. Auf diesem oder auf ähnlichem Wege können aber selbstredend alle unbequemen Thatsachen auf das leichteste fortinterpretiert werden.

Noch auf eine zweite Missbildung will ich hinweisen. In der Teratologie von Masters findet sich die Abbildung eines Längsschnittes durch eine Blüte von *Baeckea diosmifolia*. Aus der Wand des Fruchtknotens treten durcheinander gemischt Samenanlagen und Staubblätter, beide mit langen Filamenten versehen, hervor. Wer geneigt ist, den Missbildungen einen Wert für die Deutungen von morphologischen Verhältnissen zuzuerkennen, wird zweifellos beide Körper für homolog halten müssen. Dann aber entwickelt sich ein Widerspruch dadurch, dass Staubblätter und Samenanlagen gleichgesetzt werden; diese beiden Organe können aber nach Čelakovský zusammen nicht aus einem Blatte, wenn man wieder an der phytomatischen Beschaffenheit der Höhlenauskleidung festhält, oder aus einer Axe, wenn man den unterständigen Fruchtknoten als solche betrachtet, hervorwachsen: denn das Staubgefäß ist ein umgewandeltes Blatt, das nicht wieder aus einem solchen hervorwachsen kann, das Ovulum aber ein Blattteil, der nicht aus einer Achse hervorspriessen darf. Diese wenigen Fälle mögen für viele dienen; sie zeigen, dass gegen die Lehren der formalen Morphologie Organe verschiedener morphologischer Kategorien gelegentlich an den Orten mit Neubildungsherden entstehen könnten und legen schlagend dar, dass die Anamorphosen mit Sorgfalt ausgesucht und dass sie gedeutet werden

müssen: manche sind für die Konstruktion von Homologieen unmittelbar verwendbar, manche sind indifferent, sie können zum Beweis für, wie gegen die Sache gebraucht werden, manche sind unbrauchbar, sie müssen eliminiert werden. Schon ein solcher Zustand der Dinge ist sehr bedenklich, denn er kann, da die Wahl, die Abschätzung des Wertes der Beweismittel von dem subjektiven Ermessen des Beobachters abhängen muss, auch keine objektive, d. h. wahrhaft wissenschaftliche Erkenntnis bringen. Ich bin also der Meinung, dass die Anamorphosen als vieldeutige Gebilde aus dem Betriebe der Morphologie, soweit sich diese mit der Untersuchung der realen Metamorphose befasst, ganz auszuschliessen sind. Ihr Studium kann selbstredend nach anderen Gesichtspunkten bei veränderter Fragestellung höchst erspriesslich und gewinnbringend sein; für die Morphologie sind und bleiben die Missbildung nur eine Quelle der Täuschung.

### Die Familie der *Taxaceae*.

Ich werde diese Familie in zwei Gruppen zerlegt behandeln, wie man sie auch in der systematischen Botanik zu besprechen pflegt. Die erste derselben, die der *Taxoideae*, zeigt minder komplizierte Verhältnisse. Sie umfasst 4 Gattungen, von denen 3 *Taxus*, *Torreya* und *Cephalotaxus* der nördlichen Erdhälfte angehörig in einer engeren Verwandtschaft mit einander stehen, während sich die vierte *Phyllocladus*, der südlichen Hemisphäre eigen, von ihnen entfernt und Verhältnisse bietet, auf Grund deren sie besser als eigene Gruppe behandelt werden sollte. Die zweite Gruppe der *Podocarpoideae* umschliesst ebenfalls 4 Gattungen. Sie gehören im Gegensatz zu den *Taxoideae* zum grössten Teile der südlichen Hemisphäre an; doch strahlt die Gattung *Podocarpus* weit aus bis nach West-Indien und in Ostasien bis nach noch höheren Breiten, nämlich der Insel Nippon in Japan. Auch *Dacrydium* kann noch bis zum malayischen Archipel verfolgt werden, während *Saxegothaea* und *Microcachrys* in Chile und auf Tasmanien heimisch sind. Ich habe alle Gattungen in ziemlich umfangreichen Materialien untersuchen können, nur von *Saxegothaea* waren dieselben unzulänglich. Die Gattung *Ginkgo* schliesse ich ans der Familie vollkommen aus, da sie eine eigne Familie bildet, die mit den *Taxaceae* höchst wahrscheinlich in keinem engeren Zusammenhange steht.

### Die *Taxoideae*.

#### Die weibliche Blüte der Eibe.

Bevor ich auf die vergleichende Morphologie der weiblichen Blüten der *Taxoideae* eingehe, will ich noch einige Mitteilungen über die uns am nächsten liegende Gattung *Taxus* machen. Ich habe unsere Eibe am genauesten untersucht und eine Reihe von Beobachtungen gemacht, welche der Beachtung wert sind. Um während des Winters, der besten

Zeit zur Untersuchung, stets frisches Material von männlichen und weiblichen Sträuchern zur Hand zu haben, schnitt ich genügend grosse Zweige, welche mit den kugelförmigen Knospen der männlichen und mit den spindelförmigen Knospen der weiblichen Blüten sprösschen versehen waren ab, und setzte sie in ein Glas mit Wasser. Bei Wiederholung meiner Untersuchung wird man Sorge zu tragen haben, dass die Zweige stets mit einer frischen und möglichst grossen, daher schräg zu führenden Schnittfläche ins Wasser kommen. Versäumt man, ihnen eine ausgedehnte Aufsaugungsstelle zu geben, so vertrocknen die Zweige leicht; ich habe zu meinem Leidwesen eine reichliche Erfahrung betreffs dieses Punktes gesammelt. Es dauert während der Wintermonate durchschnittlich 8 Tage, dann schwollen beide Sprösschen soweit an, dass sie dicht vor der Anthese stehen. Bei den weiblichen erscheint die Spitze des Ovulum aus den Umhüllungen und die männlichen sind nur noch von den letzten beiden hyalinen Blättern umhüllt. Nach ein bis zwei Tagen tritt dann die Anthese ein, die männlichen Sprösschen beginnen zu stäuben, an den weiblichen zeigt sich auf der Spitze schwebend der Pollinationstropfen.

Trotzdem dass diese Sprösschen schon so häufig der Gegenstand der Untersuchung gewesen sind, konnte ich doch noch einige neue Beobachtungen machen. Sie stehen in der Achsel von Laubblättern zerstreut, ohne bestimmt erkennbare Regel, längs des Zweiges. Was zunächst die Begleitblätter anbetrifft, so sind dieselben spiraling angereiht. Sie beginnen mit 2 Primärblättern und setzen dann eine Spirale fort, welche recht steile sinnfällige Schrägzellen bedingt. Genane Messungen habe ich nicht vorgenommen, doch glaube ich, dass das gewöhnliche Verhältnis, das ich normal spiral genannt habe, vorliegt. Die Zahl der umhüllenden Schuppen am Grunde der Blüte ist bei den weiblichen, wie es scheint stets etwas grösser als bei den männlichen. Bei den weiblichen Sprösschen scheint die Zahl derselben auch nicht konstant zu sein; das Höchstmass erreicht sie bei manchen Sprösschen jener Form der Eibe, welcher man den Namen *Taxus tardiva* beigelegt hat und die wegen der bemerkenswerten Verkürzung der Blätter einen sehr eigenartigen Eindruck hervorbringt. Während gewöhnlich das längste der Sprösschen 2,5 mm nicht übertrifft, werden sie hier doppelt so lang. Sie sind auch nicht mehr von der gewöhnlichen ellipsoidischen Form, sondern werden cylindrisch. Die Zahl der Schüppchen an dem Träger (ausgeschlossen die speziellen Hüllen) beträgt ca. 24; an den normalen Blüten zählt man nur die Hälften.

Darüber herrscht wohl kein Streit, dass die weiblichen sowohl wie die männlichen Geschlechtssprösschen Blüten sind, sofern wir uns vorläufig an die von Goebel gegebene und am schärfsten begründete Definition halten, dass man unter einer Blüte begrenzte Sporophyllverbände ersten Grades versteht, welche unter Umständen der Zahl nach bis auf ein Sporophyll herabsinken können.

Die weibliche Blüte von *Taxus baccata* ist von der einfachsten Form, denn sie besteht nur aus einem einzigen endständigen Ovulum, dessen Nucellus von einem Integument umhüllt wird. In der Vollblüte befindet sich am Grunde des grünen, im unteren Teile rötlichen Ovulums ein schwacher, wenig auffallender Wulst, der bekanntlich zu dem erst grünen, später schön rot gefärbten Samenmantel heranwächst. Man hat in ihm das Fruchtblatt oder ein zweites Integument erkennen wollen; gegen die erste Deutung spricht der Umstand, dass sie später entsteht als das Ovulum; aber auch mit dem zweiten Integument bei den Angiospermen kann er nicht unmittelbar gleich gesetzt werden, da dieser stets das Ovulum bei der Vollblüte ganz oder doch wenigstens höher umhüllt. Wir wollen also seine morphologische Homologicierung vorläufig unentschieden lassen. Seine biologische Bedeutung ist uns um so klarer, der Samenmantel dient zur Verbreitung der Samen, wie zahlreiche, auch von mir wiederholte Beobachtungen klargestellt haben. In dem königlichen Botanischen Garten von Berlin wird unter den Samen der Eibe zur Reifezeit in wenigen Tagen durch die zahlreichen Amseln tüchtig aufgeräumt. Diejenigen, die nicht gefressen worden sind, lösen sich übrigens bald freiwillig von ihren Tragzweigen ab und fallen zu Boden.

Gegenwärtig wird von allen, nicht blos den formalen Morphologen die Meinung vertreten, dass das Blütensprösschen der Eibe nicht, wie es den Anschein hat, eine einfache fortlaufende Axe darstellt, welche durch ein terminales Ovulum abgeschlossen wird, sondern dass das ganze Sprösschen ein Zweigsystem bildet. Es ist nämlich gezeigt worden, dass jedes Blütensprösschen der Eibe unterhalb der eigentlichen terminalen Blüte noch ein kleines Knöspchen trägt, das gelegentlich in einen Laubtrieb auswächst. Man hat nun gemeint, dass dieses kleine Knöspchen das eigentliche Ende der Primäraxe ausmacht und dass aus der Achsel des letzten Blattes an dieser Axe der Blütenspross als ein kräftiger Lateralstrahl hervorgetreten ist, welcher sich in die Richtung der Mittelaxe gestellt und den eigentlichen Sprossgipfel in die Achsel des nächsten Blattes herübergedrängt hat. Man hat behauptet, dass man diesen Gang der Dinge noch deutlich an den Blütensprösschen aus dem Verlauf der Gefäßbündel erkennen könne und das von Goebel<sup>1)</sup> noch neuerdings wiederholte Bild, welches ursprünglich von Strasburger<sup>2)</sup> entworfen worden ist, lässt uns in der That den Sachverhalt in der angegebenen Weise erkennen. Ich habe zwar unendlich viele weibliche Blütensprösschen im Längsschnitt geprüft, habe aber ein solches Bild niemals wahrgenommen und bin geneigt in ihm ein Diagramm zu sehen, welches jene Theorie erläutert; es ist keine Zeichnung nach einem realen Präparat.

<sup>1)</sup> Goebel, Organographie S. 700.

<sup>2)</sup> Strasburger, Coniferen u. Gnetaceae Atlas t. 1.

Wir können uns sehr wohl denken, dass der Aufbau des weiblichen Blütenprösschens dieser Auffassung entspricht, dass er also ein Sym-podium ist. Derartige Sprossverkettungen kommen in der Natur häufig vor, wenn auch die zweiaxigen zu den Seltenheiten gehören. Den Beweis für die Richtigkeit hat man durch die Beobachtung zu erbringen geglaubt, dass man das Knöspchen mehrfach zu einem Sprösschen auswachsen sah. Hält man aber an der Auffassung fest, dass an allen Orten, an denen sich Neubildungsherde befinden, sich auch schliesslich einmal ein Zweig entwickeln kann, so darf man dieser doch immerhin abnormen Erscheinung kein zu beträchtliches Gewicht beimesse. Von viel grösserer Bedeutung wird es, gemäss unserer Auffassung sein, wenn wir aus den normalen, stets oder doch wenigstens unendlich häufig vorkommenden Verhältnissen ein entscheidendes Wort über die Natur jenes kleinen Knöspchen sprechen können. Da mir nicht bekannt ist, dass vor mir eine eingehende Untersuchung über die Zusammensetzung des vermeintlichen Axenades vorgenommen worden ist, so will ich meine Beobachtungen über diesen Gegenstand mitteilen.

Das weibliche Blütenprösschen der Eibe ist das Achselprodukt aus einem Laubblatt. Eine bestimmte Regel in den Oertern seiner Erscheinung habe ich nicht festzusetzen vermocht, nur erscheinen sie stets an den vorjährigen Zweigen nicht allzu junger Sträucher; die Eibe muss ein gewisses, bis jetzt noch nicht festgesetztes Alter überschritten haben, ehe sie blühbar wird. Ich vermochte nur so viel zu bestimmen, dass sie den mittleren bis oberen Teil des Zweiges besetzen, die Spitze aber wird von den, übrigens im äusseren den weiblichen Blütenprösschen ähnlichen Laubknospen eingenommen. Hier und da erscheint auch einmal eine Laubknospe tiefer am Zweige. Die Häufigkeit der weiblichen Sprösschen an einem Zweige wechselt; kräftigere und besonders gut exponierte d. h. dem Lichte besser ausgesetzte Zweige bringen im Allgemeinen mehr Blütenprösschen hervor, deshalb findet man sie in grösserer Zahl an den höheren Teilen des Strauches, sofern sie nicht von benachbarten Bäumen oder Sträuchern beschattet sind.

Die männlichen wie die weiblichen Geschlechtssprösschen der Eibe treten aus den Achseln der Laubblätter hervor. Bezuglich ihrer Entstehung herrscht keine Begünstigung in dem Orte der Anheftung der Blätter. Sie erscheinen ebenso gut aus den Achseln der seitlichen, wie aus den an der Ober- und Unterseite des Zweiges angehefteten Blätter. Bei der normalen Form der Eibe sind die Zweige deutlich plagiotrop; der Neigungswinkel gegen den Stamm wechselt dabei in nicht weiten Amplituden. Alle Geschlechtssprösschen, die männlichen, wie die weiblichen sind normal bodenwärts gerichtet; sie fallen also aus der Blattachsel heraus und hängen senkrecht herab. Nur diejenigen weiblichen Geschlechtssprösschen, welche auf der Oberseite des Zweiges ihren Ursprung nehmen, finden in dem Tragaste oftmals ein Hemmnis;

je nach dem Orte von dem sie aus entspringen, ob sie nämlich näher der Scheitellinie oder näher der Flanke aufgestellt sind, erlangen sie entweder eine horizontale Stellung oder eine Zwischenstellung zwischen der horizontalen und perpendikulären Lage. Bei den männlichen Blüten habe ich diese Position nur selten beobachtet; diese hängen fast stets senkrecht nach unten.

Die Art der Aufhängung der Geschlechtssprösschen der Eibe ist zunächst entschieden eine Schutzvorrichtung gegen die übeln Einflüsse der wässerigen Niederschläge während der Vollblüte. Schon ein Blick auf einen mit jenen besetzten Zweig von oben belehrt uns, dass die Blätter die Geschlechtssprösschen den Blicken entziehen, dass sie von ihnen gedeckt werden. Man kann sich leicht auch durch einen Versuch überzeugen, dass bei der senkrechten Besprengung mit Wasser mittelst einer Brause die Blätter benetzt werden, dass aber von den Blüten die Feuchtigkeit abgehalten wird. Wie nachteilig der fallende Regen für die weiblichen Geschlechtssprösschen sein würde, wird uns die Untersuchung über die Pollination der Eibe zeigen.

Ich legte mir nun die Frage vor, durch welche Faktoren wird die hängende Lage der Sprösschen bedingt. Deren konnten 3 sein: erstens konnte sie bewirkt werden durch das Licht, die Sprösschen konnten negativ heliotrop sein; zweitens war die Möglichkeit vorhanden, dass die Sprösschen der Schwerkraft folgten, dass sie positiv geotrop waren; drittens musste ins Auge gefasst werden, ob nicht eine biologische Anpassung, eine zweckmässige Aufstellung zum Behufe einer guten Pollination vorlag, die von jeder der beiden ersten Ursachen unabhängig war. Von der ersten Vernrsachung glaubte ich bald Abstand nehmen zu dürfen, weil ich keine Abänderung der Aufhängung vorfand, wenn auch die Zweige den verschiedensten Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt waren. Es blieben nur die beiden letzten Möglichkeiten übrig.

Eine experimentelle Lösung der Frage war der ganzen Sachlage nach ausgeschlossen. Ich glaube aber, eine Entscheidung auf einem anderen Wege gefunden zu haben. Unter den zahlreichen Varietäten und Formen der Eibe, welche von dem Gärtner als zum Teil sehr decorative Sträucher gezogen worden sind, befindet sich eine, welche keine plagiotrope, sondern typisch orthotrope Zweige bildet; es ist die *Taxus baccata* var. *fastigiata*. Sie musste auf die gestellte Frage eine Antwort geben. Ich wusste, dass im Botanischen Garten von Berlin eine Pflanze der Varietät jedes Jahr regelmässig zahlreiche Samen ansetzt. Der Gang meiner Ueberlegung war folgender. Der orthotropen Stellung gemäss sind die Blätter an den Zweigen nicht gescheitelt, sondern radiar aufgestellt. In den Achseln dieser Blätter müssen weibliche Geschlechtssprösschen vorhanden sein. Folgen nun diese der Schwerkraft, so müssen sie wie bei der gewöhnlichen Eibe auch aus der Achsel der Blätter herausfallen und nach unten hängen. Diese

Lage muss aber bei allen Blüten gefunden werden, weil das Hemmnis, welches die Sprösschen aus den Blättern der Scheitellinie des plagiotrop aufgestellten Zweiges in die horizontale Lage bringt, hier niemals wirksam sein kann. Nehmen dagegen die Sprösschen die horizontale Lage an d. h. stehen sie wieder senkrecht zur Tragaxe, so haben wir eine biologische, erblich fixierte zweckmässige Einrichtung vor uns, welche von heute bekannten mechanisch wirkenden Kräften, die hier in Frage kommen können, nicht bestimmt ist.

Ich fand an dem erwähnten Strauche zahlreiche weibliche Blüten; alle lagen senkrecht zu ihrer Tragaxe gewöhnlich horizontal auf ihren Deckblättern, nicht eine hing, als ob sie von der Schwerkraft dirigiert wäre, senkrecht aus der Achsel herab. Diese Beobachtung lehrt also, dass die senkrechte Aufhängung der weiblichen Sprösschen als eine zweckmässige biologische Einrichtung anzusehen ist.

Die Längsaxe der weiblichen Sprösschen der Eibe misst vor der Vollblüte, in der Gestalt also, welche sie während des Winters zeigen, etwa 2,3 mm. Sie sind dicht von schuppenförmigen Blättern umhüllt, welche mit zwei seitlichen Primärblättern einsetzen; an sie schliessen sich die folgenden wie es scheint normalspiral, d. h. nach den Zahlen der Fibonacci-Reihe an. Ihre Zahl scheint, wie ich schon oben sagte, nicht völlig konstant zu sein; als Kontaktzeilen konstatierte ich die Zweier- und Dreierzeilen. Kein Blatt birgt in der Achsel eine Knospe mit Ausnahme des achten Blattes des ganzen Sprösschens (also die Blüte eingeschlossen) von oben gezählt. Diese Zahl fand ich in ausnahmsloser Konstanz.

Die obersten 6 Blätter, welche das Ovulum unmittelbar umgehen, weichen bezüglich der Anreihung und Textur von den unteren Schuppenblättern bemerkenswert ab. Sie sind zarthäutig, heller gefärbt und bilden drei decussierte Paare, wobei ich allerdings bemerken möchte, dass sich die Medianen durch die Paare, nicht immer, genau rechtwinklig kreuzen, sondern oft etwas schief stehen. Das siebente und achte Blatt sind von derselben derberen Struktur in der grünen Farbe der unteren Schuppenblätter. Die zarteren Hülle sind vor der Anthese in der Umhüllung der letzteren versteckt, zur Zeit der Vollblüte, wenn das Ovulum sich streckt und den Schnabel des Integumentes mit der Mikrophyle über die Umhüllung herausschiebt, machen die letzten Begleitblätter, wenn auch in viel geringerem Masse die Dehnung mit und färben die Spitze des weiblichen Blütensprösschens weisslich.

Nach dem objectiven Befunde lagen nun für die „Deutung“ zwei Möglichkeiten vor: entweder ist, nach der heutigen allgemeinen Ansicht das kleine Knöpfchen in der Achsel des achten Blattes von oben gezählt, das Axenende des weiblichen Sprösschens und die von drei decussierten Paaren umhüllte Samenanlage ein Seitenspross aus der Achsel des siebenten Blattes oder das kleine Knöpfchen ist ein Seitenstrahl aus

der Achsel des achten Blattes an einer fortlaufenden Achse, die durch das Ovulum abgeschlossen wird. Beide Anschauungen können mit gleicher Wahrscheinlichkeit aus dem objektiven Befunde Geltung beanspruchen.

Es ist nun eine für fast alle Dicotyledonen und Gymnospermen geltende Regel, dass jedes Produkt aus der Achsel eines Blattes mit 2 transversal stehenden Primärblättern einsetzt. Ich habe seiner Zeit nachgewiesen, dass diese Stellung ausnahmslos eingehalten wird, welcher Natur auch die Neubildungen sein mögen: es ist gleichgültig, ob sie Zweigvorblätter oder Blütenhüllblätter oder Staubgefässe oder Fruchtblätter sind, stets stehen die ersten beiden Organe transversal zum Deckblatt. Ich habe damals unternommen, zu zeigen, dass diese Stellung wohl ursächlich bedingt ist und dass man die Regel zu einem Gesetz erheben könnte.

Von dieser Regel wollte ich nun Gebrauch machen, um zu entscheiden, ob wir es bei dem seitlichen kleinen Knöspchen mit einem Achselprodukt zu thun haben oder nicht. War es ein solches, dann mussten seine ersten beiden Blätter transversal stehen. Wenn das Knöspchen dagegen das Ende des ganzen Sprösschens darstellte, so musste sich die spirale Anreihung der Schuppen in den Blättern desselben fortsetzen. Im ersten Falle war das Ovulum mit seinen sechs Begleitblättern die Hauptachse und dann musste diese die spirale Anreihung der Blätter weiter führen, im zweiten Falle musste der Ovularspross mit 2 transversalen Primärblättern einsetzen.

Die Untersuchung des Knöspchens auf seine Blattstellung ist bis jetzt nicht vorgenommen worden, sie ist nicht sehr angenehm, bietet aber

einem geübten Präparator keine übermässigen Schwierigkeiten. Das Resultat der Untersuchung ist kein einheitliches. In vielen Fällen findet man an dem Knöspchen nur ein relativ grosses Blatt, welches dem gebotenen Raum entsprechend convex und concav ist und unmittelbar vor dem Blatte steht, in dessen Achsel die Knospe ihren Platz hat. Es hat Form und Farbe der weisslichen Hüllblätter, welche das Ovulum umgeben und ist meist kreisrund. Man hat sich also zu hüten, es für eines der Hüllblätter anzusehen. Ich beobachtete ferner, dass dieses Blatt bisweilen der Länge

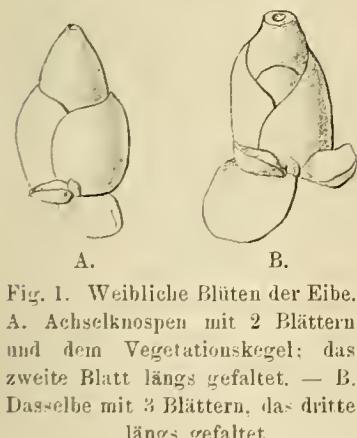


Fig. 1. Weibliche Blüten der Eibe.  
A. Achselknospen mit 2 Blättern und dem Vegetationskegel; das zweite Blatt längs gefaltet. — B. Dasselbe mit 3 Blättern, das dritte längs gefaltet.

nach scharf zusammengekniffen war, wobei die grössere Flanke nach aussen gekehrt war. Dann sah ich wieder in anderen Fällen zwei Blätter,

eins von der zuerst erwähnten Form und ein zweites von ihm übergriffenes, ähnliches, in der Regel etwas oder viel kleineres Blatt. Auch dieses letztere war bisweilen der Länge nach gefaltet. Endlich sah ich auch 3 Blätter, von denen die ersten die beschriebenen Stellungen innehielten, das dritte aber von dem Blatt, in dessen Achsel das Knöspchen sass, abgewendet war. Eine grössere Zahl von Blättern habe ich an den zahlreichen untersuchten Sprösschen nicht wahrgenommen, sie kommen aber sicher vor, da unter Umständen, wie oben gesagt, die Knospe in einen Zweig auswächst. Die Disposition der Blätter spricht nicht dafür, dass die Knospe die Spirale der Schuppen des Haupt-sprösschens fortsetzt. Wenn ein oder zwei Blätter gerade vor das Blatt, in dessen Achsel die Knospe steht, fallen, so kann das erste die Spirale nicht fortsetzen, deren letztes Glied gerade vor ihm steht, es müsste vielmehr an einen Platz treten der zwischen der transversalen und der dorsalen Lage die Mitte hält.

Die Längsfaltung der Blätter, die ich ganz sicher zu konstatieren Gelegenheit hatte, ist eine bei den Coniferen ganz ungewöhnliche Erscheinung; sie deutet darauf hin, dass hier ungewöhnliche Bedingungen obwalten. In der That steht dem Knöspchen ein ausserordentlich enger Raum zur Verfügung, denn die Schuppe, welche als Tragblatt fungiert, liegt ganz dicht an der Axe. In dieser Enge erkenne ich die Ursache der Faltung. Das Blatt muss sich in den gegebenen Raum fügen und vollbringt die Einordnung zum Teil durch die Zusammenfaltung. Es giebt aber auch einen anderen Modus, durch welchen derselbe Zweck erreicht wird; die Einfügung des ganzen Blattes in den Raum zwischen dem Deckblatt des Knöspchens und der Axe. Ich wendete meine ganze Aufmerksamkeit der Insertion der an dem Knöspchen vorhandenen Blätter zu und es gelang mir, auf das bestimmteste nachzuweisen, dass das erste und das zweite an dem winzig kleinen Vegetationskegel rechts und links zum Deckblatt angeheftet waren. Sie sind die Primärblätter des Knöspchens und aus der Beobachtung ihrer transversalen Stellung ergiebt sich, dass das Knöspchen selbst sehr wohl ein Achselspross aus dem Deckblatt sein kann. Nun wird uns auch klar, warum diese Blättchen häufig längs zusammengekniffen sind; diese Art der Faltung ist bei der Enge des zur Verfügung stehenden Raumes für die Blättchen sehr zweckmässig. Derselbe Zweck wird auch erreicht, wenn die Blättchen aus ihrer ursprünglichen Aufstellung nach vorn „verschoben“ werden. Unter Verschiebung darf man aber keineswegs eine Veränderung der Insertion verstehen. Diese bleibt die nämliche transversale, die Blättchen werden nur in ihrer Basis gedreht und die Spreiten fügen sich bei ihrem fortschreitenden Wachstum in den engen Raum zwischen Deckblatt und Axe ein.

Das Resultat der Untersuchung für den zweiten Teil des Sprosses, welcher die Blüte trägt, ergab nun mit Bestimmtheit, dass auch hier

das erste Paar der blassen Hüllblätter in der Stellung der transversalen Primärblätter auftrat, dass sich also auch dieser Teil des weiblichen Sprösschens wie ein Lateralstrahl ans der Achsel des siebenten Blattes von oben gezählt verhielt. Die Blattspirale setzte sich weder in dem kleinen seitlichen Knöspchen noch in der eigentlichen Blüte fort; keines erwies sich demgemäß derart, als ob es das echte Axende wäre — das Ergebnis der ganzen mühsamen Untersuchung brachte keine definitive Entscheidung: es sprach weder zu Gunsten der einen, noch zu Gunsten der anderen der heute geltenden Theorien.

Ich muss sagen, dass ich von diesem Ausgang nicht sonderlich erbaut war und wusste mir zunächst keinen Rat. Der ganze Sachverhalt deutete auf eine Parzellierung des Vegetationskegels des ursprünglich einfachen weiblichen Blütensprösschens in zwei Teile; ich habe an zahlreichen solchen Sprosspärcchen beobachtet, dass die auch hier vorliegende spiegelbildliche Aehnlichkeit der Teilprodukte namentlich bei der Erzeugung der Blüten dann eintritt. Es war aber auch möglich, dass bei dem Eibensprösschen ein blindes Axende übrig geblieben ist. Wenn dann die letzten 2 Blätter in ihren Axeln Sprosse hervorbringen, so müssen sich die letzten dann gerade so verhalten wie die beiden in dem Blütensprösschen der Eibe vorliegenden Gebilde. Wir hätten es dann mit 2 Seitenstrahlen zu thun, die beide

mit je einem Paare transversaler Primärblätter einsetzen: Das Ovulum mit seinen drei Paar Hüllblättern und das kleine Knöspchen wären alsdann gleichwertige Produkte, von denen das letztere aber fast regelmässig in seiner Endausbildung zurückbleibt.

Für die letztere Meinung sprach nun die Thatsache, dass Penzig<sup>1)</sup> in seiner Teratologie sagt, Doppelblüten wären in den weiblichen Blütensprösschen der Eibe eine häufige Erhebung. Bei uns ist das nun nicht der Fall, denn ich habe zahlreiche Sträucher der Eibe abgesucht, ohne auch nur ein einziges Beispiel zu finden, im



Fig. 2. Weibliches Sprösschen der Eibe mit zwei Blüten und einem Axenende zwischen beiden (nach Strassburger l. c.).

Süden mögen diese Vorkommnisse häufiger sein. Derselbe vortreffliche

<sup>1)</sup> Penzig, Teratologie II. 514.

Kenner der Abnormitäten im Pflanzenreich fügt seiner Angabe die Worte hinzu, dass die zweite Blüte aus der zweitobersten Schuppe hervortritt. Aus dieser Mitteilung kann man nun wohl unter Umständen herauslesen, dass diejenige Schuppe gemeint ist, in der sich das Knöspchen, welches heute gewöhnlich als Sprossende betrachtet wird, befindet; aber ganz sicher war ich meiner Sache doch nicht, denn unter der zweitobersten Schuppe konnte ja auch eins der 6 speziellen Hüllblätter des Ovulums verstanden sein.

Zum Glück fand ich eine vollkommene Klarheit über die bei den Doppelblüten an dem weiblichen Blütenprösschen der Eibe obwaltenden Verhältnisse in Strasburger's<sup>1)</sup> ausgezeichneter Abhandlung über die Coniferen und Gnetaceen. Er hat in zwei Figuren Blütenprösschen dargestellt und aus diesen ersehen wir mit unbedingter Sicherheit, dass sich das zweite Element des Paars in fast genau gleicher Höhe neben das andere Blütchen stellt. Beide sind auch in ihrer Ausbildung vollkommen gleich beschaffen; jedes von ihnen hat drei Paare der häutigen Hüllblätter. Sie sind beide Produkte aus der Achsel von aufeinanderfolgenden Schuppenblättern: die zweite Blüte ist unbedingt das weiter entwickelte Knöspchen, welches gemeinlich als das Ende des ganzen weiblichen Blütenprösschens der Eibe angesehen wird. In der beistehenden Figur aber sehen wir zudem, dass zwischen den beiden Blüten noch ein steriles Axende übrig bleibt; wir haben also eine Sachlage vor uns, die genau dem Verhalten entspricht, welches ich oben deductiv aus den Beobachtungen an den gewöhnlich vorkommenden, also normalen Blütenprösschen erschlossen habe.

Ich erkenne in den beiden Blütenpärchen, die Strasburger abgebildet hat und in denjenigen, welche Penzig in seiner Teratologie erwähnt, keine Missbildungen und verwahre mich ausdrücklich und mit aller Bestimmtheit gegen die Anmutung, dass ich zur Setzung von Homologieen Anamorphosen verwendete. In der zweiten Blüte des Pärchens liegt nur die Weiterentwicklung einer normal vorhandenen Aulage vor, die in den allermeisten Fällen unterdrückt wird, die sich aber, wie Penzig sogar sagt, nicht selten, zu einer normalen und vollen Blüte ansbildet. Wenn sich nun gelegentlich das Knöspchen zu einem Laubspross entfaltet, so ist diese Ausbildung gewiss eine teratologische Erscheinung. Sie ist aber dergestalt, dass sie den Formalisten zu der Anerkennung zwingt, das Ovulum und den ausspriessenden Zweig als homolog zu setzen, eine für die Blattzipfelovulisten recht unbequeme Thatsache. Ich bezweifle keinen Augenblick, dass man dieselbe fortinterpretieren würde, etwa durch das Setzen eines Aborts des wahrhaftigen Ovulums oder dergleichen. Für die Freunde meiner Anschauung bringen diese Sprosse keine Verlegenheit, denn wir meinen, wenn ein Nenbildungsherd vorliegt, der überdies

<sup>1)</sup> Strasburger, Coniferen u. Gnetaceen Atlas t. I. fig. 6.

regelmässig die ersten Blattanlagen besitzt, so kann dieser auch gelegentlich in abnormer Weise einen Laubspross erzeugen.

Ueber die Natur der weiblichen Blüte von *Taxus* ist weidlich viel gedacht, gesprochen, geschrieben und gedruckt worden. Man hat für das Ovulum ein Fruchtblatt gesucht und gewöhnlich keins gefunden; manche Botaniker haben, wie ich schon oben sagte, den Arillus für das Fruchtblatt oder, wie wir heute besser sagen, für das Sporophyll genommen, meiner Ueberzeugung nach ohne zureichenden Grund. Der Umstand, dass der Samenmantel später entsteht als die Anlage des Ovulums gesehen wird, spricht für den gewöhnlichen Botaniker dagegen; der Formalist dagegen wird durch diesen Umstand, wenn er ein Blatt braucht, nicht beunruhigt. Er kann auch leichtlich diesen Uebelstand beseitigen, indem er das spätere Auftreten des Fruchtblattes als ungehörige Verspätung auffasst, welche übrigens „nichts Ueberraschendes hat, weil sich bei beginnendem Abort häufig Verspätungen einstellen“. Ich will weder an dieser noch an einer anderen Stelle dem Formalisten seinen Glauben rauben; ich habe aber keinen Grund, in dem Arillus einen Körper von anderer Natur zu sehen als eben einen Samenmantel, welcher später zur Verbreitung der Samen dient.

Wenn Čelakovský den Grundsatz aufgestellt hat „kein Ovulum ohne Fruchtblatt“, so wird er bei der Eibe ein solches hinzufügen. Vielleicht ist die Samenanlage der Eibe aber ein Ovularkarpell, d. h. ein Makrosporangium, welches sein Sporophyll bei der Bildung vollkommen aufgeschluckt hat. Ich kann vorläufig nicht wohl darauf eingehen, über das Sporophyll der Eibe des weiteren zu handeln, aus dem einfachen Grunde, weil wir über die Objekte, die zum Vergleich herbeigezogen werden müssen und durch deren Betrachtung wir einen Fortschritt in der Erkenntnis gewinnen werden, noch nicht gesprochen haben. Vorläufig dürfen wir folgendes Verhältnis festsetzen: Der weibliche Blütenspross der Eibe tritt aus der Achsel eines vorjährigen Laubblattes; er besteht aus einer kurzen, mit Schuppen besetzten Axe, welche blind endet; in den Achseln der obersten Schuppenblätter stehen 2 Blüten, jede ist von 3 decussierten Paaren umhüllt und geht in ein einziges orthotropes Ovulum mit einem Integument aus, an dessen Grunde die wulstige Anlage eines Arillus sitzt. In den allermeisten Fällen ist die Blüte aus dem vorletzten Blatt bis auf ein winziges Knöspchen unterdrückt, bisweilen entwickelt sich aus demselben ein beblätterter Spross. Sind beide Blüten gleichmässig ausgebildet, so befindet sich zwischen ihnen ein blindes Axenende. Ein deutliches Sporophyll ist nicht vorhanden, das Ovulum ist echt terminal.

### Die Pollination der Eibe.

Ich will nun zunächst auf die Pollination der Eibe, d. h. auf die Art der Uebertragung des Blütenstaubes bis zu dem Orte, wo er

keimen soll, genauer eingehen. Delpino und Strasburger haben beobachtet, dass zur Zeit der Vollblüte auf dem Ovulum der Eibe ein Tropfen erscheint, welcher als Pollenfänger dient; ich will denselben kurz als den Pollinationstropfen bezeichnen. Sie haben mitgeteilt, dass dieser Tropfen, der auch bei anderen Coniferen beobachtet ist und ebenso bei den Cycadaceen allgemein vorzukommen scheint, von dem Nucellus abgeschieden wird, dass er nach und nach verdunstet, wobei die Pollenkörner in die Mikropyle eingeschlürft werden und dass sie auf diesem Wege allmählig auf den Nucellus herabsinken. Sie sind an dem Scheitel des letzteren gelagert nachgewiesen worden; auch die Keimung der Körner, die in ihnen vorkommenden Zellbildungen u. s. w. sind genau ermittelt worden; ich habe hier keine Veranlassung, über diese Vorgänge zu berichten, da der Verfolg derselben ausserhalb des Rahmens meiner Untersuchungen fällt.

Goebel hat neuerdings darauf aufmerksam gemacht, dass schon Vaucher<sup>1)</sup> die Ausscheidung des Tropfens gekannt hat, dass sie also lange vor den Beobachtungen Delpino's ermittelt worden ist. Die Stelle lautet: *leur pollén, qui à la moindre agitation, s'échappe par nuages au moment où la fleur féminelle fait sortir de son extrémité une guttule transparente qui absorbe les globules polliniques des fleurs mâles.*

Um nun der Frage mit der möglichsten Sorgfalt näherzutreten, liess ich die weiblichen Zweige in meinem Arbeitszimmer aufblühen. Schon vor mehreren Jahren hatte ich durch Versuche festgestellt, dass die Eibe willig, wie viele Frühlingsblüher in Wasser gestellt, zur Vollblüte kommt. Dieses Verfahren hat sich aus verschiedenen unten zu besprechenden Umständen für die genaue Untersuchung nicht blos als wünschenswert, sondern als notwendig herausgestellt. Wenn die Zeit der Vollblüte herannahrt, dann erscheint auf der einen oder der anderen Samenanlage ein winziges Tröpfchen, das kaum  $\frac{1}{2}$  mm im Durchmesser hat. Am nächsten Tage tragen dann die grössere Menge der weiblichen Blüten den Pollinationstropfen in dem gewöhnlichen Höchstmass des Durchmessers, den ich durch sehr sorgfältigen Vergleich mit einem genauen Massstab unter Zuhilfenahme einer vortrefflichen Zeiss'schen 12 fach vergrössernden Lupe als 1 mm messend feststellte, in einigen Fällen habe ich einen Durchmesser bis 1,3 mm beobachtet.

Der Tropfen schwebt zunächst genau auf der Micropyle, die wie die Axe des orthotropen Ovulums an dem Zweig senkrecht nach unten gerichtet ist. Er ist kugelrund, vollkommen durchsichtig, wasserhell und krystallklar, sodass sich die benachbarten Laubblätter

---

<sup>1)</sup> Vaucher, Histoire physiologique des plantes d'Europe Ed. Paris IV. 182. (1841).

mit einem verkleinerten Bilde spiegeln. Er haftet keineswegs sehr fest auf seinem Orte, sondern fällt leicht von der Spitze herab. Hat man den Zweig so aufgestellt, dass die Ovula nach oben sehen, kann es leicht geschehen, dass er etwas herabgleitet und schief auf der Micropyle zu sitzen kommt. Wird der Zweig ein wenig, aber keineswegs heftig erschüttert, so fällt das Pollinationströpfchen von der Spitze des Ovulum herab; manchmal bleibt es dann auf einem darunter befindlichen Blatt haften, häufig aber rollt es auch von diesem schnell herunter. Die Beweglichkeit desselben ist so gross, dass oft schon die Erschütterung genügt, welche durch das Abtrennen eines Zweigehens bei einem vorsichtig geführten Schnitt mit der Scheere bewirkt wird, um ihn herabfallen zu lassen. Meine unten zu besprechenden Versuche machten den Transport eines Zweigehens mit Blüten, welche den Tropfen trugen, aus meinem Zimmer an einen anderen Ort notwendig. Diese Ueberführung musste äusserst vorsichtig geschehen; in vielen Fällen gelang es mir trotzdem nicht, jene Erschütterung zu vermeiden, welche den Tropfen zu Falle brachte.

Zunächst stellte ich die Zeit fest, welche verstrich, bis der Tropfen auf der Spitze des Ovulum verschwand oder eintrocknete, wenn der Zweig vor jeder Erschütterung bewahrt blieb. Ehe ich die Frist ganz genau bestimmte, hatte ich schon oberflächlich festgesetzt, dass er während mehrerer Tage an einem gezeichneten Ovulum verharrete. Die zu diesem Zwecke besonders unternommenen Beobachtungsreihen belehrten mich, dass ihn die Samenanlagen eines Zweiges 4 Tage lang bewahrten. Ich kann aus amtlichen Rücksichten zusammenhängende, längere Zeit erfordernde Untersuchungen nur am Sonntag vornehmen. Da ich nun neben den Untersuchungen nach den physikalischen auch den nach den chemischen Besonderheiten des Tröpfchens nachgehen wollte, so richtete ich meine Zimmertemperaturen derart ein, dass die weiblichen Blüten an diesem Tage in die volle Anthese traten. Ich fand früh um 9 Uhr mehrere mit einer grösseren Anzahl Blüten beladene Zweige, die alle den gewünschten Entwicklungszustand zeigten: die Ovula waren durchgehend mit dem Tröpfchen im Höchstmass seiner Masse versehen, das von der Spitze nach unten hing.

In vollkommen gleicher Grösse verharrten die Tröpfchen, wenn ich dafür sorgte, dass jede Berührung der Versuchsobjekte ausgeschlossen war, vom Sonntag bis zum Mittwoch oder manchmal bis zum Donnerstag an ihrem Orte. Dann wurden sie sichtlich kleiner, der Durchmesser sank bis etwas über  $\frac{1}{2}$  mm herab. In diesem Zustande habe ich sie noch weitere 5—6 Tage beobachtet. Sie verhielten sich dann insofern nicht ganz gleich, als zuletzt manche Tröpfchen etwas dickflüssiger waren. Wenn ich diese äusserst vorsichtig unter der Lupe mit der Nadel berührte, so flossen sie nicht

sogleich von der Mikropyle auf die Spitze der letzteren über; die Oberfläche gab auch ein wenig nach. In anderen Fällen aber waren sie, wie mir wenigstens schien, ebenso leichtflüssig und leicht beweglich wie am Anfang ihres Erscheinens.

Volle vierzehn Tage hindurch habe ich endlich dieselben Tröpfchen an zwei zu diesem Zwecke ganz besonders geschützt aufgestellten Blüten der Eibe beobachtet, dann waren sie plötzlich verschwunden. Ein Abfall von der Mikropyle hat sich kaum ereignet, denn ich konnte an den unter den Blättchen befindlichen Blättern keine Andeutung des Tröpfchens bemerken, obgleich ich auch eifrigst nach den Ringen forschte, welche die eingetrockneten Tröpfchen hinterlassen. Es musste also an der Mikropyle endlich eingetrocknet sein und dafür sprach einmal die Anwesenheit von gummiartigen Krümelchen an der Mikropyle, zweitens aber die auffallende Braunfärbung der sämtlichen Zellen an der Mündung des Eimundes; sie machten den Eindruck des Verfalls und waren gewiss nicht mehr imstande, Flüssigkeit zu sezernieren, eine Funktion, die sie fast während der Dauer von zwei Wochen so unentwegt ausgeübt haben mussten.

Ich will an diesem Orte noch bemerken, dass ich mir grosse Mühe gegeben habe, die feineren anatomischen Verhältnisse der Mikropylennärrung genauer zu studieren. Ich habe auf Längsschnitten durch zahlreiche Ovula nach Papillen oder Spalten gesucht, die bei der Ausscheidung des Pollinationströpfchens von Bedeutung sein könnten, habe aber keine Andeutung irgend welcher differenzierter Gebilde oder besonderer Strukturen in der Zelle gefunden.

Die Beobachtung über die lange Dauer des Tröpfchens ist wichtig, denn sie beweist: die Vorstellung, dass der Tropfen leicht verdunstet und bald verschwindet, ist nicht richtig. Wenn man etwa im Freien das Verschwinden des Tropfens einer gezeichneten Blüte im Verlaufe eines Tages festsetzen konnte, so ist ganz bestimmt die Verdunstung nicht die Ursache gewesen, sondern die Bewegung der Zweige, welche durch den Wind bedingt wurde, hat den Tropfen zum Herabfallen gebracht. Man würde gegen meine Beobachtungen nicht einwenden dürfen, dass sich der Pollinationstropfen in dem geschlossenen Zimmer nach dieser Hinsicht unter anderen Bedingungen befände als im Freien. Die Verdunstung des Tropfens hätte hier wegen der durchschnittlich viel höheren Temperatur und der stets viel trockneren Luft der Zimmer entschieden ergiebiger sein müssen als in der freien Natur.

Der Umstand, dass der Tropfen so viele Tage in der ursprünglichen Grösse auf der Spitze des Ovulum hängen blieb, liess in mir die Vorstellung wach werden, dass ich es mit einer Flüssigkeit zu thun hatte, welche etwa wie Glycerin beschaffen war, also erst nach sehr langer Zeit eintrocknete. Umsomehr war ich überrascht, als sich diese Voraussetzung als durchaus irrtümlich erwies. Ich habe

die Flüssigkeit auf ihre chemische Zusammensetzung hin untersucht und brachte sie zu diesem Zwecke von der Mikropyle auf einen Objektträger. Zunächst war sie äusserlich in der That dem Glycerin ähnlich, indem sie zweifelsohne ein wenig zähflüssig war und auf dem Glase schmierte. Während ich aber noch mit der Nadel in dem aufgetupften Tropfen herumhantierte, bemerkte ich unter dem Mikroskop, dass er immer fester wurde, dass sich in ihm Schlieren bildeten und Längsfaltungen, die zu der berührenden Nadel senkrecht verliefen; in kurzer Zeit wurde er vollkommen fest. Ich muss sagen, dass ich über diese Erfahrung im höchsten Masse erstaunt war, denn ich konnte sie mit der anderen, derzufolge ich den Tropfen in unverminderter oder nur wenig geringerer Grösse während mehr als 240 Stunden auf der Spitze des Ovulums hatte schweben sehen, durchaus nicht in Einklang bringen.

Ich verglich nun, um ein exaktes Mass über die Zeit zu haben, welche von dem Augenblick des Auftragens eines Tropfens auf einen Objektträger bis zur vollkommenen Verdunstung verstrich, zu mehreren Malen einen Pollinationstropfen der Eibe mit einem gleich grossen Tropfen Wasser, den ich von einer Staarnadel neben jenem auf dem Objektglas abtupfte und fand, dass der erste entschieden schneller verdunstete. Ein Pollinationströpfchen, das eingetrocknet eine kreisförmige Fläche von 1,5 mm Durchmesser deckte, war in 4, höchstens 5 Minuten bei einer Zimmerwärme von 15° R. vollkommen erstarrt. Es stellte nun einen kreisförmig umschriebenen Fleek dar, dessen Ränder etwas verdickt erschienen; es sah aus wie ein eingetrocknetes Tröpfchen äusserst klaren Gummis, das man nur auf dem Glase sah, wenn man das Licht in bestimmter Richtung reflektieren liess. Um es stets leicht auf dem Glase wiederzufinden, musste ich es mit einem farbigen Hofe umziehen. Es war eine vollkommen homogene Masse, unter dem Mikroskop zeigte es keine Andeutung von Ausscheidungen amorph körniger oder krystallinischer Natur. So schnell das Tröpfchen eintrocknete, so schnell löste es sich wieder in bei-gefügtem Wasser zu derselben klaren Flüssigkeit, welche es ursprünglich darstellte, auf.

Es musste mir selbstredend daran liegen, über die chemische Beschaffenheit des Tropfens soweit wie irgend möglich Klarheit zu gewinnen. Ich setzte mich zu diesem Zwecke mit meinem alten Freunde Max Vogtherr in Verbindung, der mir mit Rat und That bei der chemischen Prüfung zur Seite stand. Nicht bloss ich selbst, sondern auch einige meiner Kollegen, die zum Teil in dem Besitz einer feineren Zunge waren, als ich, wir hatten nur einen faden, nichts sagenden Geschmack der etwas zähen Flüssigkeit festgesetzt und glaubten mit Bestimmtheit annehmen zu dürfen, dass Zucker nicht darin war. Auf ihn wurde zuerst gefahndet. Die Probe mit Fehling'scher

Lösung ergab ein vollkommen negatives Resultat; die blaugrüne Farbe veränderte sich absolut nicht, selbst nachdem das Gemisch auf dem Objektträger stark erwärmt worden war. Demgemäß war die Anwesenheit jedes reduzierenden Zuckers vollkommen ausgeschlossen, aber auch Rohrzucker war nicht vorhanden, wie eine andere Probe zeigte, welche mit verdünnter Schwefelsäure um die Invertierung zu bewirken behandelt worden war. Der in Wasser leicht lösliche Tropfen wurde nun mit Naphthol-Schwefelsäure in Berührung gebracht. Es bildete sich an der Grenzzone zwischen beiden Flüssigkeiten eine milchige Trübung, die aber bald beim Reiben mit dem Glasstäbe verschwand; nach einiger Zeit trat eine schwache, aber deutlich erkennbare Violettfärbung auf. Aus dieser Reaktion wird ersichtlich, dass die Flüssigkeit ein Kohlehydrat enthält. Ein Pollinationströpfchen wurde auf neutrales Lackmuspapier gebracht. Es entstand an der Berührungsstelle auf dem Papier eine Rötung und zwar war dieselbe auffallend kräftig: ein Beweis, dass der Tropfen eine freie Säure enthielt. Um nun zu prüfen, ob diese Säure etwa Ameisensäure wäre, wurden zu einer Lösung des Tröpfchens Bleizucker und Bleiessig gesetzt. Es trat einmal keine Trübung ein, außerdem konnten aber die feinen Nadelbüschel von ameisensaurem Blei in der Flüssigkeit unter dem Mikroskop nicht nachgewiesen werden.

Aus dem Umstande, dass durch die Bleisalze keine Fällung entstand, ging außerdem klar hervor, dass von den Kohlehydraten, die durch Naphthol-Schwefelsäure nachgewiesen worden waren, Arabin, Metarabin, Bassorin nicht vorhanden sein konnte, da diese durch jene Reagentien gefällt werden. Es lag also ein indifferenter Pflanzenschleim vor. Ueber die Säure kann nur vermutungsweise gesagt werden, dass sie mit einiger Wahrscheinlichkeit Apfelsäure sein dürfte. Die Flüssigkeitsmenge der Tröpfchen war aber zu gering, um die ohnehin nicht sehr kräftigen Reaktionen auf diese Säure zur klaren Anschauung zu bringen.

Gehen wir nun wieder zu dem Pollinationströpfchen, wie es auf der Spitze des Ovulum schwebt, zurück. Wenn sich die Flüssigkeit auf der Mikropyle genau in der Weise wie auf dem Deckglas verhielt, so konnte sein Bestand nicht annähernd die Zeit dauern, die ich beobachtet und oben nachgewiesen habe. Hier muss also ein anderer Umstand hinzutreten. Eine Verdunstung der Flüssigkeit findet bestimmt statt, sie muss auch ziemlich ergiebig sein, wie die Beobachtung auf dem Objektglas gezeigt hat; vollkommen ausgeschlossen ist die Möglichkeit, dass das Pollinations-Tröpfchen auf der Spitze des Ovulum nach dieser Richtung hin andere Eigenschaften zeigen sollte, als auf jenem Glase. Aus den zwei mitgeteilten Thatsachen, aus der Verdunstung und der Konstanz der Tröpfchengrösse geht mit zwingender Notwendigkeit hervor, dass die verdunstete

Flüssigkeit, von der ich wohl mit unbedingtem Recht annehme, dass sie Wasser ist, in demselben Masse wie sie verschwindet, viele Tage lang immer wieder ergänzt wird.

Welches nun auch der Ort der Entstehung des Pollinationströpfchens sein mag, eine Frage, die uns später noch eingehend beschäftigen wird, so viel steht fest, dass zuerst eine Flüssigkeit ausgesondert wird, welche von anderer Beschaffenheit ist, als das später erscheinende Sekret. Zuerst tritt ein Tröpfchen hervor, welches aus Pflanzenschleim und aus noch anderen Substanzen besteht; später kann aber nur Wasser allein austreten, das als Ersatz für die durch Verdunstung aus dem Tropfen verschwindende Feuchtigkeit dient. Ich sehe diesen Prozess als einen rein osmotischen an. Die hohe Fähigkeit der Wasseraufnahme der eingetrockneten Flüssigkeit des Pollinationströpfchens wurde oben festgesetzt und es ist wohl denkbar, dass die durch die fortgesetzte Verdunstung erzeugte Konzentration immer von neuem aus den Zellen des Ursprungsherdes des Tröpfchens wässrige Flüssigkeit zieht, derart dass die Konzentrationsgrösse und der Durchmesser des Tröpfchens lange Zeit konstant bleiben und nur später allmälig verändert werden. Für Jeden wird ersichtlich sein, dass dieselbe Flüssigkeit von Anfang bis zu Ende der Existenz des Tröpfchens nicht ausgeschieden werden kann; denn, wenn dauernd Pflanzenschleim u. s. w. und Wasser erzeugt, wenn aber stets nur Wasser abgegeben würde, so muss bei konstanter oder verminderter Grösse des Tröpfchens in verhältnismässig kurzer Zeit eine solche Anreicherung der Lösung mit Pflanzenschleim eintreten, dass die Tröpfchen sehr bald eine dickere Konsistenz aufweisen. Durch welchen Umstand dann nach mindestens einer grösseren Reihe von Tagen die Sekretion von Wasser aus den Zellen eingestellt wird, bin ich nicht im Stande gewesen zu ermitteln.

Von den physikalischen Eigenschaften der Flüssigkeit kam nun noch eine sehr wichtige in Betracht, nämlich ihr Verhältnis zu den Pollenkörnern der Eibe; es musste zunächst die Benetzbarkeit des Pollens durch dieselbe festgesetzt werden. Ich beobachtete zu diesem Zwecke ein Pollinationströpfchen unter dem Mikroskop mit Zeiss II/5. Während der Beobachtung brachte ich ein Klämpchen Pollen an die Seite des Tröpfchens; es wurde von jenem mit der grössten Geschwindigkeit aufgesangt, etwa ebenso schnell, als wenn es von Löschpapier aufgenommen worden wäre. Wenn auch durch diese Beobachtung die leichte Benetzbarkeit der Pollenexine gewährleistet wurde, so änderte ich doch noch den Versuch dahin ab, dass ich über einem frischen Tröpfchen eine männliche Blüte der Eibe ausklopfe. Sie hatte schon stark gestäubt, so dass nur ein ganz dünner Pollenregen auf das Tröpfchen herabrieselte. Bei der Berührung der Oberfläche der Flüssigkeit sanken die Körnchen sogleich in die Flüssigkeit ein und wurden rings von ihr umgeben.

Alle Vornahmen zum Zwecke der Untersuchung über die Benetzbarkeit des Pollens müssen ziemlich schnell vollzogen werden, denn es dauert gar nicht lange, so giebt sich durch die Bewegung der Körner kund, dass die Verdunstung schon weit fortgeschritten ist. Jetzt erkennt man auch die hohe osmotische Kraft der Flüssigkeit des Pollinationströpfchens, denn es findet aus den Körnern entschieden ein Wasser-austritt statt, sie kollabieren und der protoplasmatische Wandbeleg tritt von der Intine ab. Ich bin der Ueberzeugung, dass schon aus dem Umstand das Pollinationströpfchen auf der Spitze des Ovulum in seiner Konzentration nicht verändert werden darf, weil sonst eine Kontraktion des Inhalts der Pollenkörner stattfinden könnte, welche später nicht wieder aufgehoben werden würde, da doch Wasser nicht unmittelbar an den Nucellus des Ovulum gelangen kann.

Nachdem ich die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Pollinationströpfchens soweit als möglich festgestellt hatte, ging ich dazu über, den wirklichen Vorgang der Pollination zu erforschen. Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse über die Art und Weise der Pollenübertragung geht dahin, dass der Pollinationstropfen als Pollenfänger fungiert. Diese Annahme ist unbedingt richtig, sie war durch das Experiment auf der Pflanze und auf dem Objektglase bewiesen. Nun meinte man weiter, dass der Tropfen verdunstete, dass durch die Verminderung der Flüssigkeit der Pollen in das Ovulum übergeführt würde und dass durch weitere Verdunstung die Oberfläche der Flüssigkeit mehr und mehr sänke, bis schliesslich die Pollenkörner auf den Nucellus zu liegen kämen.

Gegen die Richtigkeit dieses Vorganges sprachen verschiedene Momente. Zunächst habe ich gezeigt, dass die Verdunstung während eines verhältnismässig langen Zeitraumes keine Verminderung in der Grösse des Tropfens hervorbringt, also schon nach dieser Hinsicht muss der Gedankengang über den Prozess irrtümlich sein. Zweitens habe ich gezeigt, dass der Tropfen äusserst labil aufgehängt ist und in der freien Natur wahrscheinlich sehr häufig abfällt. Drittens ist nicht bewiesen, dass innerhalb des Ovulum die Flüssigkeit in dem notwendigen Masse verdunsten kann, wenn der Binnenraum durch eine enge Capillare mit der Luft in Verbindung steht. Um ein ungefähres Urteil über dieses letzte Verhältnis zu gewinnen, habe ich mir ein künstliches Ovulum aus Glas hergestellt. Ich zog eine Röhre in eine Capillare aus, steckte dieselbe mit dem unteren Ende in einen kleinen Gummiballon, füllte den Apparat mit Wasser bis zu einer aufgetragenen Marke und beliess denselben in meinem häuslichen Arbeitszimmer in aufrechter Stellung. Das Ergebnis war, dass die Wassersäule im Laufe von 8 Tagen erst um  $\frac{3}{4}$  mm gesunken, also um so viel durch die enge Capillare verdunstet war. Wenn ich auch nicht verkenne, dass dieser Versuch nur ein rober ist, so ist doch sein Endergebnis nicht

sehr ermutigend für die Annahme, dass aus dem Binnenraum durch die Capillare eine so ausgiebige Verdunstung einer Flüssigkeit geschehen kann, dass der vorschwebende Zweck erreicht wird. Viertens habe ich festgestellt, dass die Verdunstung des Tröpfchens eine solche Konzentration des Schleims mit sich führte, dass die Pollenkörper kollabierten, eine Erscheinung die für diese keineswegs vorteilhaft sein konnte, wenn nicht wieder hinzutretendes Wasser das Zusammenfallen beseitigte. Es ist aber mehr als zweifelhaft, dass dem verdickten Tropfen auf irgend eine Weise Wasser zugeführt würde.

Ich habe oben schon nachzuweisen versucht, dass die Mikropyle allein den Tropfen abscheidet. Diese Auffassung steht mit der landläufigen Ansicht im Widerspruch, derzu folge die Flüssigkeit aus dem Nucellus entspringt. Der Tropfen kann unter dieser Voraussetzung erst dann auf der Mikropyle erscheinen, wenn der Binnenraum des Ovulum mit Flüssigkeit gefüllt ist, so dass er an der capillären Spitze herausquillt. Ich musste nun zunächst der Frage näher treten, ob zu der Zeit, da der Tropfen auf der Mikropyle erscheint, der Binnenraum des Ovulum zwischen dem Nucellus und dem Schnabel des Integumentes mit Flüssigkeit gefüllt ist oder nicht.

Die Festsetzung der thatsächlich vorliegenden Verhältnisse war äusserst einfach. Ich tupfte den Pollinationstropfen mit Fliesspapier, das ihn begierig aufsaugte, ab, und untersuchte den Binnenraum des längsaufgespaltenen Ovulum. Damit man mir nicht den Einwurf entgegen halten könnte, dass durch das Fliesspapier nicht bloss das schwebende Tröpfchen auf der Mikropyle, sondern auch die daran hängende Flüssigkeit des Binnenraumes fortgenommen worden wäre, hob ich auch mehrfach das Tröpfchen nur durch Berührung mit einem Objektträger ab. Ich spaltete dann das Ovulum oder auch den ganzen weiblichen Blütenspross unter dem Simplex mit dem Rasiermesser oder mit einem dünnen, sehr scharfen Skalpell und konnte mit unbedingter Sicherheit nachweisen, dass zu der Zeit der beginnenden Anthese, d. h. zu der Zeit, da das Pollinationströpfchen erschien, in dem Binnenraum der Samenanlage keine Spur einer Flüssigkeit vorhanden war. Ich habe auch später vom zweiten bis zehnten Tag nach dem Erscheinen des Pollinationströpfchens, während es noch an dem Ovulum hing, dieselbe Untersuchung vorgenommen und niemals die Spur einer Flüssigkeit wahrgenommen. Also auch im Laufe dieser Zeit ist eine Flüssigkeit von dem Nucellus nicht ausgeschieden worden, auch nicht von aussen eingetreten. Aus dieser Thatsache geht hervor, dass das Pollinationströpfchen von der Mündung des Ovulum aus der Nachbarschaft der Mikropyle ausgesondert wird. Indem sich nun zwischen ihm und dem Nucellus zunächst keine Flüssigkeit befindet, wird meine Behauptung, dass die Uebertragung des Pollens durch die Verdunstung des Tropfens

nicht geschehen kann, aufs neue bestätigt. Die Pollination, d. h. die Beförderung des Pollens bis zu dem Orte, von welchem aus er einen Schlauch zu treiben hat, also bis zum Nucellus, musste demgemäß unbedingt auf eine andere, als die bisher angenommene Weise erfolgen. Diese zu ermitteln war meine nächste Aufgabe.

Ich schicke zunächst die Wahrnehmung voraus, dass jede Blüte nur ein Pollinationströpfchen hervorbringt. Wird dasselbe abgenommen, so tritt niemals eine Erneuerung desselben ein. Mir fehlen die Kenntnisse darüber, ob es Jahre giebt, in denen die Eibe nur einen geringen Samenertrag hat; man sollte die Aufmerksamkeit der Angelegenheit zuwenden und zusehen, ob diese Erscheinung nicht mit dem umfangreichen Verluste der Pollinationströpfchen, vielleicht veranlasst durch stürmische Luftbewegung in ursächlichen Zusammenhang steht.

Aus der Thatsache, dass der am ersten Tage der Vollblüte abgenommene Tropfen niemals ergänzt wird, geht wohl wiederum eine Bestätigung für die oben vorgetragene Meinung hervor, dass die durch die Verdunstung abgegebene und wieder ersetzte Flüssigkeit des Tropfens wirklich durch die osmotische Kraft des in dem Tröpfchen enthaltenen Schleimes aus den Zellen der Mikropyle austritt und außerdem dass die Menge des Schleimes auf ein bestimmtes, geringes Quantum für jedes Ovulum beschränkt ist. Wäre die Osmose nicht der bewirkende Faktor, so wäre nicht recht einzusehen, warum die Zellen nicht von selbst weiter sezernieren sollten.

Bleibt dagegen der ursprüngliche Tropfen auf der Mikropyle sitzen, so wirkt seine Kraft fast volle 14 Tage fort, wenn auch nicht zu erkennen ist, dass die Wasseraabgabe aus den Zellen mit der Zeit etwas erlahmt.

Um einen gesicherten Gang meiner Untersuchung zu finden stellte ich zunächst die Verhältnisse fest, die bei dem Ovulum der Eibe vorlagen. Man hat es mit einem flaschenförmigen Körper zu thun, dessen Hohlraum durch den Nucellus vom Grunde aus zum grossen Teil ausgefüllt ist. Der Hals der Flasche stellt eine Capillare dar, welche sich von dem Bauchteil nach oben verjüngt und welche vor der Anthese durch eine winzige Oeffnung mit der Aussenwelt kommuniziert. Zur Zeit der Anthese ist diese Oeffnung durch einen Tropfen luftdicht verschlossen. Durch den Verschluss wird im Binnenraum des Ovulums eine kleine Luftmenge abgesperrt.

Ich stellte mir nun aus Glas ein Ovulum her, d. h. ich nahm ein kleines Glaskölbchen, zog dieses in eine feine Spitze aus, die ich in der Capillare abbrach und oben rund schmolz. Nun machte ich mir eine Gummilösung zurecht, die etwa die Consistenz des Tropfens hatte und versuchte auf die Spitze ein kleines Tröpfchen derselben zu bringen. Dies gelang nur dann, wenn die Spitze absolut trocken war. Unter dieser Voraussetzung schwiebte der Gummitropfen genau so auf

der Spitze, wie das Pollinationströpfchen der Eibe auf der Mikropyle sass. War dagegen die Spitze des Glaskölbchen benetzt, so saugte die Capillare den Tropfen augenblicklich ein, der einen Flüssigkeitspfropfen in der Röhre bildete.

Uebertrage ich nun diese Erfahrung auf das Ovulum der Eibe, so geht mit unbedingter Sicherheit hervor, dass der Tropfen nur deswegen auf der Spitze schweben kann, weil eine Zone unterhalb seines Aufhängungsortes nicht benetzbar ist. Dabei muss aber der Ort der Aufhängung selbst benetzbar sein, denn sonst würde sich der Tropfen in seiner hängenden Lage nicht erhalten können, sondern sogleich abfallen: er muss adhärieren. War der Mikropylekanal andererseits auf seiner ganzen Ausdehnung benetzbar, so würde er wie die Capillare wirken und der Tropfen würde ganz oder wenigstens teilweise eingesaugt werden. Die unbenetzbare Zone wird auch, wie das Verharren des Tropfens während mehrerer Tage beweist, nicht von selbst durch die Flüssigkeit des Tröpfchens befeuchtet, sondern verbleibt in dem nämlichen Zustande für viele Tage. Ich war der Ueberzeugung, dass dieses Hemmnis für die Eindringung des Tropfens auf irgend eine Weise beseitigt werden musste, denu dass bei der normalen Pollination die Flüssigkeit den Mikropylenkanal passieren musste, war klar; wie konnten sonst die Pollenkörner auf den Nucellus gelangen, auf den sie nicht blos gesehen worden sind, sondern von welchem Orte man auch die Pollenschläuche hat austreiben sehen?

Mir kam nun der Gedanke, dass vielleicht die ziemlich beträchtlichen Schwankungen, welche im März und April während der Vollblüte der Eibe zwischen der Tages- und Nachttemperatur zu bestehen pflegen, von Einfluss auf die Beförderung des Pollinationströpfchens in den Pollenkanal sein könnten. Ich hatte festgestellt, dass bei der konstanten Temperatur in dem Zimmer des botanischen Museums während mehr als 10 Tagen von der Flüssigkeit des Tropfens nichts in den Binnenraum des Ovulums gelangte. Ausserdem hatte ich einige Tröpfchen künstlich bestäubt, um festzusetzen, ob diesem Vorgange ein Einfluss auf die Bewegung der Flüssigkeit zukäme. Die Bestäubung hatte ebenfalls keine Veränderung in dem gewöhnlichen Gange der Ereignisse hervorzubringen vermocht. Schliesslich blieb für meine Ueberlegung nur noch übrig, dass eine von aussen wirkende Kraft die Flüssigkeit oder Teile derselben in die Röhre trieb.

Ich habe eigentlich kaum nötig zu demonstrieren, dass die Schwankungen der Temperatur einen solchen Endeffekt haben müssen; er geht aus den Gesetzen des Luftdruck mit Notwendigkeit hervor. Ich brachte aber doch, um den Vorgang bis in die Einzelheiten zu prüfen, wieder mein Ovulum von Glas in Anwendung. Auf die Spitze der vollkommen trocknen Capillare wurde ein Gummitröpfchen gesetzt. Der so beschickte Apparat wurde mit der grössten

Vorsicht aus dem Zimmer vor das Fenster getragen. Im Zimmer war eine Temperatur von  $14^{\circ}$ , im Freien zeigte das Thermometer  $-3^{\circ}$  R. Kaum hatte ich den einen Flügel geöffnet, so dass die frische Morgenluft das gläserne Ovulum bestrich, als das Tröpfchen pfeilschnell in die Capillare glitt. Der Flüssigkeitspropf verkürzte sich zu einem niedrigen Meniscus, indem er sich den gegebenen Räumen anpasste, sank in der sich weiter verbreiternden Röhre immer tiefer hinab, indem sich der Meniscus entsprechend in der Quere ausdehnte. Endlich riss derselbe und die Flüssigkeit sickerte an den Innenwänden langsam herunter. Diese Thatsachen habe ich selbstredend nicht an dem einen Versuch festgesetzt, sondern indem ich ihn vielmals unter den nötigen Abwandlungen wiederholte.

Da nun bei dem Ovulum der Eibe ganz entsprechende Verhältnisse vorliegen, so musste auch bei einer Temperaturverminderung die gleiche Erscheinung eintreten. Auch hier ist, wie ich oben zeigte, ein durch den Tropfen an der Mikropyle abgeschlossener Luftraum vorhanden. Sinkt die Temperatur, dann nimmt diese Luftmenge einen geringeren Raum ein und es entsteht eine Druckdifferenz zwischen der Innen- und Aussenluft, welche den Tropfen in die Mikropyle hineintreiben muss. Auf diesem Wege konnte die nicht adhaerierende Stelle unterhalb des Pollinationstropfens überwunden und dieser in den Mikropylekanal und durch denselben bis zu dem Nucellus befördert werden.

Ich brachte nun einige weibliche Blütensprösschen der Eibe aus der Zimmertemperatur ins Freie, während die Temperatur nur wenige Grade um den Gefrierpunkt schwankte und konnte regelmässig eine wenn auch geringe, so doch deutliche Verminderung des Durchmessers an dem Tropfen nachweisen. Er sank von 1 mm auf  $\frac{1}{2}$  mm. Vor allen Dingen aber vermochte ich festzusetzen, dass unter diesem Verhältnis in das Ovulum der Eibe Flüssigkeit eingedrungen war und die Wände des Binnenraumes benetzt hatte.

Nach dieser Erfahrung wurde auch die Thatsache erklärlich, dass die Labilität des Pollinationströpfchens für die Pflanze nicht nachteilig sein kann. So lange er als Pollenfänger dient, ist es notwendig, dass er eine möglichst grosse Oberfläche besitzt. Ist aber der Blütenstaub einmal gefangen, so steigen die Körner auf und gelangen auf den Grund der Tropfen unmittelbar bei der Mikropyle. Wenn nun auch der Tropfen abfällt, so bleibt doch ein kleiner Teil der Flüssigkeit mit dem Pollen an dem Mund der Mikropyle, oberhalb der von mir als nicht benetzbar bezeichneten Stelle des Kanals haften und bildet hier einen schimmernden Meniscus, eine Erscheinung, die an jedem Ovulum, das sein Pollinationströpfchen verloren hat, nachweisbar ist. Ich möchte sogar glauben, dass die Erhaltung des ganzen Tröpfchens für die Pflanze keineswegs vorteilhaft ist. Der Gang der Ereignisse wird sich in der Capillare des Mikropylekanals genau in gleicher Weise wieder-

holen, wie bei meinem Glaskölbchen: der Tropfen wird eingepresst, er gleitet über die nicht benetzbare Zone hinweg und bildet einen Ppropf in der Röhre, der, da sich der Kanal von der Mündung aus schnell erweitert, gezwungen ist, der Adhaesion zu folgen und sich quer zu dehnen, bis dann der dünne Meniscus reisst und die Flüssigkeit an den Wänden herabsickert. Nun ist aber offenbar, dass eine dünnerne Schicht Flüssigkeit eher zu Brüche gebracht wird, als eine dicke. Wenn überdies der Tropfen in seiner ganzen Ausdehnung einträte, so würde die Luftblase im Binnenraum des Ovulum das Vordringen der Flüssigkeit bis zum Nucellus verhindern: ein Uebelstand für die Pflanze, welcher, wie man leicht einsieht, nicht eintreten kann, wenn die Luft nach dem Zerreissen der Flüssigkeitsschichte den Weg durch die Mikropyle nun frei findet und aus dem Ovulum austritt.

Ich bin viel zu sehr von der Zweckmässigkeit der Einrichtungen in der Natur überzeugt, als dass ich nicht schon längst zu dem Gedanken gekommen war, dieser Labilität des Tröpfchens müsse wohl eine für das Leben, bez. die Pollination der Eibe günstige Bedeutung zukommen, denn, wenn auch die Meinung und selbst der Ausdruck für viele recht trivial sein mag, ich konnte mir nicht denken, dass die Pflanze zwecklos eine solche Stoffvergeudung betreiben sollte. In den soeben dargestellten Verhältnissen glaube ich die Lösung des Paradoxons gefunden zu haben; das Herabfallen des Tröpfchens ist, nachdem dieser seine Schuldigkeit als Pollenfänger gethan, für die Eibe nicht blos nicht nachteilig sondern vorteilhaft, weil die Sicherheit der Pollenübertragung mittels einer geringen Menge Flüssigkeit eine höhere ist, als wenn ein grosser Tropfen in Funktion tritt.

Wenn meine Beobachtung über den Gang der Pollination richtig war, so musste das vollkommen erhaltene Pollinationströpfchen wieder aus der Mikropyle heraustreten, wenn ich das Sprösschen aus dem kalten wieder in das warme Zimmer brachte. Die durch das Tröpfchen in dem Ovulum abgesperrte Luftmenge muss sich unter dem Einfluss der Temperaturerhöhung ausdehnen und die Flüssigkeit aus dem Ovulum wieder durch die Mikropyle heraustreiben. Leider muss ich sagen, dass meine Versuche kein ganz klares Resultat ergaben. Ich hatte zwar in manchen Fällen die Meinung, dass sich das Tröpfchen an der Spitze des Ovulum vergrössert hatte, aber in anderen Versuchen war ich über die Veränderung nicht ganz sicher. Wenn ich mir auch zutraue, durch sehr vielfache Uebung bei meinen systematischen Arbeiten Grössendifferenzen zwischen  $\frac{3}{4}$  mm und  $\frac{1}{2}$  mm richtig zu schätzen, so handelt es sich in dem vorliegenden Falle um recht bedenklich kleine Grössen. Das Tröpfchen kann nämlich nicht mehr in seiner vollen Masse auf der Spitze erscheinen; sie vermindert sich vielmehr um die Menge, welche im Mikropyle-Kanal capillar festgehalten wird.

Die hängende Lage des Tröpfchens ist für die sichere Ueberführung des Pollens von grosser Bedeutung. Ich habe schon oben auf die äusserst labile Aufhängung desselben, d. h. darauf hingewiesen, dass er sehr leicht abfällt. Ferner habe ich gezeigt, dass die Entfernung des grössten Teiles desselben für die Befruchtung der Pflanze nicht blos nicht nachteilig, sondern wahrscheinlich höchst vorteilhaft, ja notwendig sein dürfte. Wenn aber die Beseitigung eines Teiles des Tröpfchens die Regel ist, so muss doch für die Pflanze Sorge getragen sein, dass ihr auch der von dem Tröpfchen gefangene Pollen in genügender Menge zugute kommt. Der Blütenstaub muss also unter allen Umständen nach der Mikropyle dirigirt werden, damit, wenn das Tröpfchen abfällt, in der noch adhärierenden Flüssigkeitsmenge Pollenkörner verbleiben.

Das Grössenverhältnis zwischen dem weiblichen Blütensprösschen und dem Pollinationströpfchen liegt zu Gunsten des ersteren; das Maximum seines Durchmessers beträgt 1,5 mm, während das des Tröpfchens 1 mm nicht oder nur selten überschreitet. Bei der senkrechten Aufhängung des Flüssigkeitströpfchens kann der perpendiculär herabrieselnde Pollenregen für das Tröpfchen von keinem Belang sein, weil das Blütensprösschen selbst wie ein Schirm wirkt, der dasselbe übrigens auch vor nicht zu heftigen Regenschauern im Verein mit den über ihm befindlichen Lanblättern schützt. Ich will hier noch nebenbei bemerken, dass aufprallende Wassertropfen das Pollinationströpfchen sogleich fortreißen; über diesen Vorgang habe ich mich durch den direkten Versuch überzeugt.

Für die Pollination kommt also in erster Linie der durch den Wind angewehte Blütenstaub in Betracht. Was geschieht nun, wenn der Pollen das Tröpfchen berührt? Bei der starken Adhäsion zwischen seiner Flüssigkeit und den Pollenkörnern werden die letzteren allseitig benetzt. Sie sind leichter als die sie umgebende Flüssigkeit und steigen in derselben auf, d. h. mit anderen Worten: sie bewegen sich nach der Mikropyle hin. Aber nur diejenigen werden ihr Ziel mit voller oder annähernder Sicherheit erreichen, welche in der Nähe des von der Mikropyle abgewendeten Poles des Kugelchens oder unmittelbar an ihm aufgeblasen werden. Denn bei der Art der Aufhängung des Tröpfchens führt nur der Weg in diesem Perpendikel nach der Oeffnung hin, die in den Binnenraum des Ovulum leitet. Wer einmal die gelben Wolken gesehen hat, welche sich bei der Erschütterung einer männlichen Eibe aus den Blüten erheben, und wer beobachtet hat, wie der leiseste Windhauch diese Wolken horizontal fortführt, der wird mir zustimmen, wenn ich meine, dass die Anblasung des Pollens in der Horizontalen wohl in den meisten Fällen erfolgen muss.

Das Aufsteigen der spezifisch leichten Pollenkörner in dem Tröpfchen muss sich sehr schnell vollziehen. Diese Thatsache wird

durch folgendes Experiment bewiesen. Ich entnahm von einem Zweige einer blühenden weiblichen Pflanze in grösster Eile 5—6 Tröpfchen, die ich alle an einer Stelle auf einem Deckglas sammelte. Hierauf stäubte ich über dieselben einiige Flitter feinsten Graphits, die ich von einem Bleistift schabte. Ich brachte das Deckglas so, dass es die Flüssigkeit als hängenden Tropfen trug, unter das Mikroskop und blies aus einer reichstäubenden männlichen Blüte Pollen gegen den Tropfen. Alle diese Vornahmen müssen mit der grösstmöglichen Geschwindigkeit vollzogen werden; das Mikroskop muss vorher exakt auf die untere Glasfläche eingestellt sein, damit auch die Beobachtung keine Verzögerung verursacht. Ich fand nun stets, dass sich bei der Betrachtung die Pollenkörner sämtlich unmittelbar an der unteren Fläche des Deckgläschen versammelt hatten und konnte die Richtigkeit nicht blos durch die bereits fixierte Einstellung, sondern auch durch die Wahrnehmung beweisen, dass der Tubus stets gesenkt werden musste, wenn ich auf die Graphitflittern scharf einstellte. Diese adhärierten aber an der unteren convexen Fläche des Tröpfchens und dienten mir als Marken für die Feststellung der Orter dieser Fläche. Wenn die Pollenkörner in dieser Flüssigkeit des Tröpfchens auf dem Deckglas aufstiegen, so mussten sie auch in dem Pollinationströpfchen auf der Mikropyle durch den Auftrieb nach derselben gehoben werden.

Ich will noch einer Beobachtung an dem Pollinationströpfchen gedenken, die ich bei meinen Versuchen gemacht habe. Mir war sehr erwünscht, dass im Beginn der zweiten Februarwoche die Temperatur während einiger Tage sehr tief fiel; in der Nacht vom 8. zum 9. sank das Thermometer bis  $-8^{\circ}$  R. Schon am Sonnabend vermutete ich, dass ein recht tiefer Stand in der Nacht eintreten würde und setzte mehrere Blütenprösschen am Spätnachmittag vor ein Fenster des Botanischen Museums. Meine ersten Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf die Blüten der Eibe waren bereits im Grossen und Ganzen vollendet und ich wollte die Gelegenheit der Ausnutzung einer recht grossen Temperaturdifferenz nicht vorübergehen lassen. Ich konnte am Sonntagmorgen die Verkleinerung des Tropfens sicher feststellen; viel interessanter war aber ein anderes Ergebnis, dass nämlich selbst diese niedere Temperatur den Tropfen nicht zur Erstarrung gebracht hatte. Ich habe wohl kaum nötig hinzuzusetzen, dass ich alle Kautele einhielt, um das Ergebnis nicht zu verdunkeln. Ich liess das Objektglas und die nötigen Instrumente erst solange vor dem Fenster liegen, bis sie die Temperatur der Luft angenommen hatten; dann trennte ich die Blüte ab und brachte sie zur weiteren Untersuchung auf das Objektglas. In dem Moment, da der Tropfen, welchen ich für gefroren hielt, das Glas berührte, blieb er an demselben hängen und erwies sich als tropfbar flüssig. Ich

habe nicht weiter danach geforscht, welche Bedeutung der Eigentümlichkeit des Pollinationströpfchens zukommt, bei der niedrigen Temperatur von  $-8^{\circ}$  R. noch nicht zu gefrieren.

Ich fasse das Endergebnis meiner Untersuchungen über die Pollination der Eibe nochmals in kurzen Worten zusammen: Die Annahme, dass der Nucellus im Ovulum der Eibe eine Flüssigkeit absondert, welche zum Mikropylekanal heraustritt und einen Pollinations-tropfen erzeugt, ist unrichtig. Der letztere wird von dem Mikropylen-rande abgeschieden. Die hängende Lage bedingt, dass er an der Mikropyle adhäriert, unterhalb dieser Stelle muss eine unbenetzbare Zone sein, denn sonst würde er von der Capillare aufgesogen werden. Der von jeder Blüte nur einmal erzeugte Pollinationstropfen stellt die Lösung eines Pflanzenschleimes dar; die verdunstende Flüssigkeit aus dem Tropfen wird osmotisch aus den Zellen ersetzt. Er dient als Pollenfänger; der Pollen steigt in dem hängenden Tröpfchen auf und sammelt sich vor der Mikropyle. Die Ueberführung in den Mikropyle-kaul und bis zum Nucellus wird durch die Differenz des Druckes zwischen der Aussenluft und der in dem Ovulum eingeschlossenen Binnenluft bewirkt, welche durch die Herabminderung der Temperatur zur Nachtzeit hervorgebracht wird.

Die von Delpino und Strassburger gegebene Analyse der Pollination ist von Renault verwendet worden, um den gleichen Prozess für einige fossile Pflanzengattungen zu erklären. Es handelt sich zunächst um die Blüten, welche unter dem Namen *Cordaianthus*<sup>1)</sup> und *Gnetopsis*<sup>2)</sup> beschrieben worden sind. Bezuglich der ersteren, so finden sich diese Blüten in den schwarzen Kieseln des Cantons bei Grand' Croix in der Nähe von St. Etienne. Durch glücklich geführte Schnitte und ausgezeichnet ausgeführte Schliffe haben die Arbeiten Renault's eine Einsicht in das Wesen des Blütenbaues und der Pollination erbracht, welche kaum noch etwas zu wünschen übrig lässt. Wem die Originalarbeiten Renault's nicht zur Verfügung stehen, dem werden die aus diesen Werken copierten, nebenstehenden Abbildungen nicht unerwünscht sein.

Da die hier obwaltenden Verhältnisse bei den Botanikern nicht so allgemein bekannt sind, als es wünschenswert erscheint, so will ich sie ganz kurz und nur so weit, als sie unsere Frage berühren, referieren. Die Blüten von *Cordaianthus Grand' Euryi* sind Zapfen, welche aus spiral angereihten Blättern von der Natur der Cordaiten-blätter aufgebaut sind. Unter Zuhilfenahme der Längs- und Querschnitte durch die Zäpfchen von zwei anderen Arten (*C. Williamsonii*

<sup>1)</sup> Renault in Nouvelles archives du muséum d'histoire naturelle II. sér. X. 315. t. 17. Fig. 11—16.

<sup>2)</sup> Renault, Cours de botanique fossile, IV. t. 20—22.

und *C. Zeilleri*) können wir uns ein Bild der in den Achseln der Blätter sitzenden Makrosporangien machen. Sie bestehen aus einem Nucellus mit schnabelförmig vorgezogener Spitze, der von einem dicken Integument umgeben ist. In dem Makrosporangium von *C. Grand' Euryi* sitzt der Nucellus mit breiter Basis dem Grund des Integuments auf; bei *C. Williamsonii* ist derselbe gestielt. Ich habe aber durch Vergleich mit den Nucellen anderer fossil erhaltenen Makrosporangien namentlich von *Gnetopsis*, den Eindruck erhalten, dass dieser Stiel nur der in den Nucellus eintretende Gefäßbündelstrang ist und dass das übrige lockere und leichter vergängliche Gewebe durch Zersetzung fortgeführt ist. Für diese Auffassung sprechen auch die Nucellen in den ziemlich zahlreich bekannten Früchten, welche wohl jedenfalls den Cordaiten zugeschrieben werden müssen. Potonié<sup>1)</sup> hat die Blüte von *C. Grand' Euryi* mit zwei Integumenten begabt; für die Richtigkeit dieser Auffassung kann ich in allen angeführten Objekten keine Begründung finden und wenn auch Renault das Integument stets bei den Blüten der 3 Arten als tégument externe bezeichnet, so findet sich doch bei keiner die Angabe, dass auch noch ein tégument interne vorhanden sei.

Derselbe Phytopalaeontologe belegt (S. 271) „den schnabelförmigen Fortsatz an dem Gipfel des Nucellus“ mit dem Namen „Archegonien-Kanal“. Unter diesem Worte versteht man gemeinlich den Kanal, der den Hals der Archegonien bei den Archegoniaten durchstösst. Wenn Potonié gemeint hat, dass dieser Kanal der Röhre durch den Nucellusschnabel gleichzusetzen ist, so hat er sich geirrt. Wenn er aber unter Archegonien-Kanal die Röhre versteht, welche zu den Archegonien führt, so ist der Ausdruck falsch gewählt und muss, da er zu einem bedenklichen Irrtum Veranlassung geben kann, aufgegeben werden.

Der Schnabel des Nucellus zeigt nicht blos bei den Blüten der drei Arten von *Cordaianthus*, von denen er bekannt ist (*C. Grand' Euryi*, *C. Lacattii* u. *C. Williamsonii*), sondern auch in zahlreichen Cordaitenfrüchten, wie bei *Stephanospermum akenioides* (t. 17 Fig. 19, vergleiche die Fig. auf S. 40. C) u. a. eine vortreffliche Erhaltung. Er war offenbar aus widerstandsfähigerem Gewebe aufgebaut, das seine Erhaltung begünstigte. Unter dem Schnabel liegt in allen Fällen eine ziemlich umfangreiche Pollenkammer, in der man wiederholt Pollenkörner gefunden hat. Höchst interessant ist nun, dass man in dem Kanal des Nucellusschnabels von *Stephanospermum*, in noch viel schönerer Erhaltung aber in dem Schnabel von *Cordaianthus* steckengebliebene Pollenkörner nachgewiesen hat (Fig. 3. A, B).

<sup>1)</sup> Potonié, Lehrbuch der Pflanzenpalaeontologie 271.

Um eine Vorstellung von den Ausmessungen zu geben, welche diese Makrosporangien haben, setze ich die Angaben Renault's hierher: der Nucellus von *C. Grand' Euryi* hat eine Länge von 1,5 mm (Fig. 3. A.) und einen Durchmesser von 0,7 mm. Der Schnabel ist 0,3 mm lang und enthält ellipsoidische Pollenkörner, deren lange Axe 0,12 mm misst. Diese Körner gehören also nicht zu jenen Riesen-körnern, bei denen die entsprechende Axe bis zu 0,9 mm lang gefunden worden ist.

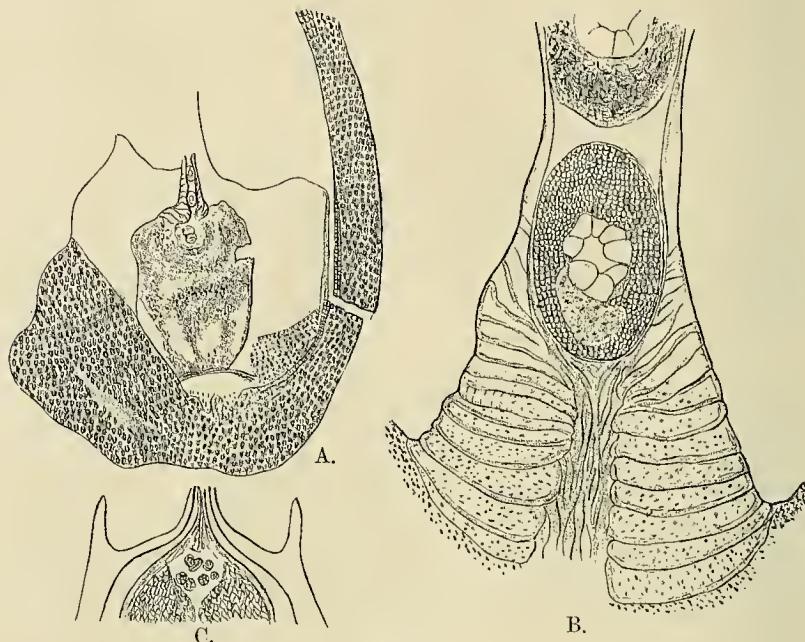


Fig. 3.

A. B. *Cordaianthus Grand' Euryi*. A. Längsschliff durch eine weibliche Blüte mit Integument und Nucellus; im Schnabel des letzteren zwei Pollenkörner. — B. Der untere Teil des Nucellus-Schnabels vergrössert. — C. *Stephanospermum akenioides*. Oberer Teil der Frucht mit Nucellus und Pollenkammer, in letzterer Pollen.

An dem Nucellusschnabel von *C. Grand' Euryi* ist die feinere Struktur zu erkennen; er wird im unteren Teil aus niedrigen, plattenförmigen, radal gestreckten Zellen aufgebaut. Dort, wo sich das eine der beiden Körner befindet, sind die Zellen sichtlich aus ihrer horizontalen Lage gebracht und nach unten gedrückt (Fig. 3. B.). Man gewinnt den Eindruck, dass sich das Korn durch einen engeren Raum hindurcharbeitet. Renault schildert die Sachlage mit folgenden Worten: „Le tissu du canal semble s'élargir sur le passage des grains; il est probable, en effet, que leur introduction dans la chambre pollinique

était déterminée, comme elle est de nos jours par une gouttelette liquide qui, en se desséchant et en se retirant, dans la chambre pollinique, y entraînait les grains torulés."

Wenn nun die Körner im Stande sind, die Zellen des Nucellusschnabels aus ihrer Lage zu bringen, so müssen sie mit einer gewissen Kraft eingesaugt worden sein. Ein Durchgleiten des Raumes ohne einen gewissen Druck von aussen ist nicht vorstellbar, selbst wenn die innere Wand durch die Flüssigkeit des Pollinationströpfchens leichter gleitbar gemacht worden ist. Die Ansicht aber, dass die Pollenkörner durch Verdunstung des Pollinationströpfchens in die Pollenkammer gelangt sein sollen, dürfte nach meinem oben mitgeteilten Beobachten nicht fernerhin statthaft sein. Ich möchte daher annehmen, dass auch hier eine Druckdifferenz zwischen der durch den Tropfen abgeschlossenen Binnenluft des Nucellus und der Aussenluft bestanden hat, derzufolge nicht blos die Pollinationsflüssigkeit, sondern auch die Pollenkörner durch den Schnabelkanal gepresst wurden. In der verhältnismässig umfangreichen Pollenkammer liegt auch ein Hohlraum vor, welcher gross genug war, um eine genügende Luftmenge einzuschliessen. Welche Ursache es freilich war, welche die Druckdifferenz bedingte, das auch nur zu vermuten, sind wir wohl gegenwärtig nicht in der Lage.

Nun ist bei diesen Blüten noch ein Umstand zu erwägen. Die Pollenkörner können nicht unmittelbar auf den Schnabel des Nucellus gelangt sein, denn der letztere ist von einem Integument umhüllt. Dieses muss also an der Spitze das Pollinationströpfchen ausgeschieden haben, denn die Ansicht, dass bier ein Tropfen als Pollenfänger gedient hat, dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach richtig sein. Damit nun aber die Pollenkörner den Weg nicht verfehlten, sicher in den Schnabel einpassierten und sich nicht in dem Raum zwischen Integument und Nucellus verloren, musste der Schnabel zur Zeit der Pollination eng an den Kanal der Mikropyle, der Spitze des Integuments, angelegt gewesen sein.

Aus einigen Präparaten lässt sich nun diese Thatsache zweifellos nachweisen, ich weise besonders auf Renault's Abbildung der Spitze des Makrosporangiums von *Stephanospermum akenoides* (Fig. 3 C) und von *Cordaianthus Lacattii* (Ren. t. 17, fig. 16) hin. Bei anderen Figuren ist die Annahme gestattet, dass sich der Nucellus bei dem Fossilisierungsprozess oder schon vorher stark zusammengezogen hat. Denken wir ihn uns soweit wieder gleichförmig ausgedehnt, dass seine Wand die Innenwand des Integumentes, wie es im lebenden Zustande gewesen sein muss, berührt, dann reicht der Schnabel des Nucellus auch wieder in den Mikropylekanal hinein.

Man wird sich aber davor hüten müssen, die Analogie des Befruchtungsvorganges bei diesen fossilen Pflanzengattungen mit den

bei der Eibe beobachteten zu weit zu treiben. Renault hat die Meinung geäussert, dass sich auch bei *Gnetopsis elliptica* derselbe Vorgang abgespielt hätte. Die weiblichen Blütenprösschen dieser Pflanze werden von einer aus zwei Blättern aufgebauten, glockenförmigen Hülle, die am Rande gezähnt ist, umgeben. Auf einer verbreiterten Gewebeplatte sitzen 4 Makrosporangien in oft sehr schöner Erhaltung; ihre Zahl ist bisweilen auf zwei oder nur auf eins reduziert. Sie bestehen aus einem ellipsoidischen Körper, der am oberen Ende in einen Trichter ausläuft. An ihm sitzen zwei fadenförmige Körper, die genau zwei Narbenstrahlen gleichen. Am Grunde wird das Makrosporangium aus lückigem Gewebe gebildet, durch das ein Gefäßstrang hindurchgeht. Dieses Gewebe ist bisweilen zerstört, sodass das Makrosporangium auch hier bisweilen wie gestielt aussieht. Wir hätten alsdann ein Verhältnis, das dem bei dem Makrosporangium von *Cordaitanthus* erörterten entspricht. Die Pollenkammer ist wieder sehr gross und man hat in ihr ebenfalls mehrere Pollenkörper gesehen. Nach den mitgeteilten Abbildungen berührt der Nucellusschnabel den Mikropylekanal. Eine Besonderheit dieser Sprösschen ist nun, dass die Makrosporangien von langen Haaren dicht umhüllt sind, welche hoch über sie hinwegragen. Wenn nun Renault meint, dass der Pollinationstropfen durch die Arme in dem Trichter gehalten worden sei, so will mir eine derartige Voraussetzung nicht einleuchten. Wie soll denn der Pollen durch die Haarmasse zu dem Tropfen gelangt sein? Er kann diese doch unmöglich durchdringen. Wenn der Tropfen eine ähnliche Beschaffenheit wie der von *Taxus* gehabt hätte, so würde er übrigens bei der Berührung der dichtstehenden Haare sogleich von diesen aufgesaugt worden sein, wie jener von daran gehaltenem Fließpapier mit der grössten Geschwindigkeit, geradezu momentan, aufgenommen wird. Der Pollinationstropfen ist offenbar dazu bestimmt, dass er in freier Luft und offener Exposition wirkt. Für *Gnetopsis* wäre also entweder eine ganz andere Art der Pollination vorauszusetzen oder, was mir wahrscheinlicher dünkt, die Haarbekleidung muss sich erst nach der Uebertragung des Pollens auf das Makrosporangium ausgebildet haben.

### Die weiblichen Blüten von *Torreya* und *Cephalotaxus*.

Ich kehre nunmehr zur Darstellung der weiblichen Blüten der *Taxaceae-Taxoideae* zurück und rufe zunächst das Endergebnis meiner Untersuchung über den weiblichen Geschlechtsspross der Eibe in das Gedächtnis zurück. Er stellt sich uns in der heut bei uns gewöhnlich begegnenden Form als eine Reduktionsbildung dar. In voller Entwicklung geht er in ein Blütenpärchen aus; jedes Element des Pärchens besteht aus einem terminalen Ovulum, das umhüllt wird von 3 decusierten Blattpaaren, zwischen beiden ist ein blindes Axenende. Eine

solche Bildung ist von dem Grundtypus der Coniferen aus vorläufig nicht zu verstehen. Wo befindet sich das Sporophyll, in dessen Nachbarschaft das Ovulum sonst aufgestellt ist? Uns ist, wenn wir die Angelegenheit mit kritischem Auge betrachten, gar kein Fingerzeig gegeben, an welcher Stelle es zu suchen ist und wir müssen daher bis nun die Blüte der Eibe als eine ganz besondere, eigenartige Bildung betrachten.

Wir wollen jetzt auf dem Wege des geläuterten Vergleiches versuchen, der Frage nach Natur und Wesen der Eibenblüte näher zu kommen und beschäftigen uns zu diesem Zwecke mit den weiblichen Geschlechtssprossen von zwei Gattungen, die nach allgemeiner Ansicht mit der Eibe blutsverwandt sind, mit *Torreya* und *Cephalotaxus*.

Der Aufbau der die weiblichen Generationsorgane von *Torreya* tragenden Sprosse ist folgender: An einem heurigen Zweige, der im Frühjahr austreibt, unterscheidet man zwei Teile, einen unteren fertilen und einen oberen sterilen Abschnitt. Die Blätter des unteren sind bisweilen sichtlich verkleinert, so dass die Sonderung eine schärfere ist, bisweilen aber sind diese nicht auffällig gegen die übrigen verschieden; jene tragen die weiblichen Blüten, manchmal ist auch eins der Blätter aus dem oberen Teile mit solchen versehen. Der ganze Spross beginnt mit zwei transversal gestellten Blättern, an welche die übrigen, und zwar sowohl die lockerer gestellten fertilen, als die dichter gestellten sterilen Blätter normal spiral anschliessen.

Jeder Komplex nun in den Achseln der fertilen Blätter beginnt wieder mit zwei seitlichen Primärblättern; manchmal kommt noch ein drittes hinten gelegenes Blatt hinzu. In der Achsel jener transversalen Schuppen, als Deckblätter, steht je ein Ovulum, verbüllt durch zwei decussierte Paare von dünnern Schuppenblättern. Zwischen beiden Gebilden, welche als Blüten angesprochen werden, steht ein blindes Axenende, an dessen Stelle auch zuweilen ein drittes Ovulum gesehen werden soll; mir ist es bei meinen Untersuchungen nicht begegnet. Solcher Blätter mit Blütenpärchen giebt es drei bis fünf, dann geht der Spross in einen Laubtrieb aus.

Ziehen wir nun einen Vergleich zwischen den Blütenpärchen von *Taxus* und denen von *Torreya*, so bieten sie zunächst im Grunde ganz ähnliche Verhältnisse. Die Paarung der Blüten mit dem blinden Axenende ist gemeinschaftlich, wenn auch bei uns normal eine Blüte bei *Taxus* unterdrückt ist. Die Blüten sind umbüllt; bei *Taxus* freilich ist ein Paar Hülleblätter mehr vorhanden als bei *Torreya*. Die Gestalt der Ovula mit der Anlage des Arillus ist identisch. Der Gattung *Torreya* fehlt aber der mit Schuppen besetzte grössere gemeinschaftliche Fuss des Blütenpächens fast ganz; er ist äusserst kurz und von den zahlreichen Schuppen ist bei *Torreya* höchstens eine einzige nachweisbar. Vielleicht gehört diese gar nicht mehr zur Axe, welche die Blüten trägt, sondern ist ein Bestandteil des Blütenkomplexes.

Man hat *Torreya* und *Taxus* immer für nahe verwandte Gattungen angesehen; die Beziehungen gestalten sich nun noch enger aus der besseren Kenntnis der Blütenverhältnisse, die ich bis auf unwesentliche Einzelheiten nach den vorstehenden Mitteilungen für übereinstimmend erklären muss.

Diese Herabführung der Blütenpärchen in die Achsel eines Blattes durch Verkürzung der tragenden Axe halte ich aber für einen sehr wichtigen Umstand. Ich will vorerst darauf vorbereiten, dass ich auf dem besten oder meinetwegen schlimmsten Wege bin, wieder einmal eine für den Formalisten durchaus ketzerische Ansicht vorzutragen. Kurz gesagt, ich bin zu der Ueberzeugung gelangt, dass das Deckblatt des Blütenpäckchens von *Torreya* das Sporophyll ist, an dem, phylogenetisch gesprochen, einstmals die Makrosporangien entstanden sind, die Blüten aber sehe ich als weiter fortgebildete Makrosporangien an. Der Umstand, dass sie aus der Axil des Blattes hervortreten und nicht auf dem Blatt sitzen, kann ernstlich gegen diese Meinung nicht mehr ins Feld geführt werden, da sie bei den *Cupressaceae* und aus einer Reihe von Gattungen der *Pinaceae* von der Blattspreite gerade so wie oft bei *Selaginella* und *Lycopodium* abgetreten sind. Jedem Formalisten wird aber die Ansicht geradezu ungeheuerlich erscheinen, wenn ich erkläre, dass ich in dem Auftreten der transversalen Primärblätter bei *Torreya* und der speciellen Hüllen bei ihr und *Taxus* eine weitere Entwicklung erkenne, die zum Behufe eines ausgiebigen Schutzes der Ovula hinzugekommen ist. Dieser Schutz wurde notwendig, wenn sich die Sporophylle aus dem bei den Coniferen gewöhnlichen engen Verbände zu zäpfchenartigen Aggregaten, welcher offenbar den besten Schutz gewährt, lösten und lockere Verbände darstellten. Setzen wir den Fall, dass *Torreya* einen Vorfahr gehabt, welcher zäpfchenartige Blüten besass, und nehmen wir an, diese Zäpfchen dehnten sich in ihrer Axe, so dass die Sporophylle auseinander rückten, dann musste zunächst für die freiliegenden Ovula ein Seitenschutz geschaffen werden, der sich in der Gestalt der transversalen Primärblätter einstellte. Warum nun jedes Ovulum noch eine Hülle erhalten hat, das wissen wir freilich nicht; wir können nur von teleologischen Gesichtspunkten aus vermuten, dass durch ihr Hinzutreten der angedeutete Zweck noch vollkommener erreicht wurde.

Sind nun die Achselprodukte aus dem Deckblatt von *Torreya* Blüten oder sind es Blütenstände? Dieser Frage wollen wir noch auf einen Augenblick nähertreten. Ich habe es stets als einen Mangel der formalistischen Diagrammatik empfunden, dass sie die Lehre von den Blüten auf diejenigen Formen begründete, welche von den Morphologen für die am höchsten entwickelten angesehen würden. Von ihrem Standpunkte aus hatten sie ja nicht Unrecht. Sie waren nur bestrebt zu subsummieren, alle vorhandenen Gestalten sollten in dem Universal-

schemata der Blüte Aufnahme finden können und zu diesem Behufe musste ein Vorbild gewonnen werden, das alle Formen durch Abstriche (Abort), Verdoppelungen oder Vervielfältigungen (Dedoublement), Verschiebungen, congenitale Verwachsungen u. s. w. in sich aufnehmen konnte; mit seiner Hülfe war man in der Lage, jede Blüte zu „erklären“. Dieses Verfahren war ein rein deductives, man begann von oben und stieg in die Tiefen herab. Während man bezüglich des natürlichen Systemes längst die Ueberzeugung gewonnen hatte, dass es sich auf dem Unterbau der sogenannten niedrigen Pflanzenformen erheben musste, begann man das Gebäude der Diagrammatik vom Dache aus. Ich erkenne in diesem Verfahren eine der wesentlichsten Ursachen der allmälig immer klarer zu Tage tretenden Unhaltbarkeit ihrer Lehre. Eine neue Auffassung der Dinge hat sich gerade von der entgegengesetzten Seite angebahnt und in diesem Gange erkenne ich den allein richtigen Weg. Die Blütentheorie der Phanerogamen muss von den Kryptogamen aus beginnen und zwar soll man zu dem Ausgangspunkte zurückgehen, welcher einen sicheren Halt gewährt und ein unbedingtes Fundament, d. h. von den Peridophyten. Hier hat sich Goebel in der That ausserordentliche Verdienste erworben, und in seinen Anschauungen allein meine ich die Grundlage für die gedeihliche Entwicklung einer späteren Blütenmorphologie zu erkennen. In den Coniferen haben wir, durch erhaltene Reste vollkommen sicher beglaubigt, einen alten Stamm des Pflanzenreichs vor uns. Wir haben durchaus keine Ursache, dass wir die von den viel später auftretenden Angiospermenblüten abstrahierten morphologischen Kategorien schon bei ihnen mit Sicherheit vorfinden müssen. Wenn wir die Blüte dabin definieren, dass wir unter einer solchen einen Verband von Sporophyllen verstehen, so sind alle primären Verbände der Mikrosporophylle der Coniferen zweifellos als Blüten zu betrachten; aber auch der allergrösste Teil der weiblichen Sprösschen stellt solche Blüten dar, wenn auch die gegenteilige Meinung wieder laut wird, dass sie teilweise Blütenstände sind. Ich habe versucht, auch die sogenannten Blütenpärchen von *Torreya* auf ihr Sporophyll zurückzuführen und wenn die Formalisten gegen meine Auffassung Protest erheben werden: so müssen sie entweder die beiden transversalen Primärblätter als Sporophylle ansehen oder die Ovula als Ovularcarpelle d. h. mit dünnen Worten als sporophyllos ansehen. Für jene Anschauung, dass nämlich die Vorblätter die Sporophylle seien, werden sie sich auch nicht erwärmen, denn die Schwierigkeit ist dann für sie nicht geringer wie früher, weil die Blätter um die Ovula ein Hemnis für sie bleiben. Ich bin also der Meinung, dass bei *Torreya* eine Neubildung aufgetreten ist in der Form einer physiologisch notwendigen Hülle und wir können durch den geläuterten Vergleich mit den nächsten verwandten Pflanzenformen verfolgen, wie aus einer einfachen Blüte mit diangischen Makrosporangensoris zwei getrennte

Gebilde werden, die man als Blüten bezeichnen kann, wenn man versteht, in welchem Sinne dies zu geschehen hat.

Ich will aber gern zugeben, dass meine Darstellung immer noch in der Luft schwiebt, so lange nicht der *Torreya* vorausgehende Entwicklungszustand nachgewiesen ist, ehe ich nicht gezeigt habe, dass wirklich in der nächsten Verwandtschaft Blüten von der geforderten Form vorkommen; Blüten also, deren Sporophylle unmittelbar mit zwei Makrosporangien beladen sind. Eine solche Gestalt aber giebt es unter den nächsten verwandten Geschlechtern, nämlich die Gattung *Cephalotaxus*. Noch Bentham und Hooker fil. waren in ihrer so vortrefflichen Bearbeitung der Genera plantarum der Ueberzeugung, dass diese Gattung nicht zu den Taxaceen gehörte, sie brachten sie bei den Taxodieen unter. Diese Meinung war ihnen aus dem Umstande erwachsen, dass ihre Arten auf den Sporophyllen stets zwei Ovula aufwiesen. Nun hat aber die Gattung ausser diesem Charakter kein Kennzeichen mit dieser Gruppe gemein: die Tracht, die Art der Fruchtbildung, ja selbst die Struktur des Holzes, alle diese wichtigen Merkmale reihen sie durchaus in die Familie der Taxaceen ein und ich erkenne in ihr einen direkten Verwandten der Eibe und der Gattung *Torreya*.

In der Gattung *Cephalotaxus* bilden die weiblichen Blüten kugelförmige Zäpfchen, welche aus einer ansehnlichen Zahl von Sporophyllen aufgebaut werden; diese tragen am Grunde zwei Makrosporangien. Die Zäpfchen stehen gepaart in der Achsel von Schuppen am Grunde eines heurigen Triebes, der später zu einem Laubspross auswächst. Die Blüten haben eine niedrigere Entwicklungsstufe, denn der Arillus fehlt, so viel wir heute wissen, vollkommen, der sowohl bei *Torreya* als bei *Taxus* angetroffen wird. Wenn wir nun annehmen, dass sich die Axe des Zapfens streckt, dass also nicht mehr die dachziegelförmig sich deckenden Sporophylle den genügenden Schutz für die Ovula abgeben können und dass um diesen Schutz an der freien Rhachis zu gewinnen, zunächst ein Paar transversale Primärblätter hinzutreten und dass die Ovula noch weiter mit 2 Paar Hüllblättern versehen werden: so erwächst das Verhältnis, welches wir an den weiblichen Sprösschen von *Torreya* beobachtet haben.

Die Anschauung, dass sich unter gewissen Umständen die Samenanlagen von *Cephalotaxus* mit Hüllen umgeben können, dass sie also in dem Sinne zu Blüten werden, wie sie in den Blütenpärchen von *Torreya* gefunden werden, hat ganz unerwartet von einer anderen Seite eine Unterstützung gefunden. Worsdell<sup>1)</sup> hat vor kurzem eine Arbeit über Anamorphosen von *Cephalotaxus Fortunei* geschrieben. Der Strauch, welcher die Blüten hervorbrachte, wächst im Windsor - Park, nahe

<sup>1)</sup> Worsdell in Annals of botany XV. 641.

Sunningdale. Er wurde zum Schutz gegen Tierfrass mit einem Netze umzogen und zeigte aus dieser Ursache Kümmerung. Wir haben eine ganze Reihe von Fällen kennen gelernt, denen zufolge ungünstige Wachstumsverhältnisse Verbildungen im Gefolge führen. Eine solche Ursache kann auch hier vorliegen.

Die zahlreichen „Anamorphosen“, die Worsdell beschrieben hat, zeigen alle Grade von Vergrünungen. Die mitgeteilten Bilder derselben sind für mein Verständnis nicht klar genug wiedergegeben. Ich werde mich hauptsächlich an die deutlichen Diagramme halten. Wir bemerken zunächst das Auftreten von Blättchen, welche dem Gesetz nach als Primärblätter in transversaler Stellung erscheinen. Da eine gleichförmige Emporhebung beider Ovula durch ein Achsenstück aus der Achsel ihres Sporophylls stattgefunden hat, der zufolge offenbar die Anlagebedingungen längere Zeit die nämlichen blieben, so tritt unter diesem transversalen Paar nicht selten noch ein zweites auf, so dass die Elemente beider superponiert stehen. Für Worsdell, den echten Formalisten, giebt es keine andere „Erklärung“ als die, dass in diesem vorliegenden Falle zwischen beide ein Blattpaar theoretisch ergänzt werden müsse, eine Vornahme, zu der weder ein zureichender wissenschaftlicher Grund, noch der nötige Platz vorhanden ist. Die Stellung der Blätter hat aber für uns Bedeutung, denn sie ist mit derjenigen der Primärblätter an dem Blütenpärchen von *Torreya* vollkommen identisch. Das Auftreten von Blättchen kompliziert sich noch vielfach; es treten an der Emporhebung dorsale und ventrale Phylome hinzu; bisweilen erscheint auch eine mittlere beblätterte Axe: kurz die normal an dem Sporophyll achselfständigen Makrosporangien von *Cephalotaxus* beginnen sich von einander selbständig zu machen und sich zu solchen Organverbänden umzugestalten, welche den Blütenpärchen von *Torreya* entsprechen. Dieses Verhältnis, aber auch kein anderes, vermag ich allein aus den beschriebenen Anamorphosen herauszulesen, und ich erkenne in ihm eine Stütze meiner für *Torreya* gegebenen Auffassung der Blütenpärchen.

Ganz anders Worsdell! Er sieht in diesen Anamorphosen einen Beweis für die Richtigkeit der Čelakovský'schen Meinung, dass die Samenschuppe der *Pinaceae* ein aus mehreren Teilen verwachsener Spross sei und dass die ganz klare Sachlage in der normalen Blüte von *Cephalotaxus* eine Täuschung der Natur wäre. Wir sehen zwar an einer normalen Blüte 2 Makrosporangien in der Achsel jedes Sporophylls; aber diese Beobachtung ist eitel Thorheit: an Stelle des einfachen Bildes müssen wir uns etwa den Fall von *Torreya* denken und dann alles unterschiedliche Material an der letzteren subtrahieren. Ich habe die Ueberzeugung, dass diese Anschauung selbst über Čelakovský hinausgeht. In dem englischen Verfechter der Formalisten-Morphologie hat diese Richtung offenbar einen gewandten Vertreter erhalten. Dass

es ihm an Kühnheit der Schlussfolgerungen nicht fehlt, geht aus einem seiner Sätze hervor, der sich in der eben erwähnten Arbeit findet und den ich hier um jede Möglichkeit eines Irrtums auszuschliessen, wörtlich wiederholen will: „In their light (viz. the views of the morphology of the female flowers as put forward by Čelakovský) we see that the primary shoot of *Taxus* and *Torreya* (and I have already in previous memoir cited the various clearly defined relationships) is the homologue of the „entire plants of Cycads and the brachyblast of Ginkgo; the secondary shoots are the homologue of the Cycadean cone and the ovuliferous axis of Gingko.“ Worsdell meint also, dass das weibliche Blütensprösschen von *Taxus* homolog ist mit einem ganzen Stämme von *Cycas* und dass das Ovulum mit seiner Hülle dem weiblichen Zapfen der Cycadeen entspricht. Glaubt Worsdell wirklich an eine reale Metamorphose, meint er in der That, dass eine Cycadee mit jenem kleinen Körperchen in einen direkten oder auch nur mittelbaren Abstammungsverhältnis steht? Ich kann mir das nicht denken! Der Formalist begnügt sich eben damit, dort Homologien zu setzen, wo nur gleiche Achsenwertigkeit vorliegt.

Als Endergebnis meiner Untersuchungen über die Blütenverhältnisse der mit *Taxus* verwandten Gattungen möchte ich folgende Sätze hinstellen: Als Ausgangspunkt muss eine Form betrachtet werden, welche zäpfchenartige Blüten hatte, jedes Sporophyll trug 2 Makrosporangien. Sie mag ähnlich der von *Cephalotaxus* gewesen sein; ich möchte es aber nicht wagen, sie von dieser Gattung selbst direkt abzuleiten. Die Makrosporangien individualisierten sich durch Umhüllungen; es entstand ein Aggregat, das man füglich ganz wohl als Blütenpärchen ansprechen kann. Das Sporophyll wurde durch diesen Entwicklungsgang zum Deckblatt des Blütenpächchens. Durch fast regelmässigen Abort der einen Blüte des Pächchens und die Usurpation des Scheitels durch das andere bildete sich das Blütensprösschen der Eibe. Ueber die Frage, ob das Ovulum nun terminal ist, haben wir nicht nötig, ein Wort zu verlieren, wenn wir den Gang der Entwicklung im Auge behalten.

Wenn ich der landläufigen Gliederung der Taxoideen in unseren Lehrbüchern folgen wollte, so hätte ich mich noch mit der Gattung *Phyllocladus* zu beschäftigen. Ich bin aber geneigt, dieselbe in eine engere Verbindung mit den Podocarpoideen zu bringen, wenn man nicht vorziehen sollte, eine eigene Unterfamilie auf sie zu gründen. Die von Eichler gegebene Einteilung der Taxaceen in den Natürlichen Pflanzenfamilien II (1). 66, ist wie man sich leicht überzeugen kann, mangelhaft und stimmt mit der Gliederung in der späteren Bearbeitung des speziellen Teiles nicht überein. Ich habe sogar den Eindruck, dass er selbst an dem ersten Orte plante, die Phyllocladoideen auszuscheiden. Bestimmt ist seine Gruppe der *Taxeae* an eine falsche

Stelle geraten, denn die Bezeichnung *Taxeae* gehört an einen um eine Zeile tieferen Platz zu *B b β*. Dann wird der Ort *B b α* frei und an ihn kann keine andere Bezeichnung kommen als *Phyllocladaceae*.

Die Gründe, welche eine engere Verbindung mit den *Podocarpoideae* erheischen, sind einmal die langen, cylindrischen männlichen Kätzchen mit den 2 basalen, bodensichtigen Pollensäcken, ferner die Verdickungen der Sporophylle, welche unwillkürlich an der Bildung des sogenannten Receptaculums bei *Podocarpus* erinnern und die Erzeugung unregelmässiger Sporophyllaggregate, wie sie bei *Podocarpus* in ähnlicher Weise auch erscheinen. Von allen Gattungen der *Taxaceae* hebt sich aber *Phyllocladus* ab durch die blattartige Verbreiterung der Zweige und sie scheint mir in Verbindung mit den übrigen Besonderheiten genügend, um sie als eine besondere Gruppe betrachten zu können. Die aufrechten Makrosporangien sind kein zwingender Grund, die Gattung zu den Taxoideen herüberzunehmen, da es auch Arten von *Dacrydium* giebt, bei welchem man die Ovula für orthotrop ansehen kann (*D. Colensoi* Hook.). Ich habe der Gattung keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt, weil ich bei der Untersuchung keine Umstände fand, welche sie mir als theoretisch besonders wichtig erscheinen liess.

#### Einige Bemerkungen über die männlichen Blüten der *Taxaceae-Taxoideae* und den Anschluss an die anderen Coniferen.

Zum Schluss meiner Besprechung der Taxoideen will ich noch ein paar Worte über die männlichen Blüten der Gattungen *Taxus*, *Torreya* und *Cephalotaxus* hinzufügen. Trotzdem dass die ersten so häufig besprochen und abgebildet worden sind, konnte ich mir doch kein recht klares Bild ihres Baues und ihrer Anordnung machen. Die Sporophylle sind bekanntlich bei *Taxus* schildförmig; von einer verbreiterten Platte, die senkrecht auf einem Stiele schwebt, hängen die Pollensäcke herunter. Die Zahl der Sporophylle ist sehr wechselnd, ich fand bald nur 11, bald mehr, bis zu 14; sind sie zahlreicher, so liegen zunächst 2 untere Reihen vor, wobei die oberen Sporophylle zwischen die unteren treten und mit ihnen wie verzahnt zusammengegruppiert sind. Der Scheitel wird gewöhnlich von einem einzelnen Sporophyll eingenommen, nicht zu selten treten aber 2 oder 3 auf.

Die Zahl der Pollensäcke schwankt auch in ziemlich weiten Grenzen (zwischen 5 und 13); man kann sie festsetzen durch die seichten radialen Furchen, welche vom Mittelpunkte über die Schildplatte hinstrahlen. Die Pollensäcke sind unter sich und mit dem Stiel verwachsen. Die Öffnung geschieht auf dem Wege, dass sich die gemeinschaftlichen Scheidewände von dem Stiele loslösen. Bei diesem Prozess obliterieren sie zum Teil; es bleiben aber Fetzen an dem Schild hängen; andererseits sieht man noch spärliche Reste am Stiel haften; sie bilden dort

Systeme feiner paralleler Linie, die an jenem weit, aber nicht bis an den Grund herablaufen. Die Zeichnung, welche also nach Richard copiert, in viele Lehrbücher Eingang gefunden hat, giebt den Sachverhalt nicht richtig wieder. Nach ihr könnte man meinen, dass die Pollensäcke frei wären und intrors aufsprängen, um sich dann an dem Schildchen strahlig auszubreiten. Bei dem Prozess der Dehiscenz schrumpft übrigens das Schildchen und verbiegt sich mannigfach nach Art einer windschiefen Ebene. Wahrscheinlich wird das Aufspringen durch diese Schrumpfung, die mit Wasserverlust verbunden sein dürfte, bedingt.

Auch über die männlichen Blüten von *Cephalotaxus* möchte ich an diesem Orte noch ein paar Bemerkungen einflechten. Derjenige, welcher nur die gewöhnlichen Abbildungen kennt, wie sie sich z. B. auch in den Natürlichen Pflanzenfamilien finden, wird sich von ihnen ein ganz falsches Bild machen. Richtig ist an jener nur die That-sache, dass die männlichen Blüten einen Blütenstand ausmachen, welcher aus mehreren, ich zählte bis 8 Blüten, aufgebaut wird. Diese Blüte umgeben auf relativ ziemlich langen Stielen den Complex, welcher als Mittelblüte angesehen wird. Sie streben alle vom Grunde aus an dem gemeinschaftlichen Stiele empor und bilden in der Knospe einen

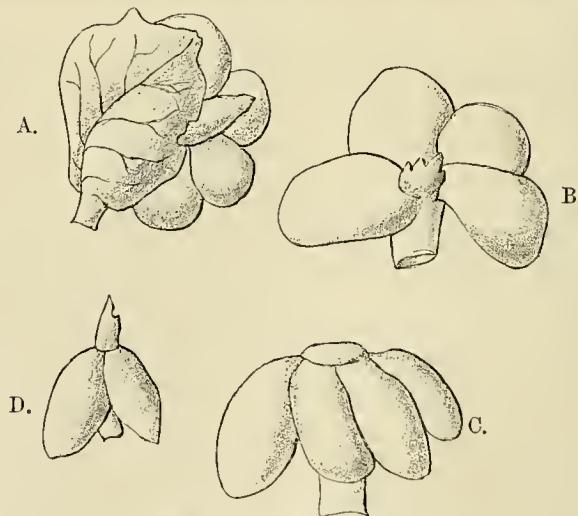


Fig. 4. *Cephalotaxus.*  
A. Endblüte. B.—D. Mikrosporophylle.

kugelförmigen Körper. Sehr bemerkenswert ist, dass sich unterhalb der Terminalblüte noch ein kleines laubiges Blättchen befindet, in dessen Achsel dann ein Sporophyll steht (Fig. 4. A.). In ganz vortrefflicher Weise hat Koehne in seiner Dendrologie den Sachverhalt wiedergegeben, dessen Darstellung ich durch meine Beobachtungen nur bestätigen konnte.

Die Sporophylle sind bei Eichler in den Natürlichen Pflanzenfamilien durchaus falsch dargestellt; etwas richtiger ist die Beschreibung im Texte. Jede Blüte besteht nämlich aus einer ziemlich grossen Zahl von Sporophyllen, bezüglich deren Anreihung ich keine feste Regel finden konnte. Ich sah nur, dass sie ein Büschel an der Spitze eines längeren Trägers bildeten. Die Sporophylle sind unregelmässig durcheinandergeschoben.

Wenn man sich nun ein solches Sporophyll betrachtet, wie es von Eichler abgebildet worden ist, so kann man leicht zu der Annahme verführt werden, dass es demjenigen von *Phyllocladus* oder dem einer Pinacee ähnlich sehe, d. h. dass die Pollensäcke den Basalteil des Sporophylls einnehmen und diesen zu ihrer Bildung aufgebraucht haben. Eine solche Annahme ist aber ganz unrichtig. Die Pollensäcke sind nämlich an einen fadenförmigen Träger vollkommen frei aufgehängt. Der apicale Blattteil ist sehr verschieden gestaltet: bald ist er eine ziemlich umfangreiche, eiförmige oder eioblonge, spitze oder zugespitzte, am Rande bisweilen gezähnelte Spreite, oder er ist ein pfriemlicher, zugespitzter, mehr oder weniger verlängerter Zipfel, der unter Umständen fast vollkommen verschwindet (Fig. 4). Die wurstförmigen Pollensäcke springen mit einem introrsen Längsspalt auf. Sehr bemerkenswert ist die Zahl der Pollensäcke. Man findet deren 2 bis 5. In letztem Falle bildet das Connectiv, wie ich den Endteil des Sporophylls nennen will, eine fast schildförmige Platte, aus deren Mitte das erwähnte Spitzchen aufragt. Wir haben dann ein Gebilde vor uns, welches lebhaft an das Staubgefäß von *Taxus* erinnert, so dass wir an *Cephalotaxus* gut beobachten können, wie sich die bis jetzt rätselhafte Form des Taxnsstaubgefäßes entwickelt hat. In dieser Bildung sehe ich einen weiteren deutlichen Fingerzeig dafür, dass *Cephalotaxus* sich auch in der Entwicklung der Sporophylle unbedingt an diese Gattung anschliesst und dass sie nur bei den Taxoideen eingestellt werden kann.

Bezüglich der Mikrosporophylle schliesst sich *Torreya* an *Cephalotaxus* an, nimmt aber gewissermassen eine Zwischenstellung nach *Taxus* hin ein. Die Pollensäcke sind nicht unregelmässig durcheinandergeschoben, sondern die Mikrosporangien decken sich in der Knospe ziemlich regelmässig dachziegelig. Man kann sich die Gestalt derselben am besten dadurch versinnbildlichen, dass man sich das Staubgefäß von *Taxus* längs halbiert denkt, sie sind also nicht ähnlich einer Verzahnung mit einander verbunden. Die Entwicklungs geschichte wird lehren, ob diese Halbierung mit der dachziegeligen Deckung im Zusammenhang steht.

Das Connectiv von *Cephalotaxus* hat noch häufig blattartige Form und zeigt also noch deutlich die Erhaltung der Spreite am Sporophyll. Die Mikrosporangien von *Torreya* weisen dasselbe stets in der Form

eines kurzen, etwas verdickten Dreiecks oder einer gezähnelten Endleiste auf. Die Uebereinstimmung mit den Mikrosporangien jener Gattung aber beruht auf den freien, wurstförmigen, intrors mit Längsspalten aufspringenden Pollensäcken, deren Zahl sich bis 8 steigern kann. Alle diese Umstände weisen auf eine Stellung zwischen *Cephalotaxus* und *Taxus* hin, dergestalt, dass ein Fortschritt in der Entwicklung nach der letzteren nicht zu erkennen ist.

---

Ich glaube, im Vorstehenden auf dem Wege des geläuterten Vergleiches unter Benutzung offenbar verwandschaftlicher Form nachgewiesen zu haben, in welcher Weise sich die Ausbildung und Entwicklung der weiblichen Geschlechtssprosse der *Taxaceae-Taxoideae* mit einem hohen Masse von Wahrscheinlichkeit vollzogen hat. Ich habe *Cephalotaxus* als Ausgangspunkt genommen, habe versucht nachzuweisen, dass wir Grund zu der Annahme einer Ampliation haben, welche die Blütenpärchen von *Torreya* erzeugte, und glaube, fast mit unbedingter Sicherheit gezeigt zu haben, wie aus diesem Blütenpärchen der Blütenpross von *Taxus* entstehen konnte. Ich bin Schritt für Schritt vorgegangen, indem ich sorgfältig die Festigkeit des Bodens prüfte, ehe ich den Fuss zu einem neuen Schritt erhob und glaube auf diesem Wege Resultate erhalten zu haben, die den Anspruch auf einen höheren Sicherheitswert erheben dürfen, als die Resultate, die durch die formale Morphologie erlangt worden sind.

Zum Schluss habe ich dann noch einige Bemerkungen über die männlichen Blüten der Unterfamilie mitgeteilt, welche die Entstehung der schildförmigen Sporophylle bei *Taxus* aufhellten; die ersten Andeutungen finden sich bei den pentangischen Sori der Mikrosporangien bei *Cephalotaxus*. An die Mikrosporangien dieser Pflanze schliessen sich die von *Torreya* mühelos an, nur tritt ganz allgemein die Connectivspitze zurück, bis sie bei *Taxus* ganz verschwunden ist. Wir erhalten das Resultat, dass diese Gattung nach den männlichen und weiblichen Geschlechtssprossen die am weitesten fortgeschritten ist. Mit diesem geförderten Entwicklungsgange haben sich an den Mikrosporophyllen der Eibe zwei bemerkenswerte Veränderungen vollzogen, einmal die feste Verbindung der Pollensäcke untereinander und mit dem Träger des Schildes und zweitens eine ausserordentliche Vermehrung der Pollensäcke. Die Zahl derselben erreicht einen so hohen Betrag wie bei keiner anderen Conifere, ich habe bis 13 Pollensäcke gezählt. Diese Thatsache ist bemerkenswert, weil die Eibe bei einer, wie mir scheint, sicher höchsten Entwicklung der Formenbildung in einem Verwandtschaftskreise eine Vervielfältigung von Organen erfahren hat. Aus dieser Vermehrung geht hervor, dass das sogenannte Reduktionsgesetz, demzufolge die weiter fortgeschrittenen Gestalten eine Verminderung von Organen erfahren sollen, hier durchbrochen ist. Ich

füge beiläufig hinzu, dass Campbell auf einem ganz anderen Gebiete der Forschung, dem der Embryogenie bei den *Araceae*, *Piperaceae* u. s. w. ebenfalls die Geltung dieses Gesetzes angefochten hat.

Die Art meiner Untersuchung legt mir notgedrungen eine gewisse Beschränkung auf; ich versuche den Zusammenhang der Formen nur innerhalb eines engen, aber möglichst gesicherten Verwandtschaftskreises festzustellen und vermeide es, über denselben hinauszugehen, so verführerisch es manchmal sein mag, noch einen Schritt weiter vorwärts zu wagen. Als ich nun die Taxoideen, soweit mir thunlich schien, erledigt hatte, kam mir doch der Gedanke, ob es nicht möglich wäre, nach einem Anschluss bei den anderen Coniferen zu suchen. Die heutige geographische Verbreitung der Unterfamilie erstreckt sich für *Cephalotaxus* über China, Japan, den Himalaya bis Malakka; *Torreya* hat ihre Arten in China und Californien; *Taxus* ist in der nördlich gemässigten Zone beider Hemisphären vorhanden. Diese geographische Area stimmt so vollkommen mit derjenigen der älteren Tertiärpflanzen überein, dass ich mir sagte, wenn überhaupt ein Anschluss existiert, so kann er mit Wahrscheinlichkeit in dem Refugium der Tertiärfloren, dem chinesischen Gebiete, mit einiger Wahrscheinlichkeit erwartet werden.

Wir kennen noch eine andere Gruppe unter den Coniferen, welche sich in ihrer Verbreitung ganz analog verhält, welche ebenfalls eine Anzahl gesicherter Tertiärpflanzen enthält, die sich zum Teil sogar der Art nach bis auf den heutigen Tag erhalten haben, das sind die Gattungen *Sequoia*, *Taxodium* und *Glyptostrobus*. Sie gehören in die Gruppe Pinaceae-Taxodieae bei ihnen setzte ich also an, um einen Anschluss für die Taxoideen zu suchen. Neben der Verbreitung der Taxoideen waren es noch 2 Umstände, welche mir als Fingerzeig dienten: einmal die Thatsache, dass die Pollenkörner dieser Gruppe wie diejenigen der Taxoideen der Flugblasen entbehren und die Ansicht eines so vortrefflichen Kenners der Coniferen, wie Bentham, dass die Gattung *Cephalotaxus* bei den Taxoideen untergebracht werden sollte.

Nachdem ich nun die Gruppe genauer auf ihre Blüten hin untersucht hatte, kam ich auf eine Gattung zurück, die mir Anknüpfungspunkte mit *Cephalotaxus* zu bieten schien, die Gattung *Cunninghamia*. Ich lege bei der Festsetzung der natürlichen Verwandtschaft gern einen grösseren Wert auf die Ausgestaltung der vegetativen Verhältnisse, eine Schätzung, die ihren Grund in meiner Beschäftigung mit den Kakteen hat. Wenn ich auch keineswegs verkenne, dass wir es bezüglich der Tracht häufig mit den allermeist weniger hochbewerteten Anpassungsmerkmalen zu thun haben, so ist diese doch bisweilen ein nicht übler Führer in der Beurteilung der Verwandtschaft.

Nun ist aber garnicht von der Hand zu weisen, dass abgesehen von den wichtigen, die Einreihung in die Gruppe der Taxodieen

bestimmenden Verhältnisse der weiblichen Geschlechtssprosse recht auffällige Aehnlichkeiten zwischen *Cunninghamia* und *Cephalotaxus* vorliegen. Namentlich die Beblattung erinnert sehr lebhaft an *Cephalotaxus* soweit, dass ich im Berliner Herbar einen Zweig von *C. Fortunei* unter *Cunninghamia chinensis* nachweisen konnte, der von einem Kenner der Coniferen dort niedergelegt ward.

Die genauere Untersuchung belehrte mich aber, dass noch weitere und gewöhnlich als viel wichtiger angesehene gemeinsame Beziehungen zwischen *Cephalotaxus* und *Cunninghamia* statt hatten. Zunächst stimmt die Natur des männlichen Blütenstandes beider in den wesentlichen Zügen durchaus überein. Wie bei den meisten echten Taxodieen<sup>1)</sup> sind bei *Cunninghamia* die männlichen Blüten zu einem Blütenstand gehäuft und bilden eine lockere Traube. Die männlichen Blüten stellen verlängerte, lockere Träubchen dar. Wenigstens die unteren derselben sind mit Deckblättern versehen. Genau die nämlichen Verhältnisse zeigen aber die männlichen Blüten von *Cephalotaxus*, nur sind alle Teile noch mehr aneinander gedrängt; die schuppenförmigen Deckblätter der männlichen Blüten können bis zu den oberen leicht verfolgt werden. Ich sehe in der That zwischen den an eine Dolde erinnernden männlichen Inflorescenzen von *Cunninghamia* und den mehrköpfigen von *Cephalotaxus* keinen wesentlichen Unterschied.

Schon während der Analyse der männlichen Inflorescenz von *Cunninghamia* war von mir die frappante Aehnlichkeit in den Mikrosporophyllen beachtet worden. Eine genauere Untersuchung ergab eine überraschende Uebereinstimmung. Die Mikrosporophylle von *Cunninghamia* haben die wurstförmigen, frei herabhängenden Pollensäcke von *Cephalotaxus*, welche intrors aufspringen; sie werden überragt von einem Sporophyll, das ein wenig über die Anhaftungsstelle hinweggreift; wenn dasselbe Organ bei *Cephalotaxus* jene umfangreichere Entwicklung zeigt auf die ich oben hinwies, dann nähert es sich in der Form sogar demjenigen von *Cunninghamia*. Endlich wechselt sogar die Zahl der Pollensäcke bei *Cunninghamia* in ähnlicher Weise ab, neben den häufigsten Fällen der Dreizahl findet man auch 4, selten 2 Mikrosporangien.

Wenn ich nun in der Tracht und in der Beschaffenheit der männlichen Blüten und Inflorescenzen zwischen *Cunninghamia* und *Cephalotaxus* eine, ich kann wohl sagen ausserordentlich grosse Uebereinstimmung nachweisen kann, so verkenne ich die erheblichen Verschiedenheiten in den weiblichen Geschlechtssprossen ganz und gar nicht. Ihrthalben kann ich es auch garnicht wagen, etwa eine direkte Verbindung zwischen beiden festzusetzen oder auch nur zu

<sup>1)</sup> Eigentlich macht nur *Arthrotaxis* eine entschiedene Ausnahme; sie ist aber die einzige Gattung der Taxodieen der südlichen Halbkugel und verhält sich in manchen Hinsichten abnorm.

vermuten; uns fehlt das Bindeglied zwischen *Cunninghamia* und *Cephalotaxus*, aber ich glaube doch, dass ich Recht habe, wenn ich darauf hinweise, dass nach dieser Richtung die Verbindungslien zielen muss und dass die Taxoideen wahrscheinlich von den Taxodieen ausgegangen sind.

Sollte nach den mitgeteilten Erfahrungen nun Bentham nicht doch zuletzt richtig geurteilt haben, wenn er meinte, dass *Cephalotaxus* zu den Taxoideen gehört? Ich meine nicht! Die ganze Beschaffenheit des weiblichen Blütensprosses, die Bildung des Samens, endlich die Anatomie verweist die Pflanze unbedingt zu den Taxoideen. Freilich ist sie ein verbindendes Glied, eine gleitende Form, wie ich diese zwischen zwei Gruppen stehenden Gestalten in meiner Arbeit über die Verbreitung der Kakteen genannt habe. Der Systematiker der alten Schule im Sinne Linné's wird in der Aufdeckung der gemeinsamen Charaktere genügenden Grund finden, um nun die Taxoideen mit den Taxoideen zu verbinden, denn alle Uebergänge sind ihm eine Veranlassung zur Vereinigung. Ich stehe dagegen auf dem Standpunkte, dass nicht die Herstellung der reinlichen Scheidung à tout prix die Aufgabe der modernen Systematik ist, sondern das Aufsuchen der verwandschaftlichen Verhältnisse, das im letzten Punkte zur Verkettung aller Pflanzenformen führen müsste, ein Ziel, von dem ich nur zu gut weiß, dass wir es nie erreichen. Die moderne Systematik hat also vielmehr danach zu streben, zu verbinden als zu scheiden.

### Die Podocarpoideen.

Diese Unterfamilie setzt sich aus 4 Gattungen zusammen *Saxe-gothea*, *Microcachrys*, *Dacrydium* und *Podocarpus*. Lebendes Material konnte ich nur von der letzteren untersuchen und zwar habe ich schon vor vielen Jahren *P. chinensis* genauer geprüft, welche im botanischen Garten von Berlin cultiviert wird. Ich habe aber das ziemlich umfangreiche getrocknete Material der ganzen Gruppe, das in dem Berliner Herbarium aufbewahrt wird, benutzt. Die Gattung *Podocarpus* ist dadurch ausgezeichnet, dass in ihr die Ovula, wie man gemeinlich annimmt, echt anatrop sind. Diese Meinung hat zwar ihre Gegner gefunden, indem man sehr richtig bemerkte, man könnte dieselben eigentlich nicht mit diesem Terminus belegen, sondern müsste sie als hängend von der Spitze des Fruchtblattes ansehen, wobei sie mit dem letzteren auf der Berührungsseite eng verwachsen wären. Namentlich hat zumal Strasburger auf diesen Umstand aufmerksam gemacht und hat die Absicht ausgesprochen, auf diese Frage in seinem Buche über die Coniferen und Gnetaceen eingehender zurückzukommen. Ich kann aber in demselben nicht finden, dass er sein Vorhaben ausgeführt hat. Er weist nur mit Recht darauf hin, dass man folgerichtig die Samen-

anlagen der Pinaceen dann auch anatrop nennen müsste, weil ganz dieselben äusseren Verhältnisse, namentlich deutlich bei *Araucaria* vorliegen: Anheftung an dem oberen Ende des Trägers, Hängen des Ovulums, Verbindung des Ovulums mit dem Träger.

Die Bestimmung der Gestalt des Makrosporangiums bei *Podocarpus* ist abhängig von der Auffassung über die Natur seines Trägers: erkennt man in demselben wirklich das Sporophyll, von dessen Spitze dasselbe herabhängt, so kann man es füglich genetisch nicht als anatrop ansehen, denn bei dem anatropen Ovulum der Angiospermen tritt dasselbe nicht unmittelbar aus dem Fruchtblatt hervor, sondern aus seinem Funiculus, der entweder aus dem Fruchtblatt seinen Ursprung nimmt, oder wie bei den axenbürtigen Ovulis aus der Axe. Immer aber findet eine Verbindung mit dem Funiculus statt. Sieht man aber in dem Träger des Ovulums von *Podocarpus* nicht das Fruchtblatt, sondern ein Organ anderer Natur, das erst aus der Achsel eines basal gestellten Fruchtblattes hervorgeht, dann sehe ich keinen Grund ein, warum man das Ovulum nicht als echt anatrop betrachten soll. Unsere Untersuchung wird sich also hauptsächlich um die Frage drehen, welcher Natur ist der Träger des Ovulum, von dessen Spitze es herabhängt und mit dem dasselbe verwächst? Nur um die Fragestellung zu klären, habe ich diese Bemerkungen vorausgeschickt.

Ich werde bei der folgenden Untersuchung wieder den Gang eingehalten, dass ich nach einer Form unter den Podocarpoideen suchen will, welche die Grundlage der Blüten, die Sporophylle mit ihren Makrosporangien am klarsten und ohne Widerspruch bis in alle Einzelheiten verfolgen lässt. Mir scheint für ein solches Vorhaben keine Pflanze geeigneter zu sein als *Microcachrys tetragona* von Van Diemensland. Sie weicht von fast sämtlichen Podocarpoideen durch den Character ab, dass die Sporophylle mit dachziegeliger Deckung zu einem Zäpfchen zusammenschliessen. Nur *Saxegothaea conspicua* aus Patagonien verhält sich jedenfalls in allen Einzelheiten ganz analog, soweit ich aus der Litteratur erkennen kann. Das mir vorliegende Material war zu spärlich, als dass ich wagen durfte, es der Untersuchung zu opfern.

Das Sporophyll von *Microcachrys tetragona* ist ziemlich dick und concav-convex geformt, von umgekehrt eiförmiger Gestalt; später wird es fleischig und aus der Blüte wird eine himbeerartige Frucht. Wie ich mich an vielen Sporophyllen überzeugte, tragen diese an der Innenseite, unterhalb der Spitze ein Ovulum. Die oberen der in alternierenden Viererwirbel aufgestellten Sporophylle sind ausnahmslos steril. An dem Ovulum erkennt man zu äusserst einen Samenmantel, der ziemlich gedunsen ist und die halbe Höhe des mit einem Integument versehenen Ovulums erreicht. Das Ovulum hängt von seiner Insertionsstelle herab, so dass es etwa bis zum unteren Ende des oberen Drittels reicht. Es ist an der inneren Berührungsstelle mit dem Sporophyll verwachsen.

An der Verbindungszone fehlt der Arillus, der also wie ein Mantel nur drei Viertel des Ovulum umfasst. Bei der behandelten Pflanze liegen alle Einzelheiten so klar zur Schau, dass irgend welcher Zweifel oder irgend welche Unsicherheit absolut nicht bestehen kann. Ich hatte also Recht, wenn ich *Microcachrys tetragona* als Ausgang für meine Darstellung wählte, denn wir haben in der Verwandschaft der Podocarpoideen jetzt wenigstens einen festen Fusspunkt, der uns gestattet in dem nun kommenden schwierigen Gelände weiter vorwärts zu schreiten.

Gehe ich zuvörderst einen Augenblick zu der erläuternden Einleitung zurück, so können wir leicht entscheiden, ob wir in der jetzt besprochenen Pflanze ein anatropes Ovulum im Sinne derer vor uns haben, welche so häufig bei den Angiospermen gefunden werden, oder nicht. Ganz bestimmt ist es nicht mit diesem homolog zu setzen, weil es sich, trotz der nach unten gerichteten Axe des Ovulum und trotz der Verwachsung mit seinem Träger, insofern abweichend verhält, als der letztere ganz zweifellos das Sporophyll ist.

Alle anderen Geschlechter der Podocarpoideae weisen keine zäpfchenartigen Blüten auf: wir finden als weibliche Blüten entweder Einzelmakrosporangien oder wenigzählige Verbindungen derselben. Die zahlreichsten Makrosporangien besitzt diejenige Sektion der Gattung *Podocarpus* selbst, welche den Namen *Stachycarpus* führt und da wir bei ihr wenigstens der Zahl nach allein und ausschliesslich Beziehungen zu *Microcachrys* finden, so soll sie der nächste Gegenstand unserer Aufmerksamkeit sein. Da stellt sich uns nun eine grosse Schwierigkeit gegenüber. Die Aggregate von Sporophyllen, welche wir mit dem Namen einer Blüte wenigstens vorläufig belegen wollen, stellen kleine Sprösschen dar, die an einer fadenförmigen Axe in spiraler Anreihung etwa 3 bis 8 Ovula tragen. Unter jedem derselben befindet sich ein kleines schuppenförmiges Blättchen in dessen Achsel das Ovulum sitzt. Soweit die Feststellung des objektiven Thatbestandes!

Genau dieselben Verhältnisse begegnen uns nun bei einer Reihe anderer Arten, mit dem alleinigen Unterschiede, dass die Zahl der Ovula vermindert ist. Sie sind zugleich dadurch bemerkenswert verschieden, dass die Tragaxe der Ovula, also die Blütenspindel verkürzt ist, diese Makrosporangien sitzen in der Zahl von eins bis drei fast auf gleicher Höhe neben einander. Ausserdem findet sich unterhalb derselben meist eine fleischige Aufreibung, die später gleich dem Samenfleische blau wird, das sogenannte Receptaculum. Aus dem Umstände, dass Alexander Braun eine Verdickung des Stieles der Laubblätter von *Podocarpus chinensis* gelegentlich konstatierte, schliesst man, und ich meine mit Recht, dass das Receptaculum aus den verbundenen Stielen der unter dem Ovulum sitzenden Blättchen ist.

Wie hat man nun die Teile der Blüte aufzufassen? Ist das grüne Blättchen, welches sich unterhalb des Ovulum befindet, ein Sporophyll

oder ist es kein solches? Wir wollen diese Frage so vorurteilslos als möglich zu beantworten versuchen; als Hilfsmittel dienen uns 2 Umstände, der geläuterte Vergleich und die Entwicklungsgeschichte.

Nur unter der Voraussetzung, dass das grüne Blättchen unter dem Ovulum von *Podocarpus*, Sektion *Stachycarpus* das Sporophyll ist, kann der ährenartige Verband eine Blüte genannt werden. Dann ist das Ovulum echt anatrop und entsteht aus der Achsel seines Sporophylls. Unter diesen Umständen können wir für das Makrosporangium in der Verwandtschaft ein Homologon nicht nachweisen, denn mit dem von *Microcachrys*, dessen Entstehung wir gleichsam an dem fertigen Befunde darthun konnten, hat dieses garnichts gemein. Wenn die Anschauung richtig ist, dass das grüne Blättchen am Grunde von *Podocarpus* ein Makrosporophyll ist, so hat sich für das Makrosporangium ein besonderer Träger, Funiculus entwickelt, mit dessen Hilfe das Ovulum anatrop wurde, gerade in der gleichen Weise, wie die Entstehung des gewendeten Ovulums an *Microcachrys* mit Hilfe des Sporophylls entstand. Gestielte Makrosporangien sind aber in dem ganzen Verwandtschaftskreis von *Podocarpus*, ja eigentlich in der Familie der Coniferen noch niemals gefunden worden.

Nun giebt es aber eine Anzahl von Arten der Gattung *Podocarpus* Sektion *Dacrycarpus*, welche sich bezüglich des Baues ihrer Makrosporangien genau wie *Microcachrys* verhalten. Sporophyll und Makrosporangien heben sich durch die Färbung und durch seitliche Furchen deutlich gegen einander ab. Man kann auch nicht selten sehr leicht das Ovulum noch aus seinem Verbande mit dem Sporophyll auslösen; es hängt unterhalb der noch deutlich erhaltenen Spitze von seinem Sporophyll herunter und ist mit ihm an der Berührungsstelle verwachsen, die Verwachsung ist keine sehr innige. Bei anderen Arten von *Podocarpus* wird die Spitze des Sporophylls immer undeutlicher, die Grenzen zwischen Sporophyll und Ovulum werden ausgeglichen und wohl mancher Botaniker dürfte endlich wie ich selbst seiner Zeit die Ueberzeugung gewinnen, dass zwischen den Ovulis von *Podocarpus* Sektion *Dacrycarpus* und Sektion *Stachycarpus* kein wesentlicher, sondern nur ein gradweiser Unterschied besteht.

Hat nun aber das anatrophe Ovulum schon als solches sein Sporophyll, so ist das grüne Blättchen, in dessen Achsel sich jenes bei *Podocarpus*, Sektion *Stachycarpus*, und Sektion *Eupodocarpus* befindet, ein donum superadditum, etwas neu hinzugekommenes; was sollen wir mit ihm anfangen? Aus diesem Dilemma haben sich die Botaniker, welche die Ähren von *Podocarpus*, Sektion *Stachycarpus* als Blüten ansprachen, also z. B. Eichler, dadurch gezogen, dass sie auf die Entstehung des anatropen Ovulums von *Podocarpus* nicht weiter eingingen; sie setzten es als eine gegebene Grösse, indem sie

sich mit der Thatsache begnügten, dass schon die Ovula von *Dacrydium* die Neigung haben, sich zu krümmen. Sie betrachten also das grüne Blättchen am Grunde der Ovula von *Podocarpus* Sektion *Stachycarpus* und *Eupodocarpus* als Sporophyll. Den Widerspruch aber, der sich aus dem Verhalten von *Podocarpus*, Sektion *Dacrycarpus* ergiebt, lassen sie ungelöst. Die Richtigkeit dieser Behauptung geht aus Eichler's Zeichnungen hervor. In den natürlichen Pflanzenfamilien I (1), 107, Fig. 65, c. u. d. bezeichnet er selbst den Rücken des Ovulums von *P. dacrydioides* mit cp., d. h. Fruchtblatt, Sporophyll; während er auf Seite 106 sagt, dass die Ovula im äussersten „Winkel der Fruchtblätter, diesen ein wenig angewachsen“ sitzen.

Eine vollkommen klare Einsicht in die vorliegenden Verhältnisse musste die Entwicklungsgeschichte bringen. Ich habe nun zwar versucht, mir die nötigen Zustände für die Untersuchung zu verschaffen und zwar schon zu einer Zeit, als ich mich überhaupt mit den Coniferen zu beschäftigen begann, konnte sie aber aus dem Botanischen Garten von Berlin bis heute nicht erhalten. Die vorliegenden, von Strasburger an *P. chinensis* gemachten Aufnahmen sind für eine sichere Entscheidung nicht ganz genügend. Aus seinen Abbildungen geht hervor, dass sich das Ovulum genau wie ein anatropes aus dem Fruchtblatt entwickelt, es fehlen in den wenig zahlreichen Figuren aber die Stadien, aus welchen man deutlich zu entscheiden vermag, ob das Phyllo, aus dem das Ovulum hervortritt, jenes grüne am Grunde des Ovulums sitzende Blättchen oder die Schuppe ist, an der bei *Microcachrys tetragona* und *Podocarpus dacrydioides* das Ovulum unterhalb der Spitze befestigt ist. Ich halte es für eine dankenswerte Aufgabe für einen Botaniker, der sich an einem geeigneten Orte aufhält, die Entwicklungsgeschichte der Blüten eines *Stachy-* oder *Eupodocarpus* zu untersuchen, um die thatsächlichen Verhältnisse aufzuklären.

Wenn das Ergebnis ist, wie ich es vermute, dass sich nämlich im wesentlichen die Ovula von *P. dacrydioides* und *P. spicata* bezw. *P. chinensis* übereinstimmend verhalten, wenn also der Scheitel und der von der Mikropyle abgewendete Rückenteil des Ovulums von dem Sporophyll gebildet wird, so muss das grüne Blatt am Grunde der Ovula bei dem Vertreter der beiden Sektionen *Stachy-* und *Eupodocarpus* eine Neubildung sein. Die Ursache der Entstehung einer Neubildung an dem betreffenden Orte ist für uns insofern verständlich, als bei der freien Aufstellung der Ovula an einer gedeckten Axe ein besonderer Schutz für dieselben geschaffen werden musste. Bei *Microcachrys* ist für die Makrosporangien ein vollkommen genügender Schutz durch die dachziegelige Deckung der Sporophylle da, deren oberste steril sind und nun ihrerseits einen Scheitelabschluss bewirken. Auch bei *P. dacrydioides* fehlt das grüne Blättchen am Grunde des

Ovulums und zwar deswegen, weil dieses während seiner Entwicklung von den obersten Blättern des Laubsprösschens, dessen Ende es bildet, vollkommen verhüllt wird.

Bezüglich der morphologischen Begriffsdefinition über die weiblichen Blütensprösschen bei den Podocarpoideen liegen hier ganz die nämlichen Verhältnisse vor, die uns oben bei den Taxoideen begegnet sind. Bei *Microcachrys* ist es vollkommen klar, dass das weibliche Sprösschen eine echte Blüte ist, denn es ist ein Aggregat von Makrosporophylen. Wir können die ährenförmigen Aggregate von *Podocarpus* von jenen dadurch ableiten, dass wir uns die Axe gestreckt denken und dass unterhalb jedes Sporophylls ein Schutz- und Stützblatt erscheint. Auf Grund der gewöhnlich geltenden Anschauungen würde diese Ampliation, die einen viel geringeren Betrag darstellt als die Bildung der Schutzblätter und der Umhüllungen bei *Torreya* und *Taxus*, jedes Ovulum mit seinem Schutzblatt zu der Stufe einer eigenen Blüte erheben. Man könnte meinen, dass diese Weiterbildung dann ihre Parallele in den männlichen Sprossen der Sektion *Stachycarpus* gefunden hat, indem in ihr allgemein die ährenförmigen Blüten zu dem höheren Verbande eines Blütenstandes zusammentreten.

Auf die Gattung *Dacrydium* möchte ich an dieser Stelle nicht näher eingehen, wie ich auch die Arten von *Podocarpus* nicht weiter bespreche. Ich nehme um so mehr und um so lieber Abstand von diesem Unternehmen, als wir von Herrn Dr. Pilger eine umfangreichere Auseinandersetzung über die beiden Gattungen erwarten dürfen. Ich will von *Dacrydium* nur sagen, dass wir hier ein endständiges Ovulum finden, welches mit einem Arillus versehen ist, von dem das Ovulum, meist in schiefer Stellung, umhüllt wird. Vielleicht sind hier Beziehungen zu der Gattung *Taxus* aufzufinden, denn unterhalb der Blüte von *Dacrydium cupressinum* ist schon von Eichler ein Knöspchen beobachtet worden, das dem aus dem achten Blatte des weiblichen Geschlechtssprösschens von oben gezählt entsprechen mag. Da ich aber, wohl aus mangelhafter Kenntnis der obwaltenden Verhältnisse, engere Beziehungen dieser Bildung zu *Podocarpus* nicht aufzufinden vermag; so muss ich mir versagen, auf diese Dinge einzugehen.

Ueber die Natur der Ovula von *Podocarpus* und *Microcachrys* mögen mir noch einige Worte gestattet sein. *Podocarpus* ist nicht blos die einzige Gattung der Coniferen, welche durch anatrophe Ovula in dem Sinne, wie ich oben auseinandersetzte, ausgezeichnet ist, sondern durch Ovula, welche zwei Integumente besitzen. Wir können nun mit positiver Sicherheit feststellen, dass das zweite dieser Integumente aus dem Arillus hervorgegangen ist. Bei *Microcachrys* ist der Samenmantel noch vollkommen individualisiert; er lässt sich bis zum Grunde von dem Ovulum abschälen, nur an jener beschränkten

Stelle ist er nicht nachweisbar, an welcher das Ovulum mit seinem Sporophyll verwachsen ist. Von dem Verhältnis, welches uns hier begegnet, bis zu dem Ovulum mit zwei eng verwachsenen Integumenten bei *Podocarpus* ist nur ein kleiner Schritt, sodass die Homologie zwischen beiden Bildungen durchaus offenbar ist. Wenn wir nun bei dem Ovulum von *Podocarpus* mit Bestimmtheit nachweisen können, dass das äussere Integument aus einem Arillus hervorgegangen ist, so bin ich doch weit davon entfernt, nun nach Art der Formalisten diese Erfahrung soweit zu allgemeinern, dass ich etwa meinte, alle doppelt umhüllten Ovula müssten auf demselben Wege ihr äusseres Integument erhalten haben. Ich bin vielmehr der Ansicht, dass in anderen Gruppen ganz andere Umstände eingetreten sein können und dass ähnliche oder analoge Formen auf ganz verschiedenen Wegen entstehen.

Ich kann nicht oft genug von neuem darauf hinweisen, dass wir uns in der Festsetzung der Homologien die Grenzen für ihre Geltung nicht eng genug stellen können. Wenn die Homologien einen wissenschaftlichen Wert haben sollen, dann muss die reale Metamorphose nachgewiesen oder wenigstens in hohem Masse wahrscheinlich gemacht werden, sonst sind diese Untersuchungen Spieldreien mit Formalitäten. Jeder Mensch hat die Neigung, über die Grenzen der wissenschaftlich festgesetzten Erfahrungen hinaus weiter zu spekulieren. Unter Umständen ist es gut, dieser Neigung nachzugeben, wenn man nämlich bestrebt ist, neue Wege für die Forschung zu eröffnen. Ein schönes Beispiel, welche Sicherheit auf diese Weise aber gewonnen wird, giebt uns Čelakovský an die Hand, wenn er neuerdings darauf hinweist, dass das innere Integument aller Ovula dem Velum von *Isoetes*, dass äussere aber der Ligula derselben Pflanze homolog zu setzen sei. Ich sehe gar keinen Grund, seiner Meinung für unseren Fall beizutreten, denn weder giebt uns *Taxus* noch *Torreya*, weder *Dacrydium* noch *Microcachrys* auch nur die geringste Veranlassung, den Arillus für ein Homologon der Ligula zu halten. Auch sehen wir bei *Cephalotaxus*, deren Arten bekanntlich keine Samenmäntel besitzen, keine Andeutungen eines Organs, das als die Ligula angesehen werden müsste. Ich halte vielmehr den Samenmantel für eine Neubildung, welche erst in der höchstentwickelten Gruppe der Coniferen entstanden ist.

Wir werden bei der künftigen Behandlung der Morphologie dem Gedanken einen weiteren Raum einräumen müssen, dass die höhere Entwicklung der Pflanzenformen von Neubildungen begleitet worden ist und sehen wir sie denn nicht bei den sogenannten niederen Gruppen des Gewächsreiches, bei den Kryptogamen, in welche die Theoreme der formalen Morphologie niemals Eingang gefunden haben, in Hülle und Fülle? Gegenwärtig ist man mehr geneigt, der Reduktion

eine grössere Mitwirkung in dem Fortschritte der Entwicklung zu zerkennen. Damit aber an einem Körper Reduktionen geschehen können, müssen doch erst reduktionsfähige Elemente vorhanden sein und diese können nur durch Ampliation, durch Neubildung entstanden sein. Ich verkenne durchaus nicht, dass durch die Annahme der Möglichkeit von Neubildungen der wenig erfreuliche Zustand herbeigeführt werden kann, dass alle Schwierigkeiten in der Formenentwicklung beseitigt werden durch die Annahme, es liegen Neubildungen vor. Die Kritik wird aber auch dann bald das Gute von dem Schlechten zu scheiden wissen.

### Die Familie der *Pinaceae*.

Von allen Gruppen der Coniferen sind in erster Linie stets die *Pinaceae* berücksichtigt worden, wenn es sich darum handelte, eine „Deutung“ der Blüte zu geben. Die Zahl dieser Deutungen ist sehr gross, wollte ich alle Theorien, die jemals über diesen Gegenstand entworfen worden sind, besprechen, so müsste ich eine vollständige Geschichte über diesen Gegenstand schreiben. Ein solches Unternehmen liegt nicht in meiner Absicht. Wir haben zu verschiedenen Zeiten geschichtliche Darstellungen über die Entwicklung der weiblichen Coniferenblüthen erhalten, wer sich für diese Arbeit interessiert, kann sie in Strasburger's fleissiger Zusammenstellung und in Worsdell's Arbeit nachlesen. Mich interessiert an dieser Stelle nur eine Auffassung, die von Alexander Braun entworfene und von Čelakovský weiter entwickelte, durch Anamorphosen hauptsächlich, dann aber auch mit Hülfe des anatomischen Baues gestützte Lehre. Ganz nenerdings ist noch eine Variante in der Auffassung über die weibliche Blüte der Coniferen entwickelt worden, auf die ich unten mit ein paar Worten zurückkommen will. Ich kann jene kurz dahin praecisieren, dass die Fruchtschuppe ein Spross sein soll, der an einer, wie man sagt, sehr kurzen, in Wirklichkeit aber normal nicht vorhandenen Axe zwei oder auch drei Blätter trägt, die zu einem flächenartigen Organe zusammen gewachsen sind. Diese Blätter sind die Sporophylle, von denen die Ovula erzeugt werden.

Der Anschauung von Čelakovský steht schon seit langem die von Eichler entwickelte Anschauung gegenüber. Von der grössten Bedeutung ist eine Arbeit, die Eichler<sup>1)</sup> im Jahre 1881 geschrieben hat und in der er, vielfach von seinen früheren Meinungen abweichend, klar und scharf auseinander gesetzt hat, dass er die Samenschuppe mit der Ligula, die auf den Blättern gewisser Gefässtryptogamen vorkommt, für homolog hält. Diese Arbeit ist nicht gehörig von den Morphologen

<sup>1)</sup> Eichler, Ueber die weiblichen Blüten der Coniferen. Monatsber. der Berliner Akad. 1881 S. 1020—1049. Eine Tafel.

gewürdigt worden. Eichler war in seinen Anschauungen häufig schwankend, er entwickelte bisweilen mit grossem Eifer eine bestimmte Idee, die er später ganz fallen liess oder doch nur lau vertrat, und so ist es auch hier. In dem citierten Aufsatz schreibt er S. 1028 über den zahnförmigen Fortsatz der Samenschuppe der meisten Arten von *Araucaria*: „da indes von einer solchen inneren Schuppe, die Strasburger überall bei den Coniferen annimmt, unterwärts weder äusserlich, noch entwicklungsgeschichtlich, noch anatomisch etwas wahrzunehmen ist, so muss dieser Fortsatz als ein ligularer Auswuchs des Fruchtblattes betrachtet werden. Er hat sein Analogon bei *Isoetes*, welche Gattung auch in dem das Sporangium von oben her bedeckenden und mitunter bis fast zur Basis herabreichende Indusium (dem sogenannten Velum) ein Analogon für das Integument von *Araucaria* bietet.“

Bei Besprechung der Gattung *Cunninghamia* weist er wiederum darauf hin, dass der schmale Hautsaum oberhalb der drei herabhängenden Ovula eine Art Ligula sei, und den Innenwulst an der Schuppe von *Sciadopitys* will er abermals der Ligula gleich gesetzt wissen. Mit solcher Bestimmtheit hat er später niemals mehr den Gedanken ausgesprochen und festgehalten; war diese Zurückhaltung Zufall oder war sie Absicht, wer weiss es? An eine reale Metamorphose hat er wohl kaum gedacht; auch er war zu sehr von den Anschauungen der formalen Morphologie durchdrungen, dass er sich mit Analogien, wie oben gesagt, begnügte; während doch erst die Festsetzung der Homologien mit der Vorstellung realer Umbildungen die Sicherheit nicht der Vorstellung, sondern des Wissens giebt. Jedenfalls ist es höchst auffallend, dass er in der letzten, von ihm verfassten Arbeit über die Coniferen<sup>2)</sup> von der Ligula im allgemeinen Teile nicht mehr spricht, sondern nur von einem Auswuchs oberhalb der Samenanlage in der Erklärung zu Fig. 21. Nur im speciellen Teile nennt er diesen (S. 67) zahnartige Ligula.

Es ist meines Ermessens nach ein hohes Verdienst von Potonié, in seiner Palaeontologie den Gedanken Eichler's bezüglich der Samenschuppe als Homologon der Ligula wieder aufgenommen, noch klarer formuliert und schärfster begründet zu haben.

Wenn ich auf diese Darstellung mit wenigen Worten eingehe, so kann ich mich leicht dem Vorwurf aussetzen, dass ich bekanntes wiederhole und dass eine Berührung dieses Gegenstandes deshalb überflüssig sei. Ich bin aber anderer Meinung. Den optimistischen Hoffnungen, welche Čelakovský bezüglich der nun endlichen Annahme seiner Theorie hegte, muss, da sie vollkommen unbegründet sind, laut und deutlich widersprochen werden und ein Widerspruch ist nur möglich in Verbindung mit einer Besprechung der Eichler'schen tief und gut

<sup>2)</sup> Eichler. Die Coniferae in Natürl. Pflanzenfam. II (I) 44.

begründeten Meinung. Ausserdem ist nicht zu lengnen, dass die Ausführungen von Potonié nicht die Verbreitung gefunden haben, die sie in der That verdienen. Ich stehe nicht an, zu erklären, dass ich in vielen Punkten der modernen Naturphilosophie des letzteren zuzustimmen nicht geneigt bin, an dieser Stelle aber bin ich der Ueberzeugung, dass er die allein richtige Auffassung mit Geschick und Kenntnis vertreten hat. Die fossile Flora findet heute noch lange nicht diejenige Beachtung in der Botanik, welche ihr zweifellos zu kommt, und so ist es begreiflich, wenn auch zu bedauern, dass die Verteidigung, welche Eichler's Auffassung über die weiblichen Blüten der Coniferen in der Palaeontologie von Potonié gefunden hat, keine weitere Verbreitung und nicht die allgemeine Anerkennung gefunden hat, die sie im vollen Masse verdient.

Also nur aus dem Grunde, damit die Beachtung der Botaniker von neuem auf diese von Eichler entwickelte Auffassung der weiblichen Coniferenblüte gelenkt wird, wiederhole ich die in den Gattungen der *Pinaceae* obwaltenden Verhältnisse. Der einfachste und offenkundigste Fall im Auftreten einer Ligula findet sich bei einzelnen, nicht bei allen Arten der Gattung *Araucaria*; hier sehen wir sie in der Gestalt einer kleinen Schuppe an der Stelle, welche bei den ligulaten Pteridophyten der normale Platz für sie ist, zwischen Makrosporangium und dem kurzen, freien Spreitenteil. Das Makrosporangium ist in allen Einzelheiten, das zweite Integument nur ausgeschlossen, dem anatropen Ovulum von *Podocarpus* homolog. Diese Uebereinstimmung kommt daher, dass es an dem Sporophyll hängend befestigt ist und mit seinem Sporophyll „verwachsen“ ist. Wenn man auch bisher diese Homologie nicht bestimmt ausgesprochen hat, Strasburger hat sie nur einmal angedeutet, so ist sie doch zu offenkundig, als dass sie bezweifelt werden könnte.

Wenn einige Arten von *Araucaria* die Ligula nicht mehr aufweisen, so wird sie regelmässig bei der Gattung *Agathis* oder *Dammara* vermisst. Die Gattung unterscheidet sich ferner dadurch, dass das Ovulum nur an einer punktförmigen Stelle an dem Sporophyll befestigt ist; wird dasselbe abgehoben, so sieht man ein winzig kleines Närbcchen als den Anheftungsort. *Agathis* und *Araucaria* stehen einander verwandschaftlich nahe, denn der Bau des Mikrosporophylls mit den Mikrosporangien ist sehr ähnlich. Welche von beiden Gattungen den primären, welche den secundären Zustand darstellt, darüber wage ich ein bestimmtes Urteil nicht auszusprechen. Die Analogie mit *Podocarpus* könnte vielleicht darauf hindeuten, dass die „Anwachsung“ der Ovula von *Araucaria* als ein späterer Zustand zu betrachten ist.

Bei der Gattung *Cunninghamia* hat die Ligula die Form eines schmalen, wie das Sporophyll, am Rande fein gezähnelten Saumes, welcher sich mit der Nadel auf einer schmalen Zone abheben lässt; bei

der Samenreife ist dieser Saum beträchtlich vergrössert und deutlicher wahrnehmbar als zur Zeit der Vollblüte. Die Gattung *Arthrotaxis* zeigt eine weitergehende Differenzierung der Ligula in sofern, als sie die Gestalt eines plumpen Wulstes angenommen hat, welcher die Spitze des Sporophylles überragt. Eine fernere Gliederung weist die Gattung *Cryptomeria* auf, denn hier ist dasselbe Organ, welches auf der Samenschuppe sitzt, zu einem tief geteilten, nach oben gebogenen Lappen ausgebildet, an dessen Basis die Makrosporangien meist in der Dreizahl befestigt sind.

Auch bei dieser Gattung muss ich übrigens darauf hinweisen, dass die Blütenverhältnisse keineswegs befriedigend an lebendem Materiale untersucht sind; die meist nur für die Beobachtung bereitstehenden getrockneten Pflanzen geben aber kein recht gutes Bild über die morphologischen Einzelheiten. Ich habe die weiblichen Blüten während der Vollblüte studieren können und halte meine Ergebnisse für beachtenswert genug, um sie an diesem Orte mitzuteilen.

Die Makrosporophylle stehen sehr dichtgedrängt zusammen und bilden ein verkürztes Zäpfchen von fast kugelförmiger Gestalt; der Durchmesser beträgt etwa 8 mm. In dem Zustand, welchen ich beobachtete, sind die Spitzen der Sporophylle alle nach oben gerichtet und bedingen eine bürstenförmige oder igelstachelige Endigung. Sie stehen so dicht und fest beieinander, dass man einen Blick auf die

Ovula nur erhält, wenn man die Köpfchen durchschneidet und die oblongeiförmigen, zugespitzten, am Grund fleischig verdickten, basal angehefteten Makrosporophylle sorgfältig abtrennt. Dann sieht man normal drei Makrosporangien nebeneinander aufgestellt (Fig. 5); die unteren Sporophylle sind leer, auch die oberen verschmälerten besitzen keine Makrosporangien; sie bilden einen Verschluss des Zäpfchens nach oben. Der Gestalt nach sind die Ovula denen von *Cupressus* ähnlich; sie stehen in der Achsel der Sporophylle, sind vollkommen aufrecht, sehr stark von der Seite her zusammengequetscht oder

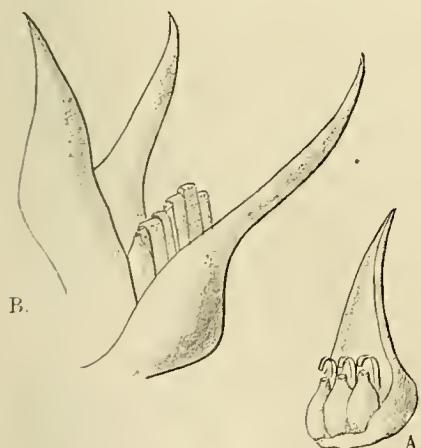


Fig. 5.

*Cryptomeria japonica*. Makrosporophylle.

A. ein oberes mit dreiteiliger Ligula.  
B. ein unteres mit fünfflappiger Ligula.

durch gegenseitigen Druck dreikantig und haben nur einen äusserst kurzen Schnabel mit deutlicher Mikropyle. Hinter jedem der Ovula befindet sich nun ein weißer, angelhakig gebogener Faden oder ein

ebenso gekrümmter flächenartiger Körper, dessen gekrümmte Spitze nach hinten auf die Axe zu gerichtet ist (Fig. 5 A, B). An den unteren Sporophyllen wächst die Zahl derselben auf fünf. Ihre Funktion ist, ein Schutzdach über den Ovulis zu bilden. Wenn man von oben auf das Zäpfchen sieht, kann man die Ovula nicht erblicken, weil sie durch die Haken verdeckt werden. Die drei bis fünf am Grunde verbundenen und mit dem Sporophyll verwachsenen Haken erzeugen später bei der Fruchtbildung die drei- bis fünfzackige Ligula, welche sich am Fruchtzapfen nach oben biegt, während sich die zugespitzte Deckschuppe am apikalen Teile nach unten krümmt und den Zapfen zu einer Klettfrucht macht.

Die Ovula von *Cryptomeria japonica* scheiden einen Pollinations-tropfen aus, der aber viel kleiner als bei *Taxus* ist und nur etwa  $\frac{1}{3}$  mm Durchmesser hat. Er ist viel zähflüssiger und gleicht etwa einem Harztröpfchen. An den Makrosporangien kann man sehr gut verfolgen, wie sich die ursprünglich aufrechten Ovula bei dem Heran-reifen zum Samen allmählig axoskop senken, sich endlich umbiegen und hängen. Der zu dieser Wendung benötigte Raum wird durch eine Dehnung geschaffen, welche sich an der Basis der Deckschuppe voll-zieht. Sie nehmen eine Lage ein, die dem gebotenen Raume entspricht.

In allen diesen Fällen ist eine Scheidung des Sporophylls in Deckschuppe und Samenschuppe, welche bis nahe an den Grund herabreicht, nicht vorhanden; eine Sonderung ist zwar immer da, die Ligula ist stets am Ende frei, aber eine tiefgehende Duplicität ist nicht gebildet. Diese Erscheinung zeigt sich zunächst bei der Gattung *Abies*. Während der Blütezeit ist die Samenschuppe von *A. pectinata* auch nur ein im Verhältnis zur Deckschuppe kurzer flächenartiger Auswachs, an dessen basalem Ende, an der Verbindungsstelle mit der Deckschuppe, die hängenden Ovula sitzen. Ganz ähnlich verhält sich *Pseudotsuga Douglasii*; auch hier ist die halbkreisförmige Ligula im Verhältnis zur Deckschuppe sub anthesi recht klein. Beachtenswert ist, dass bei dieser Pflanze die Deckschuppe an der Spitze dreiteilig ist, eine Erscheinung, welche die Gliederung der Ligula von *Cryptomeria* gewissermassen an dem Gegenpart wiederholt.

Die Gattung *Picea* ist dadurch ausgezeichnet, dass die Samenschuppe im Verhältnis zur Deckschuppe schon beträchtlich vergrössert ist; wären uns die verbindenden Glieder in den anderen Gattungen der Coniferen nicht bekannt, so würde auf Grund der Sporophylle von *Picea* kaum jemand die Gewissheit erlangen, dass in der ersten eine Ligula vorläge, ebensowenig, wie man die Entstehung des Ovulums von *Podocarpus* erfassen würde, wenn nicht die Blüten von *Microcachrys* und *Dacrydium* vorlägen.

Das Höchstmass in der Differenz von Samenschuppe zu Deckschuppe zu Gunsten der Grösse der ersten bietet *Pinus*, eine Gattung,

bei der zur Zeit der Vollblüte diese äusserst winzig erscheint, während sie in dem reifen Zapfen nur schwierig nachzuweisen ist. Die Samenschuppe differenziert sich später noch dahin, dass ihr Gipfel, die Apophyse, einen Höcker (Umbo), von der Spitze der Samenschuppe entfernt, aufweist. Man hat diese durch die Verdickung der Oberseite erzeugte Herabdrückung der Spitze bei den *Cupressaceae* benutzt, um hier eine Verwachsung von Samen- und Deckschuppe zu hypostasieren, offenbar ein verkehrtes Beginnen, da man folgerichtig an der Samenschuppe von *Pinus* nochmals mit gleichem Rechte eine Verwachsung von zwei flächenförmig ausgebildeten Organen setzen müsste, ein Unterfangen, das bis hente noch kein Botaniker riskiert hat.

Die hier mitgeteilten Thatsachen sind, wie ich nochmals ausdrücklich betone, nicht neu, sie sind längst bekannt und schon von Eichler und Potonié in ähnlicher Weise vergleichend zusammengestellt worden. Das aus ihnen gezogene Resultat wurde gewonnen auf Grund der Methode, welche allein in der Morphologie bei der Behandlung ähnlicher Fragen befolgt werden soll, auf dem Wege des Vergleiches der normalen Verhältnisse. Jeder andere Weg, namentlich die Verwendung der Anamorphosen oder der Metamorphogenie führt, wie der Gedankengang Čelakovský's beweist, in den Irrtum.

Ich will nicht unterlassen, noch darauf hinzuweisen, dass Potonié die fossilen Funde aus den Coniferen bezüglich der Richtigkeit der Ansicht Čelakovský's über die weiblichen Blüten geprüft hat. Er bemerkt mit vollem Rechte, dass diese Anschauung nur dann einen vernünftigen Sinn hat, wenn sie besagen will, dass die früheren Gestalten der Coniferen an Stelle der einfachen, aus Sporophyllen aufgebauten Blüten Inflorescenzen geboten hätten. Alle Reste, die bisher bekannt geworden sind, sprechen durchaus nicht zu Gunsten der Meinung Čelakovský's, sodass ihm auch von dieser Seite ber eine Bestätigung oder eine Stütze seiner Meinung nicht erwachsen kann.

Ich will nun Čelakovský noch ein wenig in das Gebiet folgen, dem er eine solche ungewöhnliche Bedeutung für die Festsetzung der Homologieen beimisst: ich will den Anamorphosen oder teratologischen Erscheinungen einige Aufmerksamkeit schenken. Bei den Coniferen giebt es zweierlei Formen von Missbildungen: einmal die androgynen Zäpfchen und zweitens die verlaubten. Er zieht besonders die letzteren in Betracht und schenkt den ersten eine viel geringere Beachtung. Ich habe diese Objekte auch geprüft und zwar an den im Berliner Botanischen Museum aufbewahrten Exemplaren, welche zum Teil schon von Eichler benutzt worden sind. Beide Formen sind übrigens auch von Strasburger in seinen Coniferen und Gnetaceen ziemlich eingehend besprochen worden.

Was die androgynen Kätzchen anbetrifft, so können sie für jeden, der geneigt ist, aus den Missbildungen Schlüsse auf die Homologien zu ziehen, sehr lehrreich sein. Besonders diejenigen Formen sind von Belang, welche einen wiederholten Wechsel der Geschlechter zeigen. So giebt es Zäpfchen von *P. Brunonian*, welche am Grunde männlich sind, in der Mitte weiblich werden, gegen das Ende hin wieder das männliche Geschlecht annehmen und endlich in einen Laubtrieb ausgehen. Wenn sich nun die Mikrosporophylle nach und nach in die Makrosporophylle umbilden, so sehen wir ganz allmählig die Pollensäcke sich verkleinern, die Sporophylle nehmnen an Umfang zu und schliesslich sind aus ihnen echte Deckschuppen geworden. Schritt für Schritt mit der Reduktion der Pollensäcke nimmt aber ein Wulst, der in der Achsel der Deckschuppe steht, an Grösse zu; an ihm, der sich immer mehr der typischen Gestalt der Samenschuppe nähert, erscheinen die Ovula, bis uns endlich die typische Ausbildung der Makrosporophylle mit den Makrosporangien klar vor Augen liegt. Niemals erscheinen in der Achsel dieser Deckschuppen Sprosse, wie sie nach der Čelakovský'schen Theorie erwartet werden konnten. Bei einem solchen Zäpfchen erscheint uns der ganze Vorgang äusserst einfach, wenn wir annehmen, wie der Augenschein lehrt, dass die männlichen Sporophylle allmählig in die weiblichen übergehen; wir haben gar keine Veranlassung zu der Unterstellung, dass aus einem Mikrosporophyll allmählig ein steriles Deckblatt wird, in dessen Achsel ein Zweig sich bilden soll und dass dieser Zweig erst die Sporophylle und zwar congenital verschoben und so eng verwachsen trägt, dass sie ein einziges blattartiges Organ bilden. Was giebt es einfacheres, als dass männliche und weibliche Blüte durchaus homolog sind? Warum quält man sich ab, unter allen Umständen für die letzteren einen Blütenstand zu konstruieren, zumal aller Erfahrung gemäss, wie ich oben darthat, fast ganz ausnahmslos bei der verschiedenen Axenwertigkeit im Pflanzenreich nicht den weiblichen, sondern den männlichen Geschlechtssprossen die kompliziertere Gliederung eigen zu sein pflegt.

Und noch eins! Wer vermag sich zu denken, dass der für die sinnliche Wahrnehmung einfache mit Sporophyllen besetzte Spross unten eine einfache Blüte, in der Mitte eine Inflorescenz, weiter oben wieder eine einfache Blüte und endlich in dem laubigen Endteil abermals ein der Blüte homologes Gebilde sein soll? Ich vermag wirklich in all diesen Künsteleien keinen vernünftigen Sinn zu entdecken.

Was lehrt uns nun die zweite Reihe der Anamorphosen? Sie zeigt uns nur, dass an der Stelle, an welcher sich normal ein energisch arbeitender Neubildungsherd in der Form der Samenschuppe befindet, auch gelegentlich ein Vegetationskegel entstehen kann, der unter gewissen Umständen Organe erzeugt, die zwischen Lappen der Samen-

schuppe und zwischen Laubblättern stehen oder endlich auch nur von laubiger Natur sind. Bei allen Pinaceen und vielen anderen Gymnospermen ist der weibliche Geschlechtsspross stets in einem minderen Masse verändert, weniger metamorphosiert, dem Laubsprosse ähnlicher als der männliche. Die Sporophylle der ersteren zeigen eine viel grössere Annäherung an die Laubblätter als diejenigen der letzteren. Bei diesen ist die Fähigkeit, axillare Sprosse zu erzeugen, völlig verloren gegangen, vermutlich weil ihre Neubildungsherde, welche den Pollen erzeugen, an eine ganz andere Stelle, aus der oberen Blattachsel nach der bodensichtigen Seite verlegt sind.

Ich habe mich selbst von der Thatsache überzeugt und Strasburger hat sie auch ausdrücklich hervorgehoben, dass die Vergrünungen und die Lappungen der Samenschuppe stets in Verbindung mit dem Auftreten eines Vegetationskegels stehen. Wenn ein solcher erscheint und seine Thätigkeit in der Erzeugung von Blättern äussert, so müssen die Primärphyllome getrennt sein und an ihm die transversale Stellung aufweisen. Es muss also das Verhältnis entstehen, welches man als Spaltung der Samenschuppe beschreibt. Wenn Eichler gemeint hat, dass die Sonderung der Samenschuppe in zwei Teile durch den Druck entstände, welche der Spross gegen jene ausübt, so war diese Auffassung unrichtig; solche Zerquetschungen eines Organs durch eine Pression sind mir im Pflanzenreiche nicht bekannt. Der Vegetationskegel ist vielmehr eine Hemmung; seine Anwesenheit gestattet nicht den Zusammenschluss der Organe, die aus ihm hervortreten. Einen zwingenden Beweis für die Richtigkeit der Čelakovský'schen Ansicht, dass die weibliche Blüte der Coniferen ein Sprosssystem darstelle, kann ich in dem gelegentlichen Auftreten von Sprossen in der Achsel nicht erkennen.

Für jeden Botaniker, welcher der Auffassung Čelakovský's freundlich gegenübersteht, sollte doch auch der höchst wichtige Fund, den Scott vor kurzer Zeit beschrieben bat, zu denken gehen. Er gewann nach Schlitzen aus dem weiblichen Zapfen einer Pflanze, die offenbar in die Verwandtschaft der Lepidodendren, wahrscheinlich zu dieser Pflanzenfamilie selbst, gehörte, ein höchst bemerkenswertes Präparat. Die Lepidodendren zählen zu den ligulaten Gewächsen. Man hat nicht blos Gelegenheit, sehr häufig an den Blattpolstern, welche stehen bleiben, wenn die Blätter abgefallen sind, eine Abbruchsnarbe zu konstatieren, welche allein von der in Wegfall geratenen Ligula herrühren kann, sondern es ist auch dem Grafen Solms gelungen, die Ligula *in situ* an Schliffpräparaten nachzuweisen. Dass dieselbe auf dem apicalen Teile des Blattkissens und somit am Stamm fest sitzend gesehen wird, während sie bei den uns bekannten Pteridophyten immer an der Spreite haftet, kann bei der grossen Mächtigkeit der Blattfüsse nicht überraschen.

Die Lepidodendreen verhalten sich nach mehreren Richtungen derart, dass vielerseits in ihnen Gewächse vermutet werden, die mit den Coniferen in engerer Verbindung stehen; man hat selbst in ihnen die Vorfahren der Coniferen vermutet. Ich möchte sogar noch einen Schritt weitergehen und meinen, dass ihre Stellung unter den Pteridophyten bis jetzt keineswegs sicher gewährleistet ist, da wir die Entwicklung der Sporen und die Entstehung der jungen Pflanzen nicht kennen.

Die Zugehörigkeit zu den Pteridophyten wurde deswegen ohne besondere Diskussion zugelassen, weil man bisher nur unbehüllte Sporangien kannte, die denen der höheren Pteridophyten glichen. Die grossen bohnenförmigen Makrosporangien hatte man an guten Präparaten deutlich wahrgenommen, man kannte die Zahl der Makrosporen und ihre eigenartigen Formen ganz genau. Plötzlich kam uns von Scott die überraschende Kunde, dass sein *Lepidocarpon* in der Jugend ein vollkommen nacktes, typisches Makrosporangium, ähnlich dem der übrigen Lepidodendreen, besitzt. Eine besondere Eigentümlichkeit lag bei *Lepidocarpon* aber insofern vor, als sich die Zahl der Makrosporen von vier auf eine verminderte, die drei abortierten Makrosporen waren noch deutlich in dem Makrosporangium neben jener erkennbar. Er fand dann, dass sich dieses Makrosporangium in seiner späteren Entwicklung von Grund aus mit einer Hülle umgibt, welche den ganzen Körper bis auf einen schmalen Längsspalt an der Spitze umschliesst: wir können demnach deutlich verfolgen, wie aus dem Makrosporangium von *Lepidocarpon* ein Ovulum wird, das ein Integument besitzt; an seiner Spitze bleibt dasselbe durch eine schlitzförmige Mikropyle geöffnet.

Meines Wissens sind in der Höhlung unter dem Munde des Ovulums keine Mikrosporen gefunden worden; wir können also nicht entscheiden, ob *Lepidocarpon* seine Makrosporangien nicht doch weiterentwickelt nach der Art, die wir von *Selaginella* kennen. Die fernere Entwicklung kann extraovulär sein wie bei unseren höheren Pteridophyten, aber sie kann sich auch intraovulär wie bei den Cordaiten vollziehen, von denen ich oben gesprochen habe. Jedenfalls liegt in *Lepidocarpon* ein höchst wichtiges Dokument vor, das als ein normaler Zustand zum Verständnis der Entwicklung einer weiblichen Coniferenblüte von viel gröserer Bedeutung ist und uns viel wichtigere Fingerzeige giebt als alle Anamorphosen, die man überhaupt zusammengestragen kann.

Wenn nun bei Lepidodendreen, deren Verwandtschaft mit den Coniferen ich oben als möglich, ja als wahrscheinlich ansprach, die Anwesenheit der Ligula auf den Blättern als ein wichtiges Kennzeichen gelten muss und wenn bei der, soweit wir heute wissen, ältesten Gruppe der Coniferen, den *Araucariaceae*, dieses Organ ganz

ausgezeichnet und typisch entwickelt vorkommt, so meine ich, können wir mit ziemlicher Sicherheit annehmen, dass bei den allmählichen Uebergängen, die uns der Körper in der Samenschuppe der Taxodiaceen und Pinaceen gezeigt hat, diese mit der Ligula homolog gesetzt werden darf.

### Die Cupressaceen.

Diese Familie der Coniferen bietet mit Ausnahme der Gattung *Juniperus*, die später eine eigene Behandlung finden soll, ziemlich einförmige Verhältnisse. Zunächst werden die männlichen Blüten ganz allgemein aus eiförmigen, spitzen Sporophyllen zusammengesetzt, die wie die Laubblätter im Gegensatz zu allen übrigen Coniferen wirtelig angereiht sind. Ich füge an, dass sie stets eine Neigung zur Schildform in sofern zeigen, als die Stiele, wenn auch excentrisch, so doch niemals vollkommen randlich eingelenkt sind und als die Spreite des Sporophylls, wenn auch wenig, so doch deutlich über die stets der Kugelform sich nähernden Pollensäcke vorgezogen ist. Die letzteren springen durch introrse Längsspalten auf.

Auch die weiblichen Geschlechtssprosse sind sehr gleichmäßig gebaut, eine gewisse Mannigfaltigkeit liegt nur darin, dass die Sporophylle bisweilen klappig (*Actinostrobeae* und *Cupressineae*), bisweilen dachziegelig decken (*Thujopsidae*). Die Makrosporangien sitzen nicht unmittelbar auf den Sporophyllen, sondern nehmen ihren Platz am Grunde in der Achsel des Sporophylls ein; sie sind übrigens ausnahmslos orthotrop und aufrecht. Man hat sich zwar wiederholt Mühe gegeben, die Sporophylle als gepaarte Organe zu erweisen und hat einmal in der Herabdrückung des Wirbels oder der Sporophyllspitze, andererseits in den anatomischen Verhältnissen, besonders in der Natur des Gefäßbündels und der Lage der Hadrom- und Leptomteile eine Bestätigung für eine Verbindung von Deck- und Samenschuppe zu finden geglaubt. Jene Bildung z. B., welche *Libocedrus Doniana* bietet, derzu folge eine pfriemliche Spitze aus dem oberen Drittel der Sporophylle bei der Samenreife heraustritt, betrachtete man als Verschmelzungen von Deck- und Samenschuppe. Man erkannte in jener pfriemlichen Spitze den Ausgang einer Deckschuppe, in dem gerundeten Ende des Sporophylls aber den freien Teil einer Samenschuppe. Der anatomischen Beschaffenheit kann ich keine ausschlaggebende Bedeutung für die Festsetzung morphologischer Verhältnisse beimesse. Der Vergleich mit den verwandten Pflanzen hat mir auch keine rein morphologischen Belege für die Richtigkeit der Ansicht erbracht, dass eine enge Verbindung von Deck- und Samenschuppe zu einem einheitlichen Organe anzunehmen sei. Dabei will ich aber keineswegs sagen, dass nicht weitere Untersuchungen neue Zeugnisse für eine solche Annahme bringen könnten. Vielleicht wird eine intensive Er-

forschung der *Actinostrobeae* in dieser Hinsicht einen Wandel schaffen. Für mich würde eine Abänderung meiner gegenwärtigen Ueberzeugung keinerlei Ueberraschung mit sich führen und keine Aenderung in den Grundanschauungen erbringen.

Die Gattung *Juniperus* in dem gewöhnlichen Sinne der Botaniker war mir in frischen Materialien und in sehr gut getrockneten Pflanzen zugänglich, so dass ich an ihr eingehende Studien vornehmen konnte, die wenigstens einige bemerkenswerte Resultate zu Tage förderten. Ich untersuchte Vertreter aller drei Sektionen *Caryocedrus*, *Oxycedrus* und *Sabina*. Auf Grund der unten folgenden Untersuchung bin ich übrigens zu der Ueberzeugung gekommen, dass die Gattungen *Juniperus* und *Sabina* zu trennen sind; die characteres differentiales liegen aber viel weniger in der bisher betonten als in der Stellung der Ovula. Aus methodologischen Gründen will ich mit der letzten beginnen und eine Schilderung der weiblichen Blüten von *Sabina officinalis*, dem Sadebaum, vorausschicken. Ich habe mich durch die Prüfung von frischem Material aus dem königlich botanischen Garten in Dahlem, sowie an getrockneten und aufgeweichten Pflanzen überzeugt, dass der gemeine Sadebaum durch einen geradezu staunen-renden Wechsel seiner weiblichen Blüten ausgezeichnet ist. Wenn jemand hintereinander ein halbes Dutzend Blüten untersucht, so wird er nicht zwei finden, welche mit einander genau übereinstimmen. Es ist durchaus empfehlenswert, um nicht in Irrwege geleitet zu werden, Knospen vor der Anthese zu prüfen. Man erkennt die weiblichen Blüten des Sadebaumes leichter als die den Laubknospen sehr ähnlichen des gemeinen Wachholders daran, dass sie ein kurz hakenförmig gebogenes, etwas blasseres Sprösschen darstellen, welches am Grunde mit kleinen Schuppen in decussierter Anreihung besetzt ist. Das eigentliche Blütchen wird gemeinlich aus zwei decussierten Paaren von Blättern aufgebaut. Nur selten findet man nach ihnen im Centrum ein kleines, keulenförmiges, nicht weiter gegliedertes Körperchen. Welcher Natur dieses ist, wird unzweideutig dargethan, wenn man an ihm die Rudimente eines dritten Blattpaars und noch ein Höckerchen als Axende sieht: es ist die Fortsetzung der Blüte über die gewöhnliche Zweizahl der Phyllompaare hinaus. Das Axende bedingt einen Abschluss der Blüte nach der Spitze hin, der auch anderen Arten der *Cupressaceae*, in der Gattung *Juniperus* z. B. der *J. drupacea* und zwar hier normal zukommt.

Man findet nur auf dem einen Paare der Sporophylle normal Makrosporangien und zwar stets auf dem untersten. Die Zahl und Lage derselben wechselt. Bald sieht man deren zwei auf jedem Sporophyll, bald ist nur eins vorhanden. Ich trachtete nun vor allem danach, eine Beziehung festzustellen zwischen dem Wechsel in beiden Zahlen und den übrigen Umständen in den Blüten. Mir gelang nach langen

Beobachtungen festzusetzen, dass stets zwei Ovula vorhanden waren, wenn das obere Paar der Sporophylle in genau oder fast genau rechtwinkliger Kreuzung zum unteren Paar stand. Nicht immer wird aber diese Disposition eingehalten, häufig ist der Winkel, unter dem sich die Medianen durch beide Blattpaare schneiden, ein schiefer. Dann schiebt sich die eine Flanke der oberen Blätter vor die benachbarte Flanke der unteren und legt sich an den Ort, welchen ein Ovulum einzunehmen pflegt. Nun entstehen der Zeit nach die Elemente des oberen Paares früher als die Ovula. Ist der Platz, an dem ein Makrosporangium sonst erscheint, durch die Blattflanke besetzt, so tritt an diesem Orte niemals ein Ovulum auf; das Makrosporophyll wird uniovular. Die Usurpation des Ortes kann sich bald auf dem einem Sporophyll, bald auf beiden Geltung verschaffen und aus dieser Ursache finden wir neben den normalen Blüten mit vier Makrosporangien solche mit drei oder solche mit zwei. Alle diese Fälle sind schon recht schön in dem von Berg und Schmidt herausgegebenen Atlas der Medizinalpflanzen abgebildet, nur ist dem Umstände nicht Rechnung getragen, dass das zweite Blattpaar bei den Blüten mit zwei und drei Makrosporangien schief gestellt ist. Zu der Zeit, als diese Blätter von Schmidt so vortrefflich gezeichnet wurden, legte man aber auf solche Erscheinungen, die man als unwesentliche Zufälligkeiten betrachtete, keinen Wert, sondern trachtete danach, eine schöne Regelmässigkeit herzustellen und korrigierte in diesem Bestreben „die Fehler der Natur.“

Eine letzte von Berg und Schmidt dargestellte Abwandlung in den Blütenbildungen, die aber von recht erheblichem, theoretischen Interesse ist, habe ich selbst nicht gefunden. Ein Zweifel an der Richtigkeit der Beobachtung ist aber umso weniger gestattet, als Schmidt ein äusserst gewandter Beobachter und der genaueste und begabteste Pflanzenzeichner gewesen ist, den wir in Deutschland gehabt haben. Ich selbst habe lange Zeit mit ihm zusammen gearbeitet und seine Kunst der Darstellung bewundert. Ausserdem gab auch Berg, der in der Untersuchung von Blüten ebenfalls sehr geschickt war, ausdrücklich an, dass bisweilen nur ein Ovulum in der Blüte vorhanden ist und dass dieses dann „mittelständig“ ist. Man könnte nun glauben, dass beide, der Botaniker und der Zeichner, durch jenes von mir eingangs erwähnte sterile Axenende getäuscht worden seien. Ich könnte mir recht wohl denken, dass ein solcher Irrtum möglich wäre, wenn nicht gerade von einer solchen Blüte mit mittelständigem Ovulum ein Längsschnitt mitgeteilt wäre, welcher Nucellus und Integument klar zu erkennen giebt; ausserdem müssten nach meinen Erfahrungen bei dem Abschluss durch ein Achsenende untere Ovula vorhanden sein, die aber, wie die Zeichnung deutlich macht, fehlen.

Wenn nun ein Makrosporangium den Abschluss der Blüte ausmacht, so kann ein Zweifel nicht bestehen, dass dieses die Achse be-

endet, dass es echt terminal, dass es axenbürtig ist; es kann kein Sporophyll mehr hypostasiert werden, wenn man nicht an dem durchaus dogmatischen, bisher unbewiesenen Satze a priori festhält, kein Ovulum ohne Fruchtblatt. Glaubt man freilich an die Richtigkeit einer solchen These, dann können unendlich viele Beobachtungen des Gegenteils vorgebracht werden, es wird nichts helfen! Mit Leichtigkeit kann ja überall ein solches Blatt hinzukonstruiert werden. Für mich steht aber die Richtigkeit der Entgegnung Eichler's fest, dass, wie es terminale Blüten giebt, denen ein Tragblatt fehlt, so kann es auch Makrosporangien geben, die kein Sporophyll mehr aufweisen. Dass einmal in der Vorfahrschaft einer Pflanze mit Terminalblüten alle Blüten axillär gewesen sind, dass mit anderen Worten früher einmal die Inflorescenz mit einem blinden Axende ausgelaufen sein kann, das will ich gern zugeben, wenn aber der Blütenstand eine Endblüte erhalten hat, dann hat er eben einen und wir haben gar keinen Grund, sie wegzinterpretieren.

Ich gehe nunmehr zu *Juniperus communis*, dem gemeinen Wachholder, über. Es ist schon längst bekannt, dass bei demselben die einzeln stehenden Makrosporangien nicht mehr an ein zugehöriges Sporophyll organisch gebunden sind, sondern dass sie mit den letzteren alternieren; die orthotropen aufrechten Ovula stehen zwischen den Sporophyllen und überragen sie mit ihrer Spitze zur Zeit der Vollblüte. Diese Thatsache passte durchaus nicht in die Theoreme der formalen Morphologie; deshalb schrieb man ihr auch gar keine Bedeutung zu und sie zog durchaus nicht die Beachtung auf sich, welche sie verdient. Man fand sich mit ihr einfach ab, wie noch Eichler in den Natürlichen Pflanzenfamilien (S. 101), indem man das Fruchtblatt mit einem seitlichen Ovulum begabte. Ich habe wohl kaum nötig zu bemerken, dass Eichler der Sachverhalt in der weiblichen Blüte des Wachholders vollkommen geläufig war. Er verstand also bestimmt unter einer seitlichen Samenanlage nicht etwa ein Verhältnis ähnlich dem, welches ich oben für den Sadebaum beschrieben habe: bei diesem kommt wirklich bisweilen nur ein seitliches Ovulum für jedes Fruchtblatt vor. Sein Ausdruck seitlich kann vielmehr in dem Sinne von nebenständig gelesen werden. Aus diesem Sinne heraus muss angenommen werden, dass die formale Morphologie hier eine Verschiebung setzt. Diese ist eine doppelte gewesen, einmal eine solche, die das Ovulum von dem Fruchtblatt herunterbrachte und zweitens eine solche, welche es neben das Fruchtblatt stellte.

Nun wäre aber auch noch eine andere formalistische Transformation möglich, nämlich unter dem Ovulum ein Sporophyll zu ergänzen, denn „kein Ovulum ohne sein zugehöriges Fruchtblatt.“ Die reale Beobachtung lehrt, dass auch nicht die geringste Andeutung

für die Ergänzung eines solchen „durch Abort geschwundenen Blattes“ vorliegt. Während bei dem Sadebaum die Blüte aus 2 Sporophyllkreisen aufgebaut wird, von denen der obere steril bleibt und offenbar den Abschluss der Frucht nach oben besorgt, ist bei dem Wachholder auch nicht die geringste Andeutung eines solchen Blattkomplexes nachweisbar. Die drei Ovula stossen vielmehr im Zentrum zusammen und lassen keine Spur eines Raumes frei für die Aufstellung irgend welcher Organe. Uebrigens ist die Einzahl der Ovula für die Sporophylle in der ganzen Familie der Cupressaceen doch vollkommen contra normam. Keine Gattung der ganzen Gruppe lässt die Zahl der Makrosporangien unter zwei sinken. Wenn bei dem Sadebaum gelegentlich nur ein Ovulum auf dem Fruchtblatt sitzt, so liegen stets zureichende Ursachen vor, welche das Verhalten erklären.

Die Verwandtschaft des Wachholders mit dem Sadebaum ist eine so enge, dass wir selbstredend für jenen einen Vorfahren mit Makrosporangien annehmen müssen, welche mit einem Blatt in enger Beziehung standen. Durch welchen Umstand sie aus dieser Beziehung gelöst wurden, wissen wir nicht; Thatsache ist, dass sie es wurden und dass sie nun auf der Axe sitzen. Der Sprossscheitel erzeugt sie, darüber kann gar keine Verschiedenheit der Meinung sein und zwar unmittelbar er selbst, nicht ein Stück Blatt, das nicht vorhanden und etwa „durch Abort geschwunden“ ist. Wir haben also hier einen Parallelfall zu dem gelegentlich vorkommenden axenbürtigen Makrosporangium des Sadebaumes, der durch die landläufigen Künste der Formalisten nicht wegzuinterpretieren ist und nur darauf kommt es mir an und nur deswegen habe ich solange über eine Sache geredet, die mit wenigen Worten klar ausgesprochen werden konnte, dass ich nachweisen wollte: „es giebt ohne jede Frage echt axenbürtige Ovula ohne Sporophyll“.

An und für sich kann die Feststellung dieser Thatsache wirklich keinen Anspruch darauf machen, dass sie etwas besonderes sei. Es giebt ja eigentlich eine ganze Reihe von Formen unter den Cupressaceen und Taxaceen, die, bei Lichte betrachtet, auch die Ovula endlich aus der Axe erzeugen. Für die Eibe ist doch die Ansicht, dass das Ovulum die Axe beschliesst, so ziemlich allgemein angenommen. Für *Torreya* gilt die nämliche Anschauung. Wer nur einmal einen Schnitt durch die Insertionsstelle eines Ovulums von *Cephalotaxus* machen will, der wird auf das deutlichste sehen, dass das Ovulum weder aus dem Blatt noch aus der Blattachsel, d. h. der Uebergangsstelle von Axe zu Blatt hervortritt, sondern dass es aus der Axe oberhalb des Sporophylls entspringt. Er muss schon ein Anhänger der durch Potonié wieder ins Leben gerufenen Anaphytesentheorie von Gaudichaud sein und muss annehmen, dass das „Urcaulom“ in eine Dute aus Blattsubstanz eingewickelt ist,

wenn er das Ovulum aus dem Sporophyll hervorwachsen lassen will. Schade nur, dass dann das Ovulum nicht zu dem unter ihm stehenden Sporophyll, sondern zu dem über ihm befindlichen gehört!

Doch sapienti sat! Wir müssen uns eben an den Gedanken gewöhnen, welcher dem in der Natur vorkommenden Verhältnis wörtlichen Ausdruck verleiht, dass Organe, welche ursprünglich aus einem Blatte ihren Ursprung genommen haben, später von diesem unabhängig und selbständige werden können, gerade so gut wie Organe, die ursprünglich aus einer Axe entsprungen sind, unter Umständen auf Blättern erscheinen können. Ich weise zu dem Behufe auf die ganze Garnitur von blattbürtigen Blüten hin, von denen *Helwingia ruscifolia* das bekannteste Beispiel bietet. Man hat diese auf Blättern entstehenden Blüten nach formalistischer Betrachtungsweise als ursprünglich in der Blattachsel erzeugte und dann dem Blatt angewachsene Sprosse betrachtet. Man hat sich früher gedacht, dass sich dieser Prozess real vollzieht; diese Ansicht ist grundfalsch. Die Zellgruppe, welche die Blüten von *Helwingia* hervorbringt, gehört dem Blatte an, davon kann man sich bei dieser Pflanze leicht überzeugen. Sie liegt der Blattachsel nahe, aber nicht in ihr und wird durch die basale Dehnung des Blattes dann immer weiter von der Insertion entfernt. Wie kein realer Dehnungsprozess die angewachsenen Sprosse der Boragineen über ein, bisweilen zwei Blätter emporheben kann, wenn nicht die Zellgruppe, welcher der Spross seine Entstehung verdankt, schon höher als die Insertion des ersten bzw. zweiten Blattes liegt, so kann auch kein realer Vorgang eine Blüte oder einen Blütenstand aus der Blattachsel auf ein Blatt heben. In dieser Rücksicht hat Čelakovský meine Untersuchungen gegen die von Kolkwitz bestätigt und wer die Dinge vorurteilslos betrachtet, wird zu meinem Resultat gelangen. Wenn dann Čelakovský die Zugehörigkeit von Knospe und Blatt als ein ausnahmsloses Gesetz stabilisiert und Kolkwitz in dieser Hinsicht beitritt, so hat ein solches Theorem für mich gar keine Bedeutung. In der Frage kann nur einer von beiden Recht haben; eine Verschleifung, wie sie Čelakovský vertritt, ist ein Unding.

Es giebt zudem Pflanzen, für die ich als Beispiel *Phyllobotryum spathulatum* nenne, bei welchen auf der Oberseite des Blattes in den verschiedenen Nervenachseln abwechselnd auf der rechten und linken Seite des Medianus eine ganze Anzahl von Blütenständen sitzen, die noch während der Anthese der ersten Blüte dauernd neue Blütenanlagen hervorbringen. Wie soll man sich denn vorstellen, dass diese aus der Blattachsel auf die Blüte gerutscht sind? Jetzt wird natürlich die ganze Angelegenheit phylogenetisch abgemacht. Man stellt sich vor, dass ein Vorfahr die Blüten wirklich in der Blattachsel erzeugt habe, dass sie aber im Laufe der Entwicklung auf die Spreite

„verschoben worden sind“. Wenn man doch in der formalen Morphologie mehr untersuchen und weniger mit Vorstellungen operieren wollte! Die Blütenständchen von *Phyllobotryum* können durchaus nicht verschoben worden sein, sondern sie sind entstanden an den Orten, an welchen sie heute gesehen werden. Zugegeben aber selbst, dass diese Verschieberei für *Helwingia* und *Phyllobotryum* zuträfe, was sagt man dann zu den Pflanzen, bei welchen die Blütenstände auf der Unterseite des Blattes, also auf der Schattenseite entspringen? Ich kenne für dieses Vorkommen 2 Beispiele: es findet sich bei der Flacourtiacee *Phylloclinium* aus West-Afrika und bei der Rutacee *Erythrociton hypophyllanthus* aus Brasilien. Man könnte sich doch nur „vorstellen“, dass die Blütenstände in dem Winkel, welchen die Unterseite des Blattstieles mit der Axe bildet, entstanden und dann verschoben wurden; es liegt aber an dieser Stelle kein theoretisch erlaubter Platz für die Entstehung von Blüten! Wie ist nun dieses Auftreten von Blüten am Blatt formalistisch zurechtzurücken und zu drücken? Soll man sich bei diesen Gewächsen vorstellen, dass die Blütenstände ursprünglich in der oberen Blattachsel standen, dann der Spreite „anwuchsen“ und vom Mittelnerven über den Blattrand hinweg auf die Unterseite des Blattes und wieder auf den Medianus gekrochen sind? Oder soll man sich denken, dass sie ursprünglich bei normal spiraler Stellung der Blätter aus der Achsel eines der benachbarten unteren Blätter herausgegangen sind, bis sie an das die Blüten tragende Blatt kamen, auf dessen Unterseite sie dann die mittlere Höhe des Medianus erklimmen? Alle diese Schwierigkeiten fallen mit einem Schlag, wenn man die Dinge auffasst wie sie sind und ohne formalistische Deuteleien einfach sagt: unter Umständen, wahrscheinlich aus Ursache einer vorteilhaften Exposition, entstehen die Blüten und Blütenstände nicht, wie in der Regel, in der Achsel von Deckblättern, sondern sie bilden sich aus Zellkomplexen, welche der Oberseite, bisweilen aber auch der Unterseite des Blattes angehören und zwar auf oder an dem Medianus liegen. Vor vielen Jahren hatte ich in Breslau Gelegenheit, junge Zustände der Inflorescenzen von *Erythrociton hypophyllanthus* zu untersuchen und fand, dass sie in der That an keinem anderen Platze als auf der Rückseite des Medianus entstanden.

Was für die Makrosporangien der Archegoniaten zutrifft, gilt auch für die der Coniferen, endlich auch für die der Monocotylen und Dicotylen. Es ist ganz sicher, dass sie ursprünglich als blattbürtig angesehen werden müssen. Aber auch die Ovula der Angiospermen, wenn sie immerhin grösstenteils heute noch aus Blättern entspringen, können doch unter Umständen von der Axe erzeugt werden. Bisweilen ist ihr Sporophyll noch in unmittelbarer Nähe, sodass sie sich verhalten wie die Makrosporangien der Cupressaceen; mit Leichtigkeit

können sie auf das Sporophyll bezogen werden (Gramineen, Cyperaceen, Urticaceen, Piperaceen). Bisweilen sind sie aber vollkommen aus jeder Beziehung zu den Makrosporangien gelöst, sie sitzen manchmal sehr zahlreich an einer echten Axe (Primulaceen, Myrsinaceen). Ich weise für diese Pflanzen auch die Söligkeit der Fruchtblätter, den Ueberzug der Placenta mit phyllomatischem Gewebe, zurück, jene ist eben ein echtes Axenorgan. Damit ich mich ganz allgemein ausdrücke, möchte ich den Satz aussprechen, dass sich Organe oder Organkomplexe, welche mit anderen Gliedern des Pflanzenkörpers in engeren lokalen oder sogar genetischen Beziehungen stehen, von diesen Beziehungen loslösen können und sich selbstständig und eigenartig zu entwickeln imstande sind, dergestalt, dass wir jene Beziehungen nur noch durch den Vergleich festsetzen können. Wahrscheinlich haben sie nicht, wie man gewöhnlich denkt, diese Selbstständigkeit allmählig erhalten, sondern sie ist sprungweise erworben worden. Die Umhüllung der Ovula von *Torreya*, die Isolierung der Ovula von *Juniperus*, die Aufstellung der blattbürtigen Blüten hat sich jedenfalls nicht allmählig vollzogen, sondern sie muss sogar plötzlich aufgetreten sein, da für mich allmähliche Veränderungen kaum denkbar sind.

Ich bin der festen Ueberzeugung, dass wir durch die Betonung und unentwegte Hervorhebung der wirklich obwaltenden Verhältnisse in der Erkenntnis weiter vordringen werden, als durch die Einschachtelung in scholastische, formalistische Kategorien und durch phylogenetische Spekulationen ohne Belege. Erinnern wir uns nur der Errungenschaften der Zoologie; in dieser Wissenschaft ist doch längst der klare und unwiderlegliche Beweis geliefert, dass sich Organe, welche für das Leben der Tiere von der grössten Wichtigkeit sind, wie z. B. diejenigen, welche die Geschlechtszellen hervorbringen, aus ganz verschiedenen Grundkörpern entwickeln.

Ich habe oben versucht, für die *Taxaceae-Taxoideae* einen Anschluss zu finden, indem ich aus der Verbreitung, welche die Gruppe heute besitzt, einen Schluss zog auf ihr geologisches Alter. Ich wurde auf diesem Wege zu der Annahme eines Anschlusses an eine Gestalt von der Form der Gattung *Cunninghamia* geführt. Es fragt sich nun, ob wir nicht für die *Cupressaceae* einen ähnlichen Anschluss finden können. Wenn wir von den *Cupressaceae* die *Actinostrobeae* als eine fast ausschliesslich der südlichen Erdhälfte angehörige Gruppe, über deren Anschluss ich nicht urteilen kann, entfernen; so stimmt die Verbreitung der *Cupressaceae* mit derjenigen der *Taxaceae-Taxoideae* in der auffälligsten Weise überein. Nur eine einzige Art der *Actinostrobeae*, die *Callitris quadrivalvis*, dringt noch bis Marokko vor. In ihr erkenne ich aber ein Relikt jener früher, wahrscheinlich bis zum Tertiär bis ans Mittelmeer verbreiteten südafrikanischen Flora, von der auch andere Reste an derselben Stelle erhalten sind.

Ich erinnere an die fleischigen Euphorbien, an die Gattungen *Mesembrianthemum*, *Aloe*, *Caralluma* (früher *Apteranthes*), die zum Teil wenigstens noch auf dem spanischen Festlande oder den italienischen Inseln gedeihen.

Als Componenten einer alttertiären Flora führen uns die *Cupressaceae* zwei ähnliche Geschlechter vor die Augen, welche durch ihre enorm weite Verbreitung stets die Aufmerksamkeit erregt haben: *Taxodium* und *Sequoia*. Wir wissen genau, dass einige der heute lebenden Arten dieser beiden Gattungen zu den langlebigen phanerogamen Pflanzenformen der Erde gehören. *Taxodium distichum* existierte bestimmt schon zur Zeit des älteren Miocän und war von dem Westen Nordamerikas und von Grönland bis Sachalin, d. h. also rings um den ganzen nördlichen Teil des Erdballs verbreitet. Man hat zwar die tertiäre Form als eigenartige Varietät von der Hauptart abtrennen wollen; ich sehe aber keinen Grund zu einer solchen Vornahme.

Noch interessanter liegt die Sache bei der Gattung *Sequoia*. Mit unbedingter Sicherheit ist sie durch wohlerhaltene Zapfen, die noch an den Laubzweigen stehen, beglaubigt, bis in die Kreide verfolgt worden. Die Formen schliessen sich eng an die beiden noch heute existierenden Arten an. Reste, die man als *S. Reichenbachii* Heer, *S. fastigiata* Sternb., *S. Sternbergii* Heer beschrieben hat, sehen der *S. gigantea* sehr ähnlich, *S. Langsdorffii* Brongn. und *S. Smithiana* Heer erinnern sehr lebhaft an *S. sempervireus*. Von manchen Autoren sind die spezifischen Identitäten dieser Dinge mit mehr oder weniger grosser Bestimmtheit ausgesprochen worden; um diese handelt es sich aber an dieser Stelle nicht. Wir können uns mit der Anwesenheit der Gattung bis in Schichten, die tiefer als das Eocän liegen, vollkommen begnügen.

Beide Gattungen, *Taxodium* sowohl wie *Sequoia*, werden heute zu den Taxodien gestellt; für die erstere will ich auch die unbedingte Richtigkeit des Ortes zugestehen. Die Anordnung der männlichen Blüten zu Inflorescenzverbänden, die dachziegelige Deckung der Makrosporophylle passt vollkommen in den Rahmen, durch welchen man die Gruppe der Taxodien umschrieben hat. In *Sequoia* aber erkenne ich wieder eine der gleitenden Formen nach den Cupressaceen hin. Die Gattung weicht nämlich durch die klappige Deckung der Makrosporophylle von den übrigen Taxodien vollkommen ab; sie ist ferner durch die einzeln stehenden männlichen Blüten von ihnen verschieden; endlich zeigen die Makrosporophylle keine Spur einer Andeutung jener Differenzierung, die bei *Cunninghamia* als ein schmaler, gezähnelter Saum, bei *Taxodium* als wulstiger, längsgestreifter Anhang erscheint und der uns schon oben bei den Pinaceen eingehend beschäftigt hat.

Was nun die Mikrosporophylle anbetrifft, so stimmen die von *Sequoia* mit denen der meisten Cupressaceen ausserordentlich überein; sie haben dieselben kugeligen Mikrosporangien und springen wie bei jenen durch einen introrsen Längsspalte auf. Nur die Zahl der Pollensäckchen ist um ein bis zwei erhöht, ein Umstand, der aber bei dem bekannten Wechsel wenig ins Gewicht fällt. Nicht minder stimmt die Anheftung und Richtung der Samenanlagen in beiden Gruppen überein. Als Differenzen erheblicher Art bleibt also nur die Anreihung der Blätter, welche bei den Sequoien regelmässig spiralig, bei den Cupressaceen aber quirlig ist. Es ist indes bekannt, dass auch die wirtelige Disposition der Blätter bei den Cupressaceen Ausnahmen aufweist.

Das Endergebnis meiner Untersuchung stelle ich demgemäss dahin fest, dass der verwandschaftliche Anschluss der Cupressaceen ebenfalls bei den Taxodieen zu suchen sein dürfte und dass von den lebenden Gattungen *Sequoia* die meisten Beziehungen bietet. Ich kann nicht unbedingt sagen, dass sie den unmittelbaren Ausgangspunkt bildet, dass aber eine ähnliche mit ihr verwandte Form wahrscheinlich den Anschluss vermittelt hat. Nach diesen Beobachtungen gewinnt die von Potonié zuerst geäusserte Vermutung, dass die Taxodieen in der Vergangenheit vor den Cupressaceen auf der Erde in einem besonderen Formenreichtum entwickelt gewesen sein mögen, eine erhöhte Beachtung.

---