

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser, **XI**, 4.

ZUR ABSTAMMUNG EINIGER
ANGIOSPERMEN DURCH *GNETALES*
UND *CONIFERÆ*

VON

O. HAGERUP



KØBENHAVN
LEVIN & MUNKSGAARD
EJNAR MUNKSGAARD

1934

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes
Selskabs Virksomhed,
Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,
Mathematisk-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser,
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling.

Selskabets Kommissionær er *Levin & Munksgaard*, Nørre-
gade 6, København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser, **XI**, 4.

ZUR ABSTAMMUNG EINIGER
ANGIOSPERMEN DURCH *GNETALES*
UND *CONIFERÆ*

VON

O. HAGERUP



KØBENHAVN
LEVIN & MUNKSGAARD
EJNAR MUNKSGAARD

1934

Printed in Denmark.
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.

VORWORT.

Die hiermit vorliegende Abhandlung ist eine direkte Fortsetzung meiner Arbeit über die Koniferen (1933), die ich im folgenden so oft werde zitieren müssen, dass ich mich bei Verweisen auf die genannte Arbeit am praktischsten mit der Anführung der Jahreszahl ihrer Drucklegung — 1933 — begnüge.

Wie ich dort mittels Serien von Mikrotomschnitten durch kontinuierliche Reihen von Entwicklungsstadien die Koniferenzapfen untersuchte, so untersuche ich an dieser Stelle nach der nämlichen Methode die *Gnetales*-Blüten. Auch die massgebenden Gesichtspunkte sind in beiden Arbeiten die gleichen; besonders sei hervorgehoben, dass die Integumente als Makrosporophylle aufgefasst werden; die Begründung dieser Annahme liegt in der Abhandlung über die Koniferen (1933) S. 24—36 vor.

Es liess sich tatsächlich gutes Material von sowohl männlichen als weiblichen Blüten aller drei zu den *Gnetales* gehörenden Gattungen beschaffen. In dem Botanischen Garten der Kopenhagener Universität gab es blühende, lebende Exemplare von sowohl *Ephedra* (männlich und weiblich) als *Gnetum* (weiblich) in reichlichen Mengen, und in der Spiritussammlung des Botanischen Museums fanden sich ferner auf Java gesammelte Knospen männlicher Blüten von *Gnetum* und Knospen von *Welwitschia* aus Süd-Afrika.

Ich gestatte mir, auf diesem Wege dem »Carlsberg-Fond«, dessen wertvolle Unterstützung die Durchführung und Veröffentlichung meiner Arbeit erst ermöglichte, meinen verbindlichsten Dank zu bringen.

Die Übersetzung besorgte Herr Adjunkt A. ROSSEN mit üblicher Tüchtigkeit. Die Herren Professor, Dr. L. KOLDERUP ROSENVINGE, Professor, Dr. K. JESSEN und mag. sc. J. IVERSEN haben meine Arbeit durch kritische Winke und Hülfsleistungen gefördert, wofür ihnen herzlich gedankt sei.

Ferner bin ich Herrn Professor Dr. phil. OVE PAULSEN für die mir gewährten vorzüglichen Arbeitsverhältnisse zu besonderem Dank verpflichtet.

1. Einleitung.

Das Endziel dieser Untersuchung ist eine phylogenetische Verbindung zwischen den Kryptogamen und den Angiospermen festzustellen.

Ein Schritt auf die Lösung dieser Aufgabe zu ist eine frühere Arbeit (1933), wo ich die Auffassung zu begründen suchte, dass die Koniferen ein hoch entwickelter, die *Lycopodiales* abschliessender Typus sind. Das nächste Problem, dessen Lösung ich anzustreben hatte, war denn dies: gibt es eine phylogenetische Verbindung zwischen den Koniferen (*Juniperus*) und den Angiospermen?

Bekanntlich haben schon mehrere Forscher die Auffassung geäußert, dass *Gnetales* »the missing link« zwischen Kryptogamen und Angiospermen seien; eine Hypothese, die aber anderseits von bedeutenden Forschern, z. B. GOEBEL, bestritten wurde. Ich stellte mir daher die Aufgabe, den Wert dieser Möglichkeit zu untersuchen, musste aber zu diesem Zwecke in erster Linie klarzulegen suchen, wie das Gynoeceum bei den *Gnetales* gebaut ist.

Die erste Schwierigkeit beim Studium der weiblichen *Gnetales*-Blüten bot mir schon die einschlägige Literatur, obwohl diese sonderbaren Pflanzen oft beschrieben sind. Die Mehrzahl der Verfasser beschäftigen sich jedoch ganz besonders mit den interessanten cytologischen und embryologischen Verhältnissen, einige stellen doch auch Diagramme der Blüten auf; diese Diagramme weichen jedoch

in ausschlaggebenden Punkten von einander ab, und meiner Ansicht nach ist keins von ihnen das richtige.

Die Ursache zu dieser Unklarheit ist die, dass die Organogenie der Blüten nur unzulänglich bekannt ist. Zwar haben viele Forscher einzelne Entwicklungsstadien abgebildet; aber das Bild, das sie sich von der Organogenie zu machen suchen, weist wegen der Isoliertheit der untersuchten Stadien keinen Zusammenhang auf. Am genauesten kennt man die weibliche Blüte von *Gnetum* und die männliche von *Welwitschia*; dagegen sind z. B. Bau und Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüte von sowohl *Ephedra* als *Gnetum* fast gänzlich unbekannt.

Die schönsten Untersuchungen sind von den Klassikern gemacht worden: HOOKER (1863) und STRASBURGER (1872). Aber bei dem primitiven Stand der Technik jener Zeiten vermochten sie nicht, jene wichtigen Querschnittserien herzustellen, wodurch man — nach einem Vergleich mit den entsprechenden Längsschnitten — ein zuverlässiges Bild von der Organogenie gewinnen kann.

Von den Untersuchungen späterer Wissenschaftler sind besonders diejenigen von KARSTEN und LOTSY über *Gnetum* zu erwähnen. Schliesslich hat GOEBEL (1932) eine zusammenfassende Darstellung seiner Auffassung von den *Gnetales* gegeben und die Literatur kritisch bewertet. — Es gibt schon mehrere ausgiebige, kritische Übersichten über die Mannigfaltigkeit der Behandlungen dieses Themas, z. B. bei LIGNIER et TISON (1912), DE HAAN (1920), MARKGRAF (1926), PEARSON (1929) u. a. m. Eine nochmalige Besprechung der Literatur an dieser Stelle würde nur Wiederholung bedeuten und überflüssigerweise meine Darstellung belasten, zumal da ich mich mit einem Hinweis auf die vorzügliche Leistung von LIGNIER et TISON begnügen kann. Ausserdem

werden die bedeutendsten Verfasser im Text und im Literaturverzeichnis angeführt werden.

Rücksichtlich der Erklärung der *Gnetales*-Blüten sind die Unterschiede am grössten, wenn es sich um die die Samenanlage umgebenden Hüllen dreht. Die verschiedenen Erklärungen sind bei LOTSY (1899, S. 63—64) in ein übersichtliches Schema zusammengestellt; es sei also hier auf LOTSY (und ZIMMERMANN) hingewiesen, und ich führe nur die wichtigsten Deutungen der Hüllen an:

1. Mindestens eine der Hüllen wird als Arillus aufgefasst. Dass dies falsch ist, wird aus dem folgenden erhellen; denn die Hüllen werden als selbständige Blätter an der die Samenanlage tragenden Achse angelegt. Falls von einem wirklichen Arillus die Rede wäre, wie bei *Taxus*, müsste man erwarten, dass dieser dem Integument aufsässe (1933, Fig. 120 b).

2. Die Hüllen sind Integumente.

3. Die Hüllen sind die Blätter eines Perianthiums.

4. Eine oder mehrere der Hüllen sind Sporophylle.

Was die drei letzten Deutungen betrifft, so nehmen DE HAAN u. a. an, dass die Hüllen aus mehreren Blättern zusammengesetzt sind. »Aber auch hier wollen wir unbedingt den hypothetischen Charakter dieser und aller Annahmen über die »Deutung« der Hüllbildungen anerkennen« (ZIMMERMANN 1930, S. 313).

Mit Hinblick auf das phylogenetische Ziel meiner Untersuchung wird es aber geboten sein, einen Standort aufzusuchen, wo man nicht auf Hypothesen, sondern auf Tatsachen fusst; und wir werden denn auch im folgenden sehen, dass sich alle Hüllen, die die Samenanlage umgeben, tatsächlich auf das einfache »Grundorgan«: Blatt zurückführen lassen.

Wenn wir dann einen gemeinsamen Masstab, mit dessen Einheit (Blatt) wir die erwähnten, schwierigen Organe messen können, gefunden haben, dann wird es möglich sein, die letzteren richtig zu benennen.

Die erste Forderung, deren Erfüllung man erstreben muss, um sich ein zuverlässiges Bild von dem Bau der *Gnetales*-Blüten zu verschaffen, ist Kontinuität. Deshalb sind kontinuierliche Serien von Entwicklungsstadien — vom jüngsten bis zum ältesten (bis zur Blüte) — erwünscht. Ferner genügt es nicht, die weibliche Blüte zu kennen; auch die männliche ist für Vergleichszwecke von Wichtigkeit. Nur Längsschnitte oder nur Querschnitte sind auch ein unzulängliches Material; man muss dauernd beide Typen von Schnittserien mit einander vergleichen, da sie sich gegenseitig ergänzen: die eine Serie enthüllt Tatsachen, die die andere entbehrt.

Wenn man so gründlich zu Werke geht, lässt sich denn auch tatsächlich ein so umfassendes und zuverlässiges Vergleichsmaterial beschaffen, dass man demselben phylogenetischen Wert beimessen kann. Besonders sind Querschnittserien vom Wichtigkeit, weil es deren in der Literatur nur sehr wenige gibt; die Technik älterer Zeiten gestattete nur gute Längsschnitte.

Es herrscht bei den meisten Forschern Einigkeit darüber, dass die *Gnetales*-Blüten aus einer kurzen Achse (A_2) mit einer endständigen, von 1 oder 2 Hüllen umgebenen Samenanlage bestehen. Die Blüten stehen in der Achsel von Deckblättern (D) an einer Mutterachse (A_1).

Wir wollen deshalb mit einer Untersuchung der Blattstellung an den vegetativen Seitensprossen anfangen; diese wird veranschaulicht durch Fig. 1, die für alle drei Gattungen gelten mag. Wenn wir unsere Untersuchungen weiter-

führen, werden wir dann den sehr wichtigen Umstand feststellen können, dass die Blätter in der Blüte dieselbe Stellung haben wie an dem vegetativen Spross (Fig. 1); und diese Blattstellung ist eine sehr einfache: wie bei den Koniferen beginnen nämlich auch bei allen *Gnetales*-Gattungen sämtliche vegetativen (Fig. 1) und floralen Seitensprosse mit zwei transversalgestellten Vorblättern, α und β . Bei *Gnetales* sind alle Blätter gegenständig; und an den Seitensprossen steht das auf α und β folgende Blattpaar immer median. Werden an einem Spross (z. B. in der männlichen Blüte bei *Welwitschia*) noch mehr Blätter entwickelt, so stehen Blatt 3 und 4 über bzw. α und β ; das heisst: die Blätter sind gekreuzt.

Es besteht doch ein Unterschied in der Stellung von Blatt 1, indem dieses bei *Gnetum* im Diagramm vorne (über dem Deckblatt D), bei den beiden andern Gattungen dagegen hinten steht (Fig. 1).

Da der Blütenbau bei *Ephedra* am leichtesten erkennbar ist, beginnen wir mit der Untersuchung dieser Gattung.

Es ist zu bemerken, dass in den bildlichen Darstellungen homologe Organe möglichst mit gleichem Buchstaben und gleicher Farbe bezeichnet sind: die Makrosporangien schwarz, innere Integumente (= Makrosporophylle) getüpfelt und äussere Integumente schraffiert. A bedeutet Achse (A_1 = Primachse, A_2 = sekundäre Achse). D = Deckblatt, α und β = Vorblätter. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 bezeichnen die in der Blüte auf α und β folgenden Blätter.

Da die Habitusbilder in vielen der grösseren Handbücher dargestellt sind, habe ich auf die Wiedergabe verzichtet und verweise nur auf derartige Bilder bei WETTSTEIN, MARKGRAF, GOEBEL u. a.

2. *Ephedra*.

A. Die männliche Blüte.

E. likiangensis FLORIN¹ zeitigt im Laufe des Winters eine Menge männlicher Blüten im Glashaus des Botanischen Gartens in Kopenhagen; es ist daher ein leichtes gewesen, zusammenhängende Serien von Entwicklungsstadien der Blüten zu beschaffen. Am besten lassen sich dieselben an Querschnitten beobachten, wie sie in nebenstehenden Figuren (2—6) abgebildet sind.

Vergleichshalber ist es von Bedeutung, die Blattstellung an der Basis des vegetativen Sprosses, die Fig. 1 uns im Querschnitt zeigt, im Gedächtnis zu behalten. Die Literatur bietet keinerlei Aufschlüsse über die Organogenie der männlichen Blüte von *Ephedra*, und das Diagramm war bisher unbekannt.

Die männliche Blüte (Fig. 2) steht lateral an der Achse A_1 in der Achsel des Deckblattes D; ferner zeigt Fig. 2, dass die erste Anlage der Blüte die sekundäre Achse A_2 ist. Diese erscheint anfänglich als eine etwa halbkugelförmige Warze, die schnell ihr Längenwachstum einstellt, und bald ist der Vegetationspunkt ganz von Blattanlagen bedeckt.

Dasjenige Blatt, welches zuerst angelegt wird, ist das Vorblatt α , das sich an A_2 schräg nach hinten stellt (Fig. 3); sehr schnell stellt sich auch das zweite Vorblatt β ein und steht mit α symmetrisch, genau wie bei den vegetativen Sprossen (Fig. 1). A_2 wird nun etwas dicker, und die hinteren Ränder der Vorblätter verwachsen (Fig. 5, 6).

Darauf kommt das Staubblatt (1) an der Spitze von A_2 , die fast völlig von dem grossen Mikrosporophyll verdeckt wird, zur Anlage (Fig. 4, 5). Da alle Mikrosporangien sich

¹ So wurde die Pflanze von Herrn Docent, Dr. R. FLORIN freundlichst bestimmt.

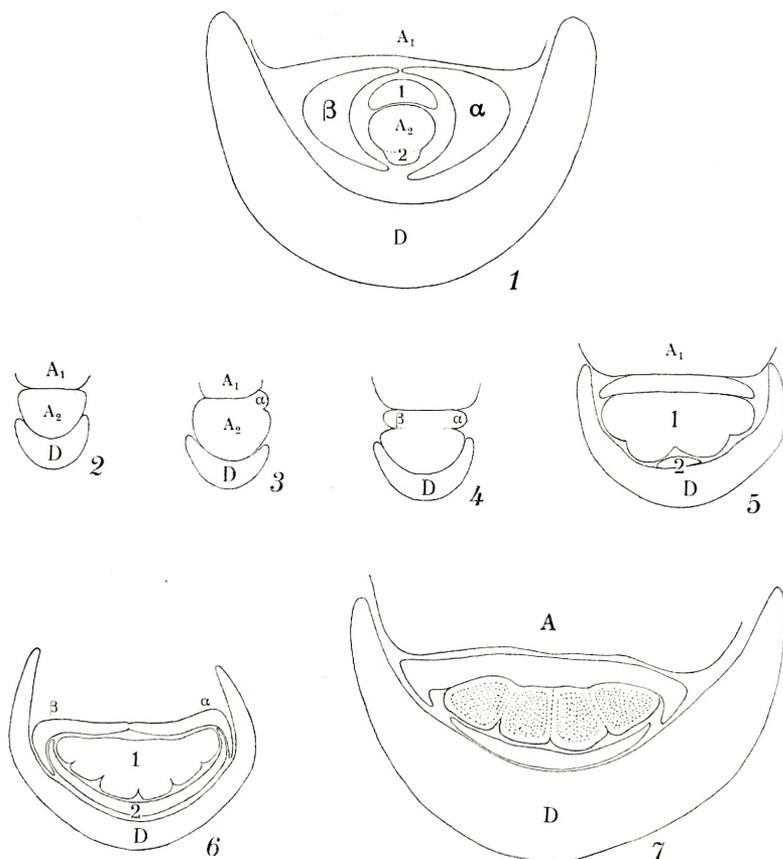


Fig. 1. *Ephedra distachya*. Querschnitt eines vegetativen Seitensprosses mit zwei lateralen Vorblättern (α u. β) und mit diesen alternierend die Anlagen zu zwei weiteren Blättern (1 u. 2). $\times 60$.

Fig. 2—6. *Ephedra likiangensis*. In Querschnitten dargestellt die Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüte. $\alpha + \beta + 2$ bilden die Blütenhülle. Blatt 1 wird zu einem Staubblatt. $\times 40$.

Fig. 7. *Ephedra distachya*. Querschnitt einer jungen männlichen Blüte von der Basis einer weiblichen Ähre. $\times 60$. D, Deckblatt; A_1 , Primärachse; A_2 , Achse der Blüte. Sonstige Erklärungen vgl. Text.

von demselben Primordium aus entwickeln, entbehrt die von GOEBEL u. a. verfochtene Auffassung, dass das Mikrosporophyll aus mehreren, mit einander verwachsenen

Blättern bestände, einer befriedigenden Begründung. Dass nur von einem, gespaltenen Staubblatte die Rede sein kann, geht ferner aus dem Umstande hervor, dass das nächstfolgende Blatt (2) sich an der Vorderseite der Blüte dem Staubblatt gegenüberstellt (vgl. Fig. 1). Rücksichtlich der Anlagenfolge (Numerierung) der Blätter ergibt sich also eine völlige Übereinstimmung mit den vegetativen Sprossen (Fig. 1).

GOEBEL und mehrere andere Forscher nehmen an, dass der Staubfaden eine fadenförmige Verlängerung der Blütenachse sei. In dem Falle müsste aber das jüngere und höher stehende Blatt (2) etwas weiter oben am Staubfaden stehen. Da dies indessen nicht der Fall ist, können wir von einer Deutung des Staubfadens als einer Stengelbildung so sonderbarer Art absehen.

Die sterilen Blätter ($\alpha + \beta + 2$) verwachsen auf ähnliche Weise wie die Blätter in der Krone von *Sympetala* und bilden ein hautartiges Perianthium um das Staubblatt.

Schliesslich sei erwähnt, dass ich zu unterst im weiblichen Blütenstand von *E. distachya* oft einige männliche Blüten (Fig. 7) fand, die ähnlich gebaut waren wie die männliche Blüte bei *E. likiangensis*. Es lag also hier ein entsprechender Bau vor wie bei den zwittrigen Blütenständen von *Ephedra*, die von WETTSTEIN beschrieben wurden, und die ihm das Material zu seiner »Pseudanthien-Theorie« zur Erklärung des Ursprungs der Zwitterblüte bei den Angiospermen lieferten.

B. Die weibliche Blüte.

E. distachya L.

LAND (1907), LIGNIER et TISON (1911) und THODAY and BERRIDGE haben die klassische Arbeit von STRASBURGER

(1872) etwas weitergeführt und ergänzt. Jedoch sind die von ihnen dargestellten Schnitte nur Längsschnitte, und die Literatur liefert uns kein vollständiges Bild von der Organogenie der weiblichen Blüte; es ist daher unmöglich, das Diagramm der Blüte mit einer solchen Genauigkeit zu zeichnen, dass eine Wertung der mannigfaltig verschiedenen Deutungen stattfinden könnte. Das neueste Diagramm hat GOEBEL gezeichnet; es ist aber unserer Meinung nach falsch.

Die Uneinigkeit in den Auffassungen wurzelt letzten Endes in der Unkenntnis der jüngsten Entwicklungsstadien der Blüte. Dieselben lassen sich nur sehr schwer feststellen, da es nicht unmittelbar ersichtlich ist, ob Zweigspitzen in dem passenden Stadium steril oder fertil sind. Um sich ein genügendes Material zu verschaffen, muss man daher eine Menge Zweigspitzen von Pflanzen, die vermutlich bald blühen werden, einsammeln und zerschneiden. Eine Methode, die sehr viel Zeit beansprucht, da die Mehrzahl der eingesammelten Zweigspitzen entweder steril oder zu alt sind. Gelingt es aber dennoch, ganz junge Entwicklungsstadien anzutreffen, so stellt es sich heraus, dass Querschnittserien am aufschlussreichsten sind. Die nebenstehenden Figuren 8—11 veranschaulichen einige der wichtigsten Querschnitte.

Fig. 8 zeigt uns den ersten Anfang der weiblichen Blüte als ein etwa halbkugelförmiges Stengel-Primordium (A_2) an A_1 in der Achsel des Deckblattes D. Die zuerst auftretenden Blätter an A_2 sind zwei ungefähr transversalgestellte Vorblätter α u. β (Fig. 9). Die Vorblattanlagen dehnen sich bald sehr stark seitwärts aus, so dass sich die Ränder schnell vereinigen und sowohl an Vorder- als Rückseite der Blüte verwachsen; zuletzt umgeben sie als krugförmige, fleischige Scheide das Innere der Blüte.

An A_2 gelangt nur noch ein Blatt (1 in Fig. 11) zur Entwicklung; dieses nimmt eine den Verhältnissen bei der männlichen Blüte und dem sterilen Spross (Fig. 1) entsprechende Stellung ein, und zwar steht es median nach hinten. Wie bei α u. β so dehnen sich auch bei Blatt 1 die Ränder seitwärts aus, umschliessen die Stengelspitze, erreichen einander an der Vorderseite der Blüte und verwachsen, wo-

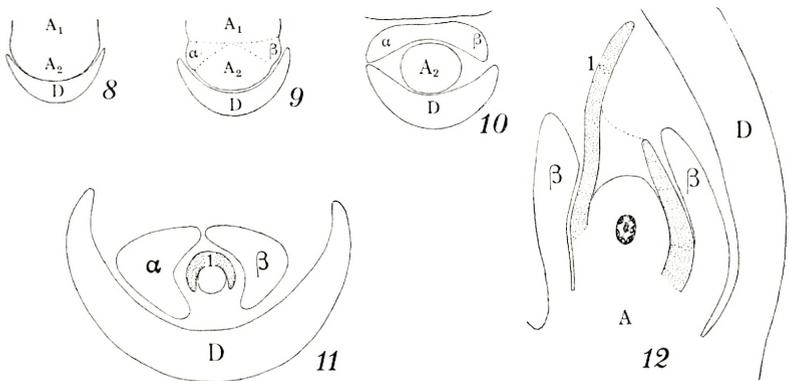


Fig. 8—12. *Ephedra distachya*. Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte. Fig. 8—11 Querschnitte. Fig. 12 Längsschnitt. $\times 60$. A_1 , Mutterachse; A_2 (und A in Fig. 12), Achse der Blüte; α u. β , Vorblätter; 1 (getüpfelt), Makrosporophyll (= Integument). Weitere Erklärungen s. Text.

durch Blatt 1 zu einer flaschenförmigen Hülle mit sehr schräger Öffnung (= Mikropyle, Fig. 12) wird. Früh wird an der Basis der morphologischen Oberseite von Blatt 1 ein Makrosporangium (= Nuzellus) angelegt. Auf diese Weise steht also der Nuzellus an der Spitze von A_2 am Boden des flaschenförmigen Blattes, welches wir wie bei den Koniferen als ein Makrosporophyll (= Integument) auffassen wollen.

Die Entwicklungsgeschichte ist nämlich für die *Ephedra*-Samenanlage in den Hauptzügen die gleiche wie für sämt-

liche Koniferenfamilien, wo sie schon früher beschrieben wurde (1933). Im folgenden wird des weiteren erwiesen werden, dass ebenfalls bei den beiden anderen zu *Gnetales* gehörenden Gattungen die Samenanlagen auf ähnliche Weise entwickelt werden wie bei *Ephedra*; die Samenanlagen dieser drei Gattungen werden daher homolog sein. Es besteht ferner kein Grund, auch zwischen den Samenanlagen bei *Gnetales* und den Koniferen die Analogie zu leugnen, und ich werde deshalb auch in der vorliegenden Arbeit immer die Integumente als Makrosporophylle auffassen. Rücksichtlich der Berechtigung dieser Auffassung vgl. 1933, »Kritische Bemerkungen« S. 24—36.

GOEBEL (1932, S. 1791) ist der Ansicht, dass die die Samenanlage umgebende Hülle ($\alpha + \beta$) aus zwei mediangestellten Blättern gebildet wäre. Um diese Theorie aufrechterhalten zu können, wird er dazu genötigt, als Hypothese anzunehmen, dass in der männlichen als auch in der weiblichen Blüte zwei transversale Vorblätter völlig unterdrückt seien. Dies Missverständnis wurzelt in der von ihm selbst zugegebenen Unzulänglichkeit des zu seiner Verfügung stehenden Materials. Er hat nicht ersehen können, dass dasjenige Blatt, das von ihm als median nach hinten stehend gezeichnet wird, aus zwei verwachsenen Blättern (α u. β) besteht. Diese Zusammenwachsung ist jedoch deutlich erkennbar, wenn man Blüten untersucht, die jung genug sind.

Trotzdem Schnittserien von ungefähr 50 jungen Blüten untersucht wurden, fand ich nirgends eine Spur von Blatt 2, das bei der männlichen Blüte sich mit der Blütenhülle vereinigte. Dass bei der weiblichen Blüte Blatt 2 völlig fehlt, hängt vielleicht damit zusammen, dass die Samenanlage relativ gross ist und die Stengelspitze A_2 , der es

aufsitzt, ganz zudeckt, so dass für weitere Blattbildungen kein Raum bleibt.

Um den Ergebnissen, die die Entwicklungsgeschichte uns brachte, noch einen weiteren Rückhalt zu geben, sei darauf aufmerksam gemacht, dass die drei Blätter α , β u. 1 in sowohl der männlichen als auch der weiblichen Blüte dieselbe Stellung einnehmen, die wiederum derjenigen bei den entsprechenden Blättern der vegetativen Sprosse gleichkommt (Fig. 1); und ferner ist es in beiden Blüten dasselbe Blatt (1), welches als Sporophyll (bzw. Mikro- und Makrosporophyll) entwickelt wird.

3. *Welwitschia mirabilis* Hook. f.

A. Die weibliche Blüte.

Diese ist von allen *Gnetales*-Blüten diejenige, die am gründlichsten untersucht wurde, indem sowohl HOOKER (1863), STRASBURGER (1872), McNAB (1875), PEARSON (1906, 1909, 1929), ARBER and PARKIN (1908), LIGNIER et TISON (1912), CHURCH (1914), VAN DER MEULEN (1917) als GOEBEL (1932) Beiträge zu ihrem Verständnis gegeben haben.

Aber die Mehrzahl der ebengenannten Forscher zeichnen nur wenige Längsschnitte, und trotz des anscheinenden Reichtums der vorliegenden literarischen Behandlungen lässt sich in Wirklichkeit kein zuverlässiges Totalbild der Organogenie und des Baus der weiblichen Blüte gewinnen, da sich die Stellungsverhältnisse der Organe zu einander nur an Hand von Querschnitten erkennen lassen.

Indessen lässt sich die Entwicklungsgeschichte der Blüte leicht an zahlreichen, kontinuierlichen Entwicklungsstadien verfolgen, wenn man sich eine Schnittserie von der Spitze

eines jungen, weiblichen Blütenstandes verschafft. Fig. 13—20 veranschaulichen die hauptsächlichsten Schnitte einer solchen Serie.

Wie man sieht, ist die Entwicklungsgeschichte der

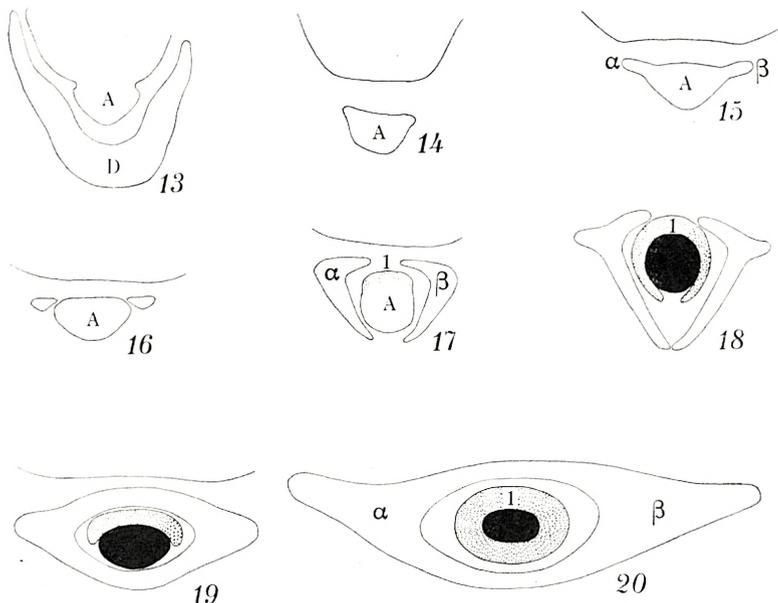


Fig. 13—20. *Welwitschia mirabilis*. Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte. Querschnitte. $\times 60$. D, Deckblatt; A, Achse der Blüte; α u. β , Vorblätter; 1, Makrosporophyll (= Integument) getüpfelt; Makrosporangium (= Nuzellus) schwarz. Weitere Erklärungen s. Text.

weiblichen Blüte in den Hauptzügen dieselbe wie bei *Ephedra*:

In der Achsel des Deckblattes (D) wird eine sekundäre Achse (A) angelegt (Fig. 13), die sich zur Hauptachse der Blüte entwickelt. Schräg nach hinten an A werden zunächst zwei Vorblätter (α u. β) angelegt (Fig. 15), deren Ränder sich bald so stark seitwärts ausdehnen (Fig. 16—18), dass sie auf einander stossen (Fig. 18) und verwachsen (Fig. 19). Zugleich entwickelt sich an der Rückseite der Vorblätter ein

breiter Flügel (Flugapparat), wie es auch bei vielen Koniferen (*Pinaceæ*) der Fall war.

Schon bevor die Vorblätter verwachsen sind, entsteht an der Seite von A noch eine Blattanlage (Fig. 17), die in den Figuren 17—20 getüpfelt gezeichnet ist. Dies Blatt (1) steht wie bei *Ephedra* an der Rückseite der Blütenachse (Fig. 17). Die Ränder von 1 dehnen sich schnell nach den Seiten aus (Fig. 18—20), stossen an der Vorderseite von A auf einander und verwachsen. Kraft einer interkalaren Vegetationszone durch die Basis wächst Blatt 1 und gewinnt die Gestalt einer flaschenförmigen Hülle (die bei den oben genannten Verfassern zu wiederholten Malen abgebildet ist).

Noch ehe die Ränder von Blatt 1 verwachsen sind, wird an dessen Basis ein Makrosporangium (Nuzellus) angelegt, in entsprechender Weise wie bei *Ephedra* und den Koniferen. Blatt 1 ist also ein Makrosporophyll (= Integument).

Wie bei *Ephedra* nimmt GOEBEL auch hier an, dass die Vorblätter unterdrückt seien, und dass die die Samenanlage umgebende Hülle aus zwei mediangestellten Blättern gebildet sei. Diese Auffassung ist umso unverständlicher, da α u. β sogar an älteren Blüten als zwei freie Spitzchen an der Hülle, die die Samenanlage umgibt, leicht zu erkennen sind. Eine Beobachtung der Entwicklungsgeschichte lässt keinen Zweifel darüber bestehen, dass GOEBEL im Unrecht ist.

Es ergibt sich also, dass die weiblichen Blüten von *Ephedra* und *Welwitschia* dieselben Diagramme besitzen.

B. Die männliche Blüte.

Die Entwicklungsgeschichte dieser Blüte ist weniger erforscht als die der weiblichen; aber es gibt doch z. B. bei den Klassikern HOOKER (1863), STRASBURGER (1872) und bei GOEBEL (1932) mehrere gute Bilder von herauspräparierten

Blüten-Knospen. Wir werden im folgenden die bisherige Kenntnis der männlichen Blüte durch die notwendigen Querschnitte ergänzen, da sie allein die Entwicklungsfolge und Stellungsverhältnisse der Organe erhellen können.

Es müssen technische Schwierigkeiten gewesen sein, die bisher die Herstellung von Querschnitten von männlichen als auch von weiblichen Blüten verhindert haben. Die umschliessenden Deckblätter sind nämlich so hart, dass sie vom Mikrotom nicht zerlegt werden können; sie müssen deshalb vor der Einschmelzung in Paraffin sorgfältig entfernt werden; aber auch dann erfordert es Geschicklichkeit, eine kontinuierliche Schnittserie zu beschaffen.

Die männliche Blüte von *Welwitschia* ist komplizierter gebaut als die im obigen beschriebenen Blüten. Sie ist nämlich aus sieben Blättern zusammengesetzt, die höchste Zahl, die es bei *Gnetales*-Blüten überhaupt gibt; ein Umstand, der den Gedanken an eine Verbindung mit den Angiospermen wachruft.

Es stellt sich indessen heraus, dass die untersten Blätter der männlichen Blüte sich auf dieselbe Weise entwickeln und ebenso gestellt sind wie die entsprechenden Organe in den oben beschriebenen Blüten; und zur Befürwortung der Homologisierung der verschiedenen Organe ist ferner zu betonen, dass die Blattstellung in der männlichen Blüte dieselbe ist wie die der vegetativen Sprosse (Fig. 1).

Die erste Anlage zur Blüte (Fig. 21) ist eine sekundäre Achse (A) in der Achsel des Deckblattes (D). Bald erscheinen die Vorblätter α u. β (Fig. 22) und stellen sich symmetrisch schräg nach hinten an A. Darauf wird — wie bei den im vorhergehenden beschriebenen Blüten — Blatt 1 median nach hinten (Fig. 23) und Blatt 2 median an der Vorderseite (Fig. 24) angelegt.

Mit Blatt 1 und 2 alternierend erscheinen darauf die Blätter 3 und 4 (Fig. 24), die transversal und folglich ungefähr über den Vorblättern stehen. 3 und 4 werden später die beiden lateralen Staubblätter (Fig. 27).

Es werden indessen noch drei Blätter angelegt, von denen die Blätter 5 u. 6, wie es zu erwarten, war mit dem unterhalbstehenden Blattpaar (3 u. 4) alternieren. Aber — im Gegensatz zu den beiden lateralen Staubblättern — spalten sich die Staubblätter 5 u. 6 im Medianplan (Fig. 25, 26), und jede Hälfte entwickelt an der Spitze Mikrosporangien, wodurch der Anschein erweckt wird, als habe die Blüte sechs Staubblätter (Fig. 26—27).

Das höchste und letztangelegte Blatt (7) in der Blüte wird zu einem Makrosporophyll (= Integument, Fig. 26, 27), das eine sterile Makrospore umschliesst. Von dieser merkwürdigen Samenanlage in der männlichen Blüte bieten z. B. STRASBURGER, PEARSON und GOEBEL gute Beschreibungen.

α u. β werden zu einer »äusseren Blütenhülle« (Kelch), Blatt 1 u. 2 zu einer »inneren« (Krone), was an die Verhältnisse bei den Angiospermen gemahnt.

Rücksichtlich der Zusammengehörigkeit der sechs Antheren gehen die Ansichten auseinander:

Laut STRASBURGER besteht das Androeceum aus einem unteren zweizähligen Quirl + einem oberen vierzähligen diagonal gekreuzten Cyklus. McNAB nimmt an, dass ein einziger transversaler, zweigliedriger Quirl, der durch Doublement in 3 + 3 Stamina zerfällt, vorliegt, eine Deutung, der sich EICHLER und GOEBEL anschliessen.

Diese starke Divergenz der Meinungen über die Staubblätter rührt davon her, dass bislang Querschnitte von den passenden Entwicklungsstadien gefehlt haben. Denn solche

Schnitte (Fig. 24, 25) erweisen mit aller Deutlichkeit, wie es sich damit verhält, und dass STRASBURGER recht hatte: 3 u. 4 werden zuerst und zwar als ein selbständiger Cyklus

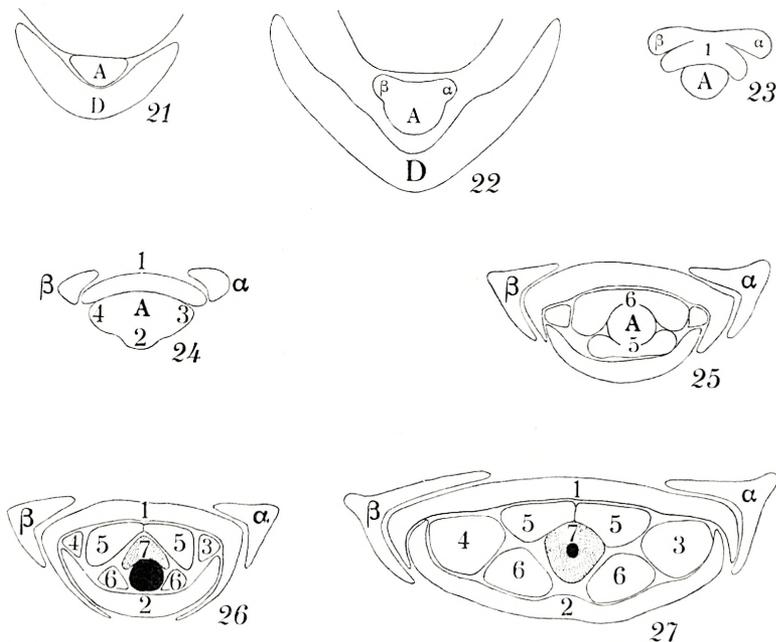


Fig. 21—27. *Welwitschia mirabilis*. Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüte. Querschnitte. $\times 60$. *D*, Deckblatt; *A*, Blütenachse; α u. β , Vorblätter; 1 u. 2, Blütenhüllblätter; 3 u. 4, das untere Staubblattpaar; 5 u. 6, das obere Staubblattpaar; 7. Makrosporophyll (= Integument) getüpfelt. Makrosporangium (= Nuzellus) schwarz. Weitere Erklärungen im Text.

von Staubblättern angelegt. Erst später werden die folgenden vier Staubblätter angelegt (Fig. 25), die sämtlich aus nur zwei mediangestellten Blattanlagen, die sich beide bald im Medianplan spalten, entspringen. Jede der so gebildeten Blatthälften entwickelt an der Spitze eine Anthere. Eine entsprechende Spaltung findet übrigens auch bei vielen *Gnetum*- und *Ephedra*-Arten und *Cordaitales* statt.

Deshalb ist auch GOEBEL'S Diagramm der männlichen Blüte (1932, S. 1791) falsch; er hat aber in dieser Blüte die beiden lateralen Vorblätter richtig erkannt.

4. *Gnetum*.

A. Die männliche Blüte (*G. Rumphianum* BECC.).

STRASBURGER (1872), KARSTEN (1893), PEARSON (1915), THOMPSON (1916) u. a. boten schon einige Längsschnitte der männlichen Blüte. Eine Beschreibung der Organogenie, die es ermöglichen würde, sich einen Begriff von dem Bau der Blüte zu machen, liegt jedoch nicht vor.

Die männliche Blüte ist aber für das Verständnis der schwierigen weiblichen Blüte von grosser Wichtigkeit. Es ist notwendig, sowohl Längs- als Querschnitte vor sich zu haben, um den Bau der männlichen Blüte verstehen zu können; und diese lassen sich leicht gleichzeitig beschaffen, wenn man eine Längs-Schnittserie durch eine junge männliche Ähre legt. Denn da die Blüten wagerecht von der Achse des Blütenstandes abstehen, vermittelt uns eine derartige Schnittserie sowohl Längs- als Querschnitte; und da akzessorischen Knospen (a, b, c, d in Fig. 32) fortwährend neue Blüten entspriessen, gibt sie uns ferner alle erwünschten Entwicklungsstadien der männlichen Blüte.

Der erstangelegte Teil der Blüte ist eine warzenförmige Achse, A (Fig. 28, 29). An deren Rückseite (in allen Figuren steht das Deckblatt (D) links) entstehen die beiden ersten Blattanlagen, nämlich die Vorblätter α u. β (Fig. 29, 33). An Querschnitten (Fig. 33) sieht man deutlich, dass es zwei transversale Vorblätter sind; sie verwachsen sehr schnell an den hinteren Rändern.

Sobald die Vorblätter angelegt sind, erscheint noch eine

Blattanlage (Fig. 30) und zwar an der Vorderseite der Blüte. Dies Blatt (1, in den Figuren schraffiert) verwächst mit α u. β und bildet mit diesen zusammen eine krugförmige, verwachsenblättrige Blütenhülle.

Schliesslich wird das letzte Blatt (2) der Blüte angelegt, dessen Primordium so gross ist, dass es die Spitze von A völlig verdeckt und damit das Längenwachstum von A zum

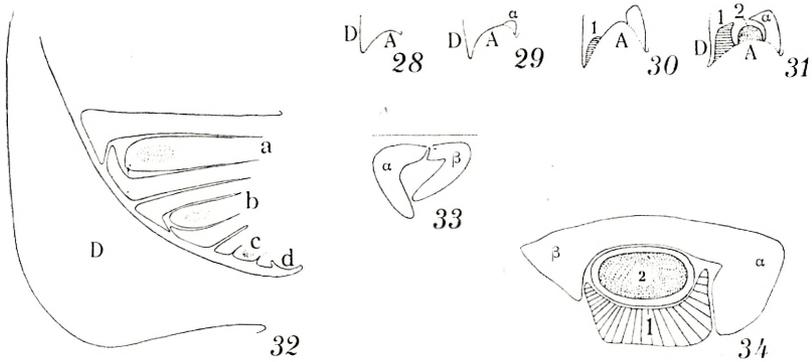


Fig. 28—34. *Gnetum Rumphianum*. Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüte. Fig. 28—32, Längsschnitte. Fig. 33—34, Querschnitte, $\times 60$. A, Blütenachse. α u. β , Vorblätter. 1, Blütenblatt. 2, Staubblatt. In der Achsel des Deckblattes, D, werden in absteigender Folge die Blüten a , b , c , d angelegt. Fernere Erläuterungen s. Text.

Abschluss bringt. An dem Querschnitt einer älteren Blüte (Fig. 34) kann man nun die Stellung der vier Blätter zu einander beobachten und das Diagramm der Blüte zeichnen (Fig. 46).

B. Die weibliche Blüte (*Gnetum gnemon* L.).

Die Entwicklungsgeschichte dieser Blüte ist zum Teil aufgeklärt. So geben z. B. STRASBURGER (1872), BECCARI (1877), KARSTEN (1892, 1893), LOTSY (1899), THODAY (1911—12), BERRIDGE (1911—12), LIGNIER et TISON (1913) und THOMPSON (1916) mancherlei Aufschlüsse.

Die besten Illustrationen findet man bei KARSTEN, LOTSY und THOMPSON; letzterer hat den wichtigen Umstand festgestellt, dass »in the development of the megasporangium the three envelopes arise in acropetal succession« (1916, S. 178). Es fehlt jedoch immer noch an Angaben über die Stellung der verschiedenen Organe unter sich u. a. m.; und da ein hiesiges Exemplar von *G. gnemon* kräftig blüht, nahm ich die Gelegenheit wahr, kontinuierliche Serien von Entwicklungsstadien einzusammeln, von denen die hauptsächlichsten durch die Fig. 35—43 veranschaulicht werden.

Der Achse A der jungen Blüte sitzen sehr früh zwei laterale Vorblätter, α u. β , auf (Fig. 35—36), — genau wie bei allen anderen *Gnetales*-Blüten. Am besten lassen sich α u. β an dem Querschnitt einer ganz jungen Blüte erkennen (Fig. 37); später verwachsen diese beiden Blätter gänzlich und bilden eine Hülle, die die Samenanlage in der Mitte der Blüte umgibt.

Die Blütenachse A wächst noch ein Stückchen weiter und entwickelt noch zwei Blätter. Das erstangelegte, untere (1) von diesen ist in den Figuren durch eine wagerechte Schraffierung gekennzeichnet; Blatt 2 ist dagegen getüpfelt. In allen Figuren 38—42 steht das Deckblatt D links, wo also auch die Vorderseite der Blüte zu finden ist.

Die Fig. 38—39 zeigen uns, dass Blatt 1 — im Gegensatz zu den beiden anderen *Gnetales*-Gattungen — an der Vorderseite der Blüte angelegt wird, genau wie Blatt 1 in der männlichen Blüte von *Gnetum*. Die Ränder von Blatt 1 erstrecken sich seitwärts, bis sie auf einander stossen und an der Rückseite von A verwachsen. Im Laufe der Weiterentwicklung der Blüte wird Blatt 1 zu der flaschenförmigen Hülle, die man »das äussere Integument«

nennt. Wegen der Form dieses Blattes trifft der Schnitt sowohl die Vorder- als auch die Rückseite des Blattes.

Das Längenwachstum des Stengels A findet schliesslich nach der Anlage eines letzten Blattes, Blatt 2, seinen Ab-

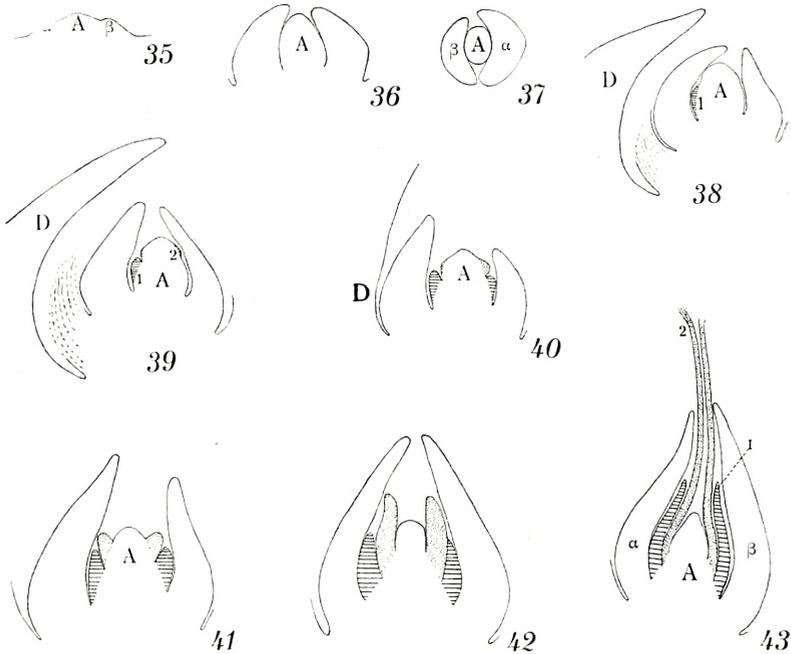


Fig. 35—43. *Gnetum gnemon*. Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte. Fig. 37, Querschnitt. Fig. 35—36 u. 38—43 Längsschnitte. Fig. 35—42, $\times 60$; Fig. 43, $\times 20$. A, Blütenachse; D, Deckblatt; α u. β , Vorblätter; 1, äusseres Integument; 2, inneres Integument (= Makrosporophyll).

schluss; letzteres ist von einem solchen Umfang, dass es bald die Stengelspitze wie ein ringförmiger Wall, in dessen Zentrum ein Makrosporangium (= Nuzellus) angelegt wird, umgibt.

Blatt 2 setzt durch eine interkalare Vegetationszone an seiner Basis sein Wachstum fort und wird zu einem flaschenförmigen Makrosporophyll, das den Nuzellus umschliesst und den Namen »inneres Integument« trägt.

Aus den Figuren 38—40 geht hervor, dass die erst-angelegte Spitze des Integuments an der Rückseite der Blüte steht und gegenständig zu Blatt 1 (dem äusseren Integument) ist. Diese beiden Blätter bilden also einen Zweiwirtel, der mit dem aus den Vorblättern bestehenden Wirtel alterniert. Die Blattstellung ist also die nämliche wie die in der männlichen Blüte und entspricht wiederum ungefähr derjenigen des vegetativen Sprosses (Fig. 1): Zwei alternierende Zweiwirtel.

Vergleicht man die männliche Blüte mit der weiblichen (Fig. 45—46), ist es von Interesse, sich die völlig verschiedenen Funktionen und Formen von Blatt 1 vor Augen zu führen: in der männlichen Blüte (Fig. 46) ist Blatt 1 als Blütenblatt, in der weiblichen (Fig. 45) dagegen als äusseres Integument entwickelt. Blatt 2 kann entweder ein Staubblatt (Fig. 46) oder ein Integument (Fig. 45) sein, welches also wiederum einen Beweis dafür liefert, dass das Integument ein ganzes Blatt (Makrosporophyll) ist.

5. Die *Gnetales*-Blüte im allgemeinen.

Ich habe im obigen den Versuch gemacht, so viele organogenetische Tatsachen herbeizubringen, dass ein Verständnis des Baus der *Gnetales*-Blüte ohne Zuhülfenahme von Hilfs-Hypothesen möglich ist. Zwecks Vergleich mit verwandten Koniferen und Angiospermen ist es praktisch und übersichtlich, jetzt Diagramme aufzustellen (vgl. Fig. 44—48).

Die einfachste Blüte (Fig. 44) besitzt nur drei Blätter; nämlich: α , β u. 1. Von diesen ist das oberste als Makrosporophyll (= Integument) entwickelt und von den zu einer krugförmigen Hülle verwachsenen α u. β umgeben. Dieses

Diagramm gilt für die weiblichen Blüten von *Ephedra* und *Welwitschia*.

Die Figuren 45—47 zeigen uns ähnlich gebaute Blüten, die von der dreiblättrigen *Ephedra*-Blüte hauptsächlich nur dadurch verschieden sind, dass sie vier Blätter haben. Von diesen vier Blättern: α , β , 1 u. 2 wird entweder das oberste (2 in den Fig. 45—46) oder das zweitoberste (1 in Fig. 47) zum Sporophyll. α u. β bilden auch hier eine Hülle um die inneren Organe der Blüte.

In der männlichen Blüte von *Gnetum* (Fig. 46) verwächst Blatt 1 mit α u. β und bildet eine Blütenhülle um das Sporophyll; in der weiblichen Blüte (Fig. 45) wird es dagegen röhrenförmig und erhält die Bezeichnung »äußeres Integument«. Dieses Diagramm gilt sowohl für die männliche (Fig. 46) als auch für die weibliche Blüte (Fig. 45) von *Gnetum* und ferner — in etwas abgeänderter Form — für die männliche Blüte von *Ephedra* (Fig. 47).

Die männliche Blüte von *Welwitschia* (Fig. 48) ist etwas anders gebaut als die übrigen *Gnetales*-Blüten und erinnert mit ihrer vierblättrigen Blütenhülle an die Angiospermen.

Weit grösseres Interesse hat jedoch — vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus gesehen — die weibliche Blüte. Wir können in aller Kürze die weibliche Blüte von *Gnetales* als eine kurze Achse, die eine von zwei oder drei sterilen Blättern umgebene, endständige Sammenanlage trägt, definieren.

Wie wir im obigen schon sahen, erörtern die verschiedenen Forscher sehr lebhaft, wie man diese 2—3 sterilen Blätter in der weiblichen Blüte von *Gnetales* bestimmen soll. Die vorhergehenden Untersuchungen ermöglichen uns aber jetzt eine wohlherwogene Stellungnahme zu den aufgestellten Theorien:

Erstens können α u. β (Fig. 44) keine Fruchtblätter sein; denn das Integument (1) wird auf keinem dieser Blätter angelegt, sondern an der Blütenachse, sitzt also einem

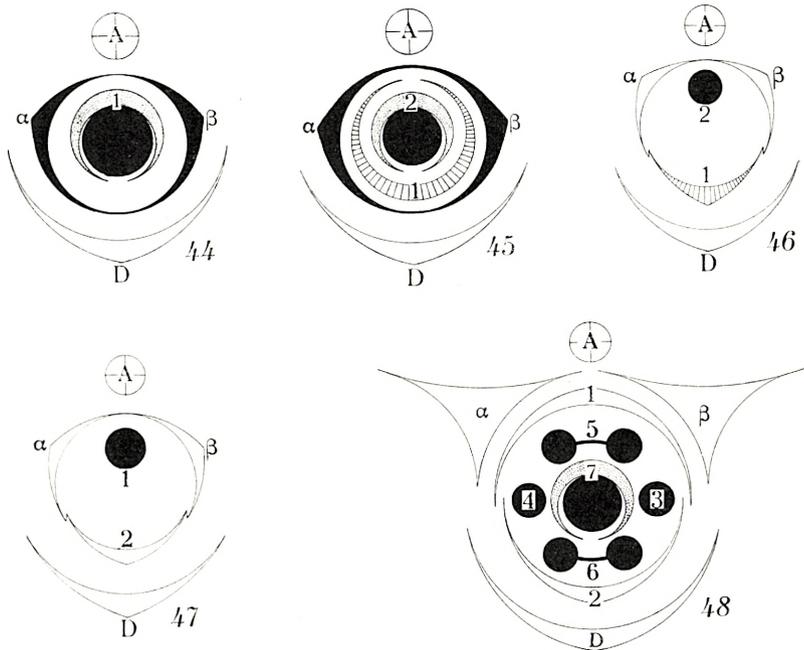


Fig. 44—48. Diagramme der *Gnetales*-Blüten. Fig. 44, weibliche Blüte von *Ephedra* und *Welwitschia*. Fig. 45, weibliche Blüte von *Gnetum*. Fig. 46, männliche Blüte von *Gnetum*. Fig. 47, männliche Blüte von *Ephedra*. Fig. 48, männliche Blüte von *Welwitschia*.

Die Hauptachse, A, trägt das Deckblatt, D, in dessen Achsel die Blüte steht. α u. β , die Vorblätter; auf diese folgend die übrigen Blätter der Blüte 1, 2 ... 7. Falsche Fruchtblätter, schwarz. Makrosporophylle, getüpfelt. Makrosporangien, grosse schwarze Kreise. Mikrosporophylle, kleine schwarze Kreise.

Stengel an. α u. β sind sterile Blätter, deren Bedeutung eine biologische ist: sie beschützen die Samenanlage und helfen später bei der Verbreitung der Früchte mit. α u. β haben also bei *Gnetum* dieselbe Funktion wie die drei fleischigen Blätter, die bei *Juniperus communis* die Samen

umschliessen. Wir werden deshalb einerlei Bezeichnung für die Blätter verwenden können, die in beiden Fällen — sowohl bei *Gnetum* als bei *Juniperus* — das sterile Involucrum bilden, und nennen sie: »Falsche Fruchtblätter« (oder »Fleischblätter«).

In den männlichen Blüten sind α u. β nicht fleischig, sondern hautartig und verwachsen mit Blatt 1, indem sie um das Staubblatt eine Hülle bilden, die infolge ihrer Konsistenz und Stellung als Blütenhülle zu bezeichnen ist. Wie man sieht, können homologe Blätter (α , β u. 1) verschiedene Funktionen und Bezeichnungen haben, je nachdem, ob sie einer männlichen oder einer weiblichen Blüte angehören.

Man kann $\alpha + \beta$ (Fig. 44) auch nicht als einen Arillus bezeichnen, denn sie werden nicht am Sporophyll (= Integument) angelegt, wie z. B. der echte Arillus bei *Taxus* (1933, Fig. 120b und 121b).

Wenden wir uns darauf Blatt 1 bei *Gnetum* zu (Fig. 45), so ist es augenfällig, dass es infolge seiner Anlage und Stellung ein ganzes Blatt und kein Arillus ist. Die Mehrzahl der neueren Forscher fassen Blatt 1 als ein äusseres Integument auf. Weiter unten wird ausführlicher dargetan werden, dass *Piper* ein äusseres Integument besitzt, das demjenigen von *Gnetum* homolog ist. Daraus ist aber nicht zwingend zu folgern, dass man mit allen äusseren Integumenten bei vielen der am höchsten entwickelten Angiospermen homologisieren darf; es hat vielmehr den Anschein, dass bei den letzteren das äussere Integument dem inneren Integument aufsitzt. Es ist daher ratsam, die Bezeichnung »äusseres Integument« einstweilen mit einer gewissen Behutsamkeit zu benutzen, bis man die Homologie des äusseren Integuments bei *Lilium* z. B. aufgeklärt hat.

6. *Piperaceae*.

Wir versuchten im obigen Paragraphen, den Bau der *Gnetales*-Blüten zu erforschen, zu dem Zwecke, Vergleiche mit eventuell verwandten Pflanzen vorzunehmen.

Es drängt sich uns deshalb nun die Frage auf: gibt es unter den primitivsten Angiospermen womöglich Arten, deren Blütenbau eine nähere Verwandtschaft mit *Gnetales* nahelegt?

In unseren Ermittlungen nach derartigen Verwandten könnten wir die einstweilige Arbeitshypothese aufstellen, dass die »falschen Fruchtblätter« bei *Gnetales* mit den »Fruchtblättern« bei gewissen Angiospermen homolog wären.

Gnetales sind durch eingeschlechtige Blüten mit einfächerigem Fruchtknoten und nur einer grundständigen, aufrechten, geradläufigen Samenanlage charakterisiert.

Diese kurze Definition sagt uns sofort, dass wir von *Ranales* als eventuellen Verwandten absehen können, da diese zweigeschlechtige Blüten mit mehreren, die Samenanlagen tragenden Karpellen besitzen.

Ausser *Ranales* zählt man auch *Apetalae* zu den primitivsten Angiospermen, eine Auffassung, die sicher richtig ist, da sie nicht nur von dem Bau der Blüte, sondern auch von palaeontologischen Funden gestützt wird. Ich unternahm daher eine ontogenetische Untersuchung der zu *Apetalae* gehörigen Gattungen, von denen lebendes Material zu meiner Verfügung stand. Bei *Betulaceae*, *Corylaceae* und *Cupuliferae* untersuchte ich den Bau und die Entwicklung des Gynoeceums bei allen allgemein angebauten Arten. Aber bei allen waren die Fächer des Fruchtknotens durch Scheidewände geteilt und enthielten ferner mehr als einen Samen, der nicht geradläufig war.

Die Gynoeceen der *Apetalæ* sind also verhältnismässig kompliziert gebaut und lassen sich anscheinend nicht direkt vom Gynoeceum bei *Gnetales* ableiten. Ich verzichtete deshalb vorläufig auf diese Pflanzen als Vergleichsobjekte und suchte weiter nach einem einfächerigen Fruchtknoten mit nur einer grundständigen, geradläufigen Samenanlage. Innerhalb der primitiven Angiospermen gibt es bekanntlich z. B. bei *Polygonales* und *Juglandales* ein Gynoeceum von so einfacher Art. Ich besorgte mir deshalb Serien von Entwicklungsstadien der mir erreichbaren Arten innerhalb der Familien: *Piperaceae*, *Juglandaceae* und *Myricaceae*, die sämtlich im Botanischen Garten in Kopenhagen gut vertreten waren.

Wir wollen unsere Untersuchung mit *Piperaceae* beginnen und sind in der glücklichen Lage, eine für jene Zeit vorzügliche Arbeit über die Organogenie der Blüte, nämlich die von SCHMITZ (1872) ausbeuten zu können. SCHMITZ hat aber, da ihm keine Mikrotom-Schnittserien zur Verfügung standen, mehrere wichtige Probleme nicht lösen können, z. B. Entwicklungsgeschichte und Deutung des Integuments. Aus diesem Grunde und auch, um mit eigenen Augen die Entwicklungsgeschichte der Blüte verfolgt zu haben, untersuchte ich einige wenige Arten der Gattungen *Peperomia* und *Piper*; ich werde im folgenden die Ergebnisse meiner Untersuchungen kurz referieren.

A. *Peperomia*.

(*P. metallica* LINDEN et RODIGAS und *P. peresciifolia* H. B. et K.).

Die Blüte entsteht als eine kurze, kegelförmige Achse (A) in der Achsel des Deckblattes D (Fig. 49, 55). Wie am

vegetativen Spross der Pflanze, so sind auch an A die beiden erstangelegten Blätter die transversal gestellten Vorblätter α u. β (Fig. 56), die später zu Mikrosporophyllen werden.

Auf α u. β folgen darauf zwei median gestellte Blätter (1 u. 2), von denen das untere (1) vorne und das obere (2) hinten in der Blüte steht (Fig. 51, 57, 58). Wie es aus den Figuren 51—52 hervorgeht, stehen 1 u. 2 der Spitze von A ganz nahe, ohne sie völlig zu verdecken. A setzt sein

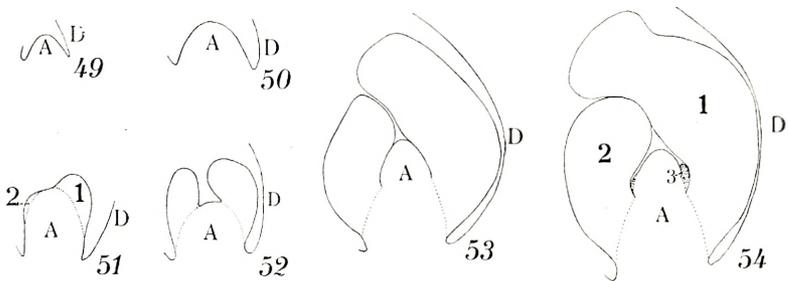


Fig. 49—54. *Peperomia metallica*. Entwicklungsgeschichte der Blüte. $\times 120$. Längsschnitte. D, Deckblatt; A, Blütenachse, welche die Blätter 1, 2 u. 3 trägt. 1 u. 2, falsche Fruchtblätter; 3, Makrosporophyll (= Integument). α u. β , Vorblätter (= Mikrosporophylle). Weitere Erläuterungen s. Text.

Wachstum in Länge und Breite fort (Fig. 53), und 1 u. 2 müssen Folge leisten und werden breit und dick; bald verwachsen sie zu einer krugförmigen Hülle, welche die Spitze von A umgibt und den Namen »Fruchtblätter« führt. Weiter unten werden wir sehen, dass diese »Fruchtblätter« in Wirklichkeit »falsche Fruchtblätter« sind.

Die Spitze der Blütenachse (A) steht frei zwischen den falschen Fruchtblättern (1 u. 2 in Fig. 54), und dass A den Charakter eines Stengels hat, tritt dadurch zu Tage, dass unterhalb ihrer Spitze noch ein Blatt (3) angelegt wird, welches bald ein ähnliches Aussehen wie die falschen Fruchtblätter gewinnt; es wird aber noch breiter

und umschliesst bald die Spitze der Blütenachse in der Gestalt eines ringförmigen Wulstes, in dessen Zentrum ein Makrosporangium (= Nuzellus) angelegt wird. Blatt 3 ist ein Makrosporophyll (= Integument); es steht entweder vorn (Fig. 54) oder hinten (Fig. 59) in der Blüte. Das Integument wird schliesslich krugförmig und schliesst das Makrosporangium ganz ein.

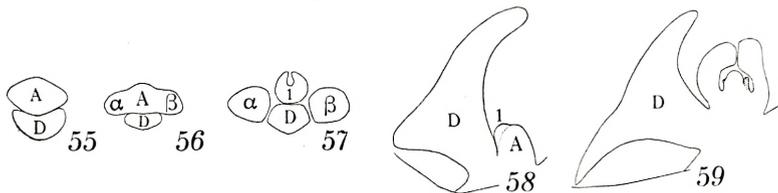


Fig. 55—59. *Peperomia peirescifolia*. Entwicklungsgeschichte der Blüte. Fig. 55, Querschnitt, $\times 120$. Fig. 56—57, Querschnitte, $\times 70$. Fig. 58—59, mediane Längsschnitte, $\times 70$. D, Deckblatt; A, Blütenachse; α u. β , Vorblätter (= Mikrosporophylle). 1, falsches Fruchtblatt. Fernere Erläuterungen s. Text.

B. *Piper*.

(*P. unguiculatum* Ruiz et Pav. und *P. obtusilimum* C. DC.).

Auch diese Gattung ist von SCHMITZ so gut untersucht worden, dass ich mich mit umstehenden Figuren begnügen kann, die nur als eine Ergänzung der Beobachtungen von SCHMITZ aufgefasst sein wollen. Während SCHMITZ die ersten Entwicklungsstadien der Blüte erkannt und richtig verstanden hat, so erlaubte ihm die Unzulänglichkeit seiner technischen Hilfsmittel nicht, die Entwicklungsgeschichte des Integuments zu verfolgen.

Der erstangelegte Teil der Blüte ist die Achse (A in Fig. 60); und wie bei *Peperomia* erscheinen bald unterhalb der Spitze von A 2 Vorblätter, α u. β , die sich zu Staubblättern entwickeln. Darauf folgt ein zwei- oder dreizähliger Wirtel von Blättern, die ebenfalls zu Staubblättern werden.

Und nun nimmt die Entwicklung des Gynoeceums ihren Anfang (Fig. 61), indem unterhalb der Spitze von A 2—3 »falsche Fruchtblätter« (F) angelegt werden, welche zu einer krugförmigen, die Spitze der Blütenachse umgebenden Hülle werden.

Die Spitze von A wächst noch etwas weiter und wird zu einem kegelförmigen Gebilde (Fig. 62), welches zwischen den falschen Fruchtblättern frei emporragt. (Die Fig.

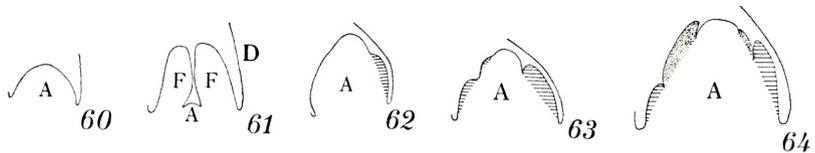


Fig. 60—64. *Piper unguiculatum*. Entwicklungsgeschichte der Samenanlage. Mediane Längsschnitte. A, Blütenachse; F, falsche Fruchtblätter. Das äussere Integument ist wagerecht schraffiert, das innere (= Makrosporophyll) getüpfelt. Vorderseite der Blüte rechts. Fig. 60, $\times 180$; Fig. 61—64, $\times 120$. Vgl. im übrigen den Text.

62—64 zeigen uns die Vorderseite der Blüte rechts; ich habe nur den Hohlraum des Fruchtknotens gezeichnet.)

An dieser zwischen den falschen Fruchtblättern sitzenden Stengelspitze entwickeln sich fernerhin noch zwei Blätter: das untere, an der Vorderseite der Blüte stehende von diesen (in den Fig. 62—64 wagerecht schraffiert) wird schnell so breit, dass seine Ränder auf einander stossen und verwachsen; bald wird das Blatt rohrförmig, umschliesst die Stengelspitze und trägt den Namen »äusseres Integument«.

In der Nähe der Spitze von A entsteht schliesslich das höchste und letzte Blatt der Blüte (in den Fig. 63—64 getüpfelt), dessen erstangelegte Spitze der Rückseite der Blüte aufsitzt. Dieses Blatt ist das innere Integument (Fig. 64), das eigentliche Makrosporophyll, indem an dessen Basis

(an der Stengelspitze) eine Makrospore (= Nuzellus) angelegt wird.

Ferner untersuchte ich *P. obtusilimum* C. DC. und *P. nigrum* L. und stellte eine Entwicklungsgeschichte fest, die derjenigen der eben untersuchten *P. unguiculatum* völlig entsprach. Da ferner meine Resultate mit denjenigen von SCHMITZ übereinstimmten, obwohl letzterer andere Arten

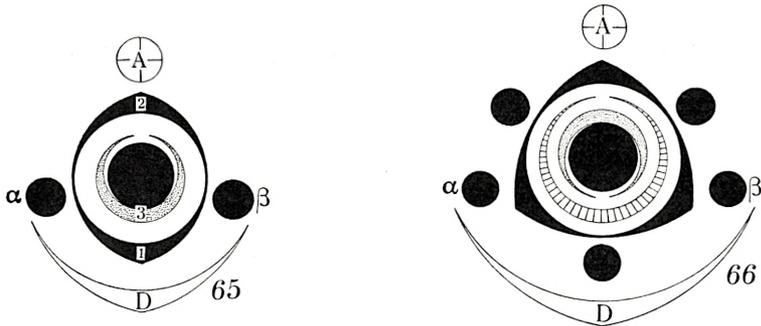


Fig. 65—66. Blütendiagramme von *Peperomia* (Fig. 65) und *Piper* (Fig. 66). *D*, Deckblatt. α u. β , Vorblätter (Staubblätter). Falsche Fruchtblätter (1 u. 2), schwarz. Äusseres Integument, schraffiert. Inneres Integument (= Makrosporophyll) getüpfelt. Kleine schwarze Kreise = Mikrosporophylle. Grosse schwarze Kreise = Makrosporangien.

untersuchte, lässt sich mit aller Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die hier gemachten Beobachtungen allgemeine Gültigkeit für die beiden untersuchten Gattungen beanspruchen dürfen. SCHMITZ untersuchte ausserdem die Mehrzahl der sonstigen zu den Piperaceen gehörigen Gattungen, die sämtlich zwei Integumente hatten.

Der Übersicht halber fassen wir die wichtigsten von den bei *Peperomia* und *Piper* gefundenen Merkmalen in Diagrammen zusammen (Fig. 65, 66 u. 94). Von grösster Bedeutung ist — in diesem Zusammenhang — der Bau des Gynoeceums. Die auffällige Ähnlichkeit einerseits zwischen den Fruchtknoten bei *Ephedra* (und *Welwitschia*, Fig. 44)

und *Peperomia* (Fig. 65), und andererseits zwischen den Gynoeceen von *Gnetum* (Fig. 45) und *Piper* (Fig. 66) liegt auf der Hand.

7. *Juglandales*.

Wie die Piperaceen, so hat auch diese Ordnung durch ihre seltsamen cytologischen Verhältnisse die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt. Jedoch geben die cytologischen Arbeiten auch des öfteren Aufschlüsse über die Entwicklungsgeschichte der Blüte im allgemeinen; so z. B. bei C. DE CANDOLLE (1862), PH. VAN TIEGHEM (1869), M. TREUB (1891), S. NAWASCHIN (1895), G. KARSTEN (1902), TH. NICOLOFF (1904—1905), M. KERSHAW (1909), M. BENSON and E. J. WELSFORD (1909) u. a.

Der Bau und die Entwicklungsgeschichte der Blüte sind demnach also recht eingehend erforscht, — ausgenommen eben die ersten Entwicklungsstadien des Integuments. Wir werden deshalb jetzt aus eigener Anschauung das Integument bei einigen der Arten untersuchen, von denen Entwicklungsstadien in zusammenhängenden Serien sich zuwebringen liessen.

A. *Myrica gale* L.

Die Blüte dieser Pflanze ist sehr einfach gebaut und ist vielleicht die primitivste und eine geologisch sehr alte weibliche Blüte bei den Angiospermen; sie ist deshalb für unsere Zwecke von allergrösster Bedeutung.

Sie wird wie bei allen obenbesprochenen Pflanzen angelegt und zwar als ein kurzer Stengel (A), an dessen Basis zwei transversalgestellte Vorblätter, α u. β (Fig. 67, 74) entstehen. In der Folge werden unterhalb der Spitze von A zwei medianständige falsche Fruchtblätter (F) angelegt; A ragt als kurzes Spitzchen frei und grundständig aus der

Höhlung des Fruchtknotens hervor, die von den falschen Fruchtblättern begrenzt wird.

Die Weiterentwicklung der Spitze von A veranschau-

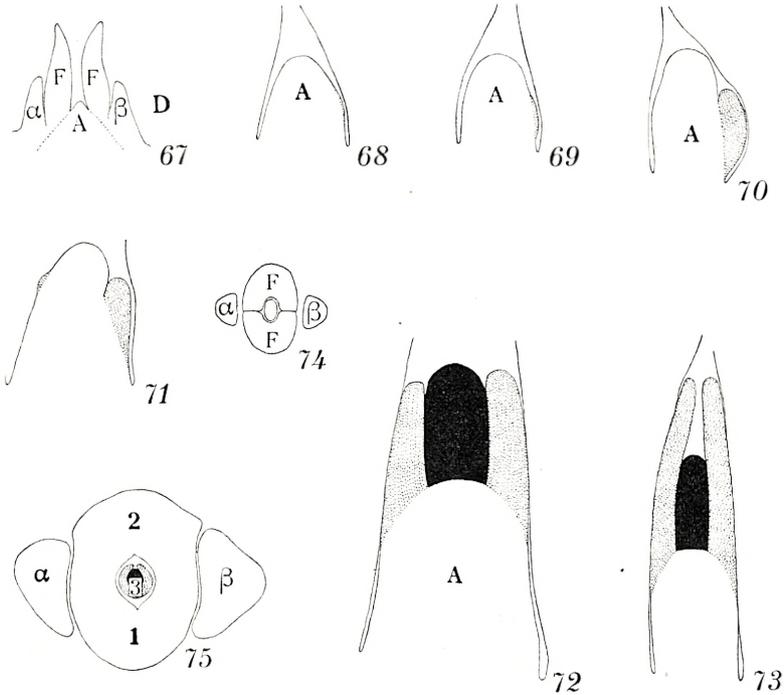


Fig. 67—75. *Myrica gale*. Entwicklungsgeschichte der Samenanlage. Fig. 67—71 u. 72—73, Längsschnitte. Fig. 74—75, Querschnitte. A, Achse der Blüte; α u. β , Vorblätter; F, falsche Fruchtblätter. Makrosporophyll (= Integument), getüpfelt; Makrosporangium, schwarz. Fig. 67 u. 73—75, $\times 60$; Fig. 68—72, $\times 120$. Vgl. Text.

lichen die Figuren 68—71. In sämtlichen vier Figuren befindet sich die Vorderseite der Blüte rechts. An der Stengelspitze wird noch ein Blatt angelegt; die früheste Anlage desselben bildet keinen ringförmigen Wulst um die Stengelspitze. Wie es aus den Figuren (68—71) deutlich hervorgeht, wird das Integument genau wie andere Blätter ange-

legt, und zwar als ein etwa halbmondförmiger Wulst (Fig. 75) unterhalb der Stengelspitze (Fig. 69, 70).

Das Integument dehnt sich indessen bald so stark aus, dass seine Ränder auf einander stossen und verwachsen; und bald ist die ganze Stengelspitze von dem nun scheidenförmigen Blatte umgeben (Fig. 72).

Darauf entwickelt sich an der Stengelspitze das Makrosporangium in üblicher Weise. Im Bestäubungsstadium ist die Mikropyle auffällig gross (Fig. 72), so dass der Pollenschlauch ungehindert zum Nuzellus hinabdringen kann.

B. *Juglandaceae*.

In dieser Familie besitzt die Blüte mehr Blätter als bei *Myrica*; jedoch ist das Gynoeceum in beiden Familien in den Hauptzügen gleichgebaut. Auch die verschiedenen Gattungen: *Pterocarya*, *Carya* und *Juglans* verhalten sich bezüglich der Entwicklungsgeschichte der Samenanlage gleich; ich werde mich deshalb an dieser Stelle mit der Darstellung der Anlage des Integuments bei *Pterocarya fraxinifolia* LAM. begnügen; von dieser Pflanze verschaffte ich mir gutes Material, indem ich im Frühjahr alle 10 Tage Einsammlungen vornahm.

Die falschen Fruchtblätter (F in Fig. 76) entwickeln sich wie üblich unterhalb der Spitze der Blütenachse (A), die kegelförmig zwischen die falschen Fruchtblätter emporragt.

Die früheste Anlage des Integuments (getüpfelt) zeigen uns die Fig. 77—81; sie sitzt der Rückseite der Blüte auf. (In Fig. 77 sieht man die Rückseite rechts, in Fig. 78 dagegen links.) Es erhellt aus den Figuren, dass die erste Anlage zum Integument — wie bei *Myrica* — kein Ringwulst, sondern eine etwa halbmondförmige, einseitige Blatt-

anlage (Fig. 79 u. 81) ist, die sich späterhin zu einem flaschenförmigen Integument (= Makrosporophyll) entwickelt, dessen Höhlung von dem an der Blütenachse endständigen Makrosporangium ausgefüllt wird (Fig. 82).

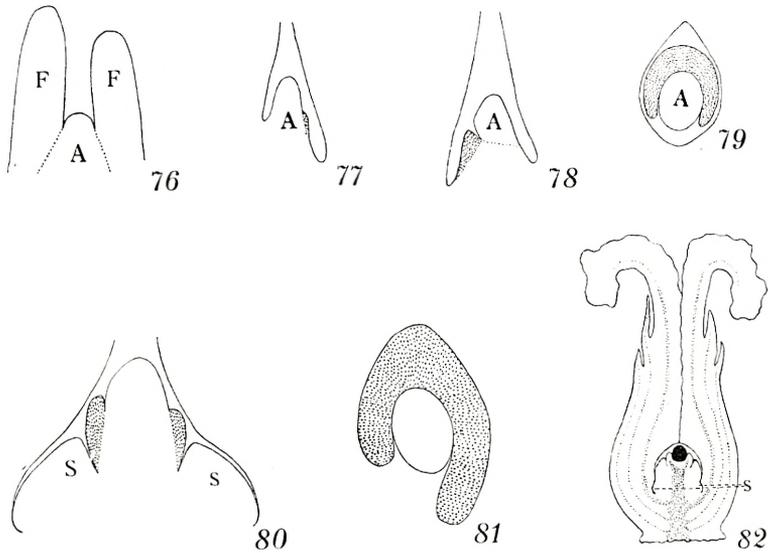


Fig. 76—82. *Juglandaceae*. Längsschnitte (Fig. 76—78, 80, 82) und Querschnitte (Fig. 79, 81) der ersten Entwicklungsstadien der Samenanlage. Fig. 76—80, *Pterocarya fraxinifolia*, $\times 60$. Fig. 81, *Carya microcarpa*, $\times 60$. Fig. 82, *Juglans cinerea*, $\times 5$. Makrosporophyll (= Integument), getüpfelt; Makrosporangium, schwarz. A, Blütenachse. F, falsche Fruchtblätter. S, falsche Scheidewände. Weitere Erläuterungen s. Text.

Die Stellung der Blütenblätter lässt sich leicht bestimmen; sie ist nicht in allen Blüten dieselbe. Da diese Verhältnisse aber schon eingehend von EICHLER beschrieben wurden, geben wir hier nur ein Diagramm von *Pterocarya* wieder, um uns zu vergegenwärtigen, wie das Gynoeceum gebaut ist, da dies für unsere Zwecke von grösster Bedeutung ist.

Betrachtet man die Diagramme in Fig. 83, 84, so sieht

man sofort, dass das Gynoeceum in seinem Bau demjenigen von *Piperaceae* entspricht. Namentlich weist das Diagramm von *Myrica* grosse Ähnlichkeit mit demjenigen von *Peperomia*, besonders aber auch mit denen der *Gnetales*-Blüten auf.

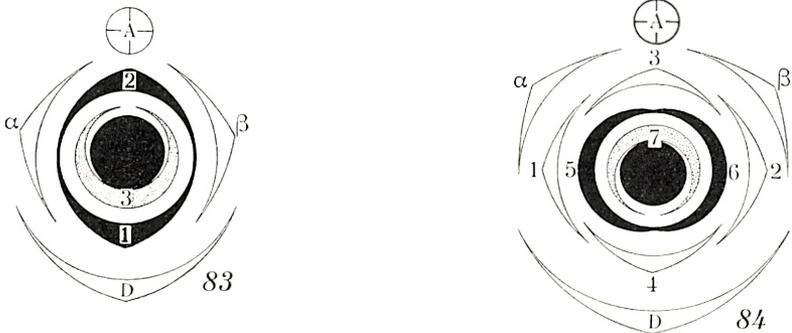


Fig. 83—84. Diagramme von *Juglandales*. Fig. 83, *Myrica gale*. Fig. 84, *Pterocarya fraxinifolia*. A, Achse. D, Deckblatt. α u. β , Vorblätter. Fal-sche Fruchtblätter, schwarz. Makrosporophyll (= Integument) getüpfelt. Makrosporangium, schwarz.

8. Phylogenetische Ergebnisse.

A. Die Koniferen.

Die vorausgehenden Erörterungen dienten dem Zweck der Beschaffung des wichtigsten Rohmaterials an Aufschlüssen, die uns den Unterbau eines phylogenetischen Vergleichs zwischen *Gnetales* und einigen primitiven Angiospermen liefern sollten. Es ist aber von Bedeutung, auch einige von den Koniferen, die den *Gnetales* am meisten ähneln, zu Vergleichszwecken heranzuziehen.

Zunächst müssen wir deshalb nach Koniferen suchen, wo die Blüte nur einen terminalständigen Samen besitzt. Solche sind: *Araucariaceae*, *Podocarpaceae*, *Taxaceae* und einige Arten aus der Gattung *Juniperus*. Von der Mehrzahl dieser Pflanzen sind die Blüten gut beschrieben, indem auch

LANFER (1933) eine umfassende Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der Koniferen-Blüten vorgenommen hat. LANFER'S Wahrnehmungen (nicht aber seine Deutungen) sind ungefähr dieselben wie die meinigen (1933).

Als Ausgangspunkt für einen Vergleich wählen wir eine der am wenigsten erforschten Arten innerhalb der Gattung *Juniperus*. Von den einsamigen Arten dieser in phylogenetischer Hinsicht überaus interessanten Gattung beschrieb schon PILGER (1926) eingehend *J. recurva*. Zu meiner Verfügung stand nur von einer einsamigen Art, und zwar von *J. virginiana*, reichliches lebendes Material; die ganz jungen Blüten, die ich einsammelte, liessen sich leicht, ohne Schnitte, bei geringer Vergrößerung untersuchen.

Von den bei *J. virginiana* festgestellten Diagrammen geben die nebenstehenden Fig. 87—92 die wichtigsten wieder. Die Fig. 85—86 zeigen uns ferner — vergleichshalber — zwei Blüten von *J. sabina*, die ich nach Mikrotomschnitten zeichnete.

Obleich alle Blüten von *J. virginiana* von demselben Baume stammen, sind sie doch sehr verschieden unter sich; besonders variiert die Zahl der Blütenblätter sehr. Aber allen Blüten gemeinsam war die terminale, einzelne Samenanlage, die von 1—4 falschen Fruchtblättern umgeben ist, d. h. von dicken, fleischigen, sterilen Blättern, die die Samenanlagen decken. Unter den falschen Fruchtblättern können dann wiederum einige wenige schuppenförmige Blätter sitzen (α u. β in den Fig. 91—92), deren Anzahl bei anderen *Juniperus*arten (z. B. bei *J. communis*, Fig. 117) eine so grosse (10—20) werden kann, dass man mit Recht die Bezeichnung »Blütenblätter« verwenden kann.

Ebenso wie die Seitensprosse aller übrigen Koniferen

beginnt auch die Blüte von *Juniperus* mit zwei transversalgestellten Vorblättern, α u. β . Von diesen können entweder eins (Fig. 85, 87) oder beide (Fig. 86) als Integument entwickelt sein. In anderen Blüten sind die Vorblätter steril und sind in dem Falle entweder als falsche Fruchtblätter (Fig. 88—90) oder als schuppenförmige Blütenblätter (Fig. 91—92) ausgebildet.

Eine solche Vergleichung der Blüten zeigt uns ausserdem, dass ein Integument mit einem ganzen Blatt (Makrosporophyll) homolog ist. Von den vorliegenden Blättern sind die Vorblätter (α u. β) wegen ihrer charakteristischen transversalen Stellung zu unterst in der Blüte am leichtesten zu identifizieren.

Für phylogenetische Zwecke interessiert jedoch eine Gegenüberstellung der *Juniperus*-Diagramme und der Diagramme anderer Koniferen und derjenigen von *Gnetales* und *Angiospermae* am meisten: denn es stellt sich dann heraus, dass Fig. 89 (*Juniperus*) ein Diagramm aufweist, das den oben (Fig. 44) von uns für *Ephedra* und *Welwitschia* festgestellten genau entspricht.

Ferner ist die in Fig. 90 für *Juniperus* gezeigte Stellung dieselbe wie bei *Araucariaceae* und *Podocarpaceae* (1933, Fig. 124), und sie ist wiederum (in etwas abgeänderter Form) bei *Piper* (Fig. 94) und *Gnetum* (Fig. 45) anzutreffen. In der Blüte der letzteren Pflanze ist nämlich Blatt 1 als äusseres Integument entwickelt, während dasselbe Organ bei *Araucaria* eine falsche »Ligula« war; schliesslich ist es bei *Podocarpaceae* als falsches Fruchtblatt entwickelt und gliedert sich dem »Epimatium« ein. (Nähere Aufschlüsse gibt meine Arbeit 1933, S. 36—47). Bei *Piper* (Fig. 66, 94) ist das Gynoeceum auf eine ähnliche Weise gebaut wie bei *Gnetum* (Fig. 45).

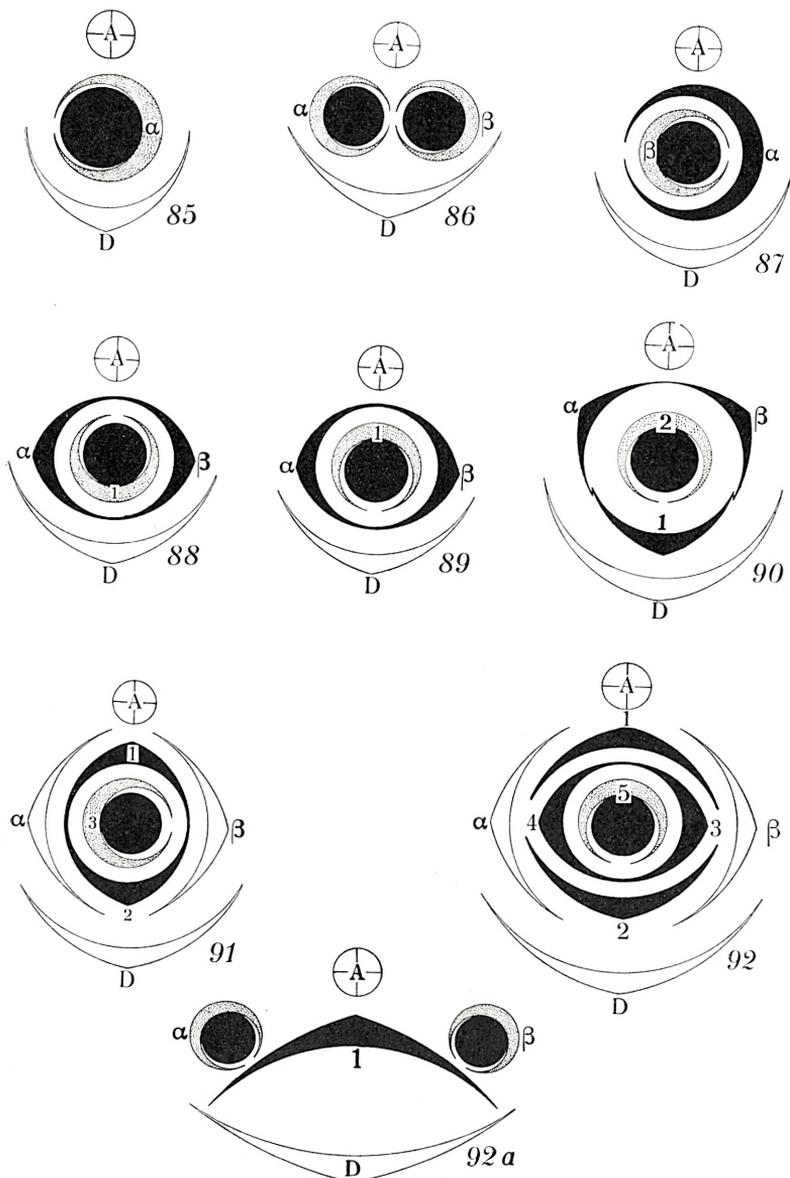


Fig. 85—92. *Juniperus*. Blütendiagramme. Fig. 85—86, *Juniperus sabina*. Fig. 87—92, *Juniperus virginiana*. A, Achse. D, Deckblatt. α u. β , Vorblätter der Blüte. 1—5, die übrigen Blätter der Blüte. Falsche Fruchtblätter, schwarz. Makrosporophylle (= Integumente), getüpfelt. Die Makrosporangien sind als schwarze, ausgefüllte Kreise gezeichnet. Vgl. im übrigen den Text. Fig. 92 a. Blütendiagramm von *Pinaceae*. Die Vorblätter, α u. β , sind als Makrosporophylle (= Integumente) entwickelt. 1, Zapfenschuppe (= falsches Fruchtblatt).

Ferner ist das in Fig. 91 dargestellte *Juniperus*-Diagramm beinahe identisch mit demjenigen der weiblichen Blüte von *Myrica* (Fig. 83) und dem des Gynoeceums von *Peperomia* (Fig. 65); und schliesslich zeigt uns Fig. 92 eine *Juniperus*-Blüte, die einen ähnlichen Bau aufzuweisen hat wie die Blüten von *Pterocarya* (Fig. 84) und *Juglans* (EICHLER 1878, Fig. 14).

Das Hauptergebnis eines Vergleiches der in einem Diagramm ausdrückbaren Merkmale ist also dies, dass zwischen gewissen Blüten von Koniferen, *Gnetales* und primitiven Angiospermen eine überaus grosse Ähnlichkeit besteht.

Indessen ist zu betonen, dass Diagramme ja nicht alle Eigenschaften der Blüte, die für die Systematik von entscheidender Bedeutung sind, zum Ausdruck bringen können. Der Wert der Diagramme erleidet also eine gewisse Einschränkung, die besonders, was die Stellung des Integuments betrifft, Gültigkeit hat; und die nunmehr vorliegende Frage lässt sich kurz so ausdrücken:

Wird das Integument 1) an den falschen Fruchtblättern (F) oder 2) am Stengel (der Blütenachse A) angelegt?

Der Beantwortung dieser Frage ist grosse Bedeutung beizumessen, denn wenn der Same einem Blatte aufsitzt, ist er wahrscheinlich homolog mit dem Samen von z. B. *Cycas* oder *Pisum*. Sitzt das Integument aber einem Stengel an, ist es wahrscheinlich homolog mit einem ganzen Blatte.

Was die Koniferen betrifft, habe ich schon früher (1933) zu zeigen versucht, dass das Integument hier immer an einem Stengel angelegt wird und mit dem Sporophyll von *Lycopodiales* homolog ist. Zur fernereren Veranschaulichung

dieser Auffassung sei an dieser Stelle noch auf *Juniperus communis* verwiesen; die Fig. 111—112 zeigen uns mit aller Deutlichkeit, dass die Integumente (I) nicht an den falschen Fruchtblättern (F), sondern lateral an der äussersten Spitze der Blütenachse angelegt werden. Dementsprechend empfängt die Samenanlage ihre Leitbündel aus der Achse (A) und nicht aus den falschen Fruchtblättern. Dass das Organ, dem die Integumente bei *Juniperus* aufsitzen, tatsächlich ein Stengel ist, beweist der Umstand, dass der Stengel oft sein Wachstum fortsetzt und sowohl Blätter als neue Samenanlagen hervorbringen kann (1933, Fig. 111—113).

B. *Gnetales*.

Im obigen haben wir schon nachzuweisen versucht, dass auch bei *Gnetales* das Integument der Spitze der Blütenachse aufsitzt, wie es bei einsamigen *Juniperus*-Arten und *Taxus* der Fall war, und von falschen Fruchtblättern umgeben ist, die in Gestalt einer krugförmigen Hülle den Samen umschliessen.

Im allgemeinen kommt man nach einer Vergleichung der respektiven Gynoeceen zu dem Resultat, dass *Gnetales* sich den einsamigen Koniferen sehr eng anschliessen; und von diesen stehen sie wiederum *Juniperus* am nächsten, weil diese Gattung die am stärksten entwickelte Hülle von falschen Fruchtblättern besitzt, die bei den Koniferen überhaupt anzutreffen ist.

Nach beendeter Blütezeit schliesst sich der falsche Fruchtknoten sogar ganz um die Samen — sowohl bei *Gnetales* als auch bei *Juniperus* —, die man also nach Beendigung dieses Stadiums mit Recht als Angiospermen bezeichnen könnte.

Mit *Juniperus* und *Myrica* verglichen sind die *Gnetales* dadurch gekennzeichnet, dass das Integument (Fig. 43) sehr lang ist; seine Spitze ragt als ein feines Rohr, welches den Pollen auffängt, über die enge Mündung des falschen Fruchtknotens hinaus. Die Bildung dieses Integument-Rohres ist indessen ein sekundäres Phänomen, indem es sich aus einer interkalaren Vegetationszone durch die Basis des Integuments entwickelt und bei anderen Pflanzen nicht anzutreffen ist. Wenn man nach *Gnetales*-Verwandten sucht, muss man die Frage deshalb so abfassen: wie würde eine *Gnetum*blüte ohne dieses Integumentrohr aussehen? Die Antwort liegt auf der Hand; denn wenn das Integument von *Gnetum* ebenso lang wie (oder ein wenig länger als) der falsche Fruchtknoten wäre, so hätte die Blüte denselben Bau wie die der einsamigen *Juniperus*. — Wenn das Integument bei *Gnetum* dagegen kürzer wäre, so müsste die Blüte den Pollen mit den falschen Fruchtblättern auffangen, und eine derartige »*Gnetum*« müsste gegebenenfalls zu den Angiospermen gezählt werden und zwar zu derselben Ordnung wie die *Piperaceen* (Fig. 94), wo man oft weibliche Blüten vorfindet, die wie diejenigen von *Gnetum* gebaut sind, — nur dass bei *Piper* die Integumentverlängerung fehlt.

Die Griffel sind bei *Peperomia* und *Gnetum* sehr kurz. Nach der Pollination stirbt das Integumentrohr bei *Gnetales* ab, der Fruchtknoten schliesst sich und ist also von nun an »angiosperm«!

Um die enge Verwandtschaft zwischen *Gnetales* und Angiospermen noch mehr zu verdeutlichen, betonen wir des weiteren folgende Merkmale:

Erstens ist zu bemerken, dass das äussere Integument von *Gnetum* (Fig. 43) nicht die dem inneren eigentümliche

Verlängerung besitzt; letzteres ist offensichtlich der alleinige Grund dazu, dass die Pflanze ihre »Gymnospermie« hat bewahren können.

Das äussere Integument bei *Gnetum* entspricht, was Stellung, Bau und Entwicklungsgeschichte betrifft, völlig demjenigen bei *Piper*; und bei *Peperomia* (Fig. 65) ist das Gynoeceum in den Hauptzügen wie die weibliche Blüte bei *Ephedra*, *Welwitschia* (Fig. 44) und *Myrica* (Fig. 83) gebaut.

Hält man sich in einem indischen Urwald auf, wo *Piper* und *Gnetum* frei wachsen, erstaunt man über die grosse habituelle Ähnlichkeit zwischen diesen beiden Pflanzen, die im System durch eine tiefe Kluft getrennt sind. Denn steht man nur so weit ab, dass man die Blüten mit blossem Auge nicht deutlich erkennen kann, stellt man sich unwillkürlich die Frage, ob man *Piper* oder *Gnetum* vor sich habe.

Schliesslich soll uns Fig. 93 einen höchst interessanten Umstand veranschaulichen, der übrigens schon längst sowohl bei *Gnetum* (THOMPSON T. II, Fig. 14 u. 15) als bei *Ephedra* (STRASBURGER, T. 16, Fig. 53 u. T. 17, Fig. 16) festgestellt und bildlich dargestellt wurde. Es gibt nämlich an der Spitze der falschen Fruchtblätter (aber nicht an den anderen Teilen derselben) zahlreiche lange Papillen, die aus den haarförmig verlängerten Epidermiszellen gebildet sind (Fig. 93). Diese Papillen sind genau so gebaut wie die Narbenpapillen bei den Angiospermen, sie sitzen der Spitze der falschen Fruchtblätter an entsprechenden Stellen an, und ich deute deshalb die Spitze der falschen Fruchtblätter bei *Gnetum* als eine primitive Narbe.

Auf alle Fälle wäre es von Bedeutung, die verschiedenen *Gnetum*- und *Ephedra*-Arten in der Natur zu beobachten, ob es vielleicht bei irgendeiner Art gelingen möchte nachzuweisen, dass der Pollen von den Papillen des falschen

Fruchtknotens aufgefangen wird und möglicherweise dort keimen kann. Denn in dem Falle gäbe es also innerhalb der *Gnetales* eine Angiosperme.

Vielleicht könnte man den Pollen auch zum Keimen bringen, wenn man ihn auf künstlichem Wege auf die Narbenpapillen bei *Gnetum* oder *Ephedra* überführte. Das wäre

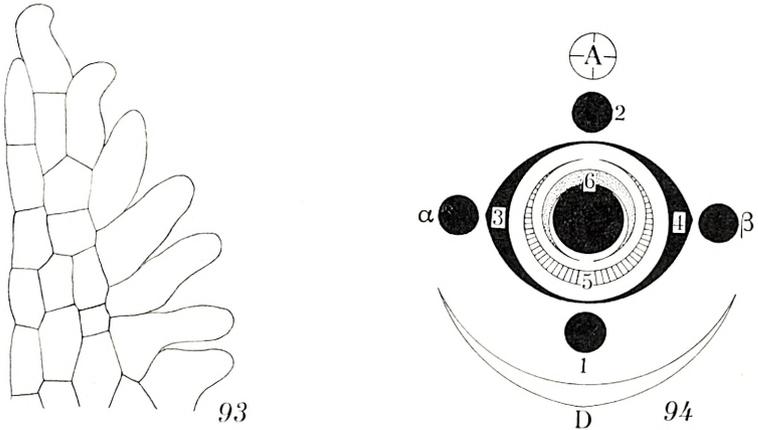


Fig. 93. Narben-Papillen von der Spitze eines falschen Fruchtblattes von *Gnetum gnemon*. $\times 360$.

Fig. 94. Diagramm einer zwittrigen Blüte von *Piper obtusilimum*. α u. β , Vorblätter. α , β , 1 u. 2, sind Blätter, die als Mikrosporophylle entwickelt sind. 3 u. 4, falsche Fruchtblätter. 5, äusseres Integument. 6, Makrosporophyll (= Integument).

bei frei in der Natur wachsenden Pflanzen jedenfalls zu untersuchen.

Ein besonderes Interesse darf ferner die männliche Blüte von *Welwitschia* beanspruchen, weil diese in der Mitte eine isolierte Samenanlage aufweist. Sie ist also morphologisch (aber nicht funktionell) zwittrig, lässt sich jedoch nicht unmittelbar mit einer zwittrigen Angiospermenblüte homologisieren, da sie der falschen Fruchtblätter entbehrt.

Welchem Organ sitzt denn diese sonderbare Samenanlage von *Welwitschia* an? Nach der gewöhnlichen (aber falschen) Auffassung werden die Samenanlagen ja von den unmittelbar unter ihnen stehenden Blättern getragen, die nach Analogieschlüssen von *Cycas* als echte Fruchtblätter gedeutet werden müssten. Wendet man jedoch die Auffassung auf die männliche Blüte von *Welwitschia* an, so müsste die Samenanlage dieser Pflanze zu einem Staubblatt gehören und diesem aufsitzen; letzteres müsste also zugleich Mikrosporophyll und Makrosporophyll sein. Auch die Entwicklungsgeschichte beweist indessen, dass diese *Cycas*-Analogie falsch ist.

Übrig bleibt folglich nur die Möglichkeit, dass die besprochene Samenanlage der Blütenachse ansitzt, welches denn auch durch eine direkte Beobachtung bestätigt wird. Mit andern Worten: das Integument sitzt einem Stengel an und ist ein ganzes Blatt — wie bei den Koniferen und den im vorgehenden untersuchten Angiospermen (*Myrica* z. B.).

C. Angiospermen.

Kehren wir nun wieder zu den hier untersuchten Angiospermen zurück, so müssen wir zunächst die Frage zu beantworten suchen: Sitzt das Integument den sogenannten »falschen Fruchtblättern« oder der Blütenachse auf?

Die Beantwortung dieser Frage bedingt wiederum unsere Stellungnahme zu dem Problem, als was eine Angiospermen-Samenanlage eigentlich zu bestimmen sei: Ein Problem, welches schon im vorigen Jahrhundert von den grossen Morphologen jener Zeit eifrig erörtert wurde, ohne dass es bis auf den heutigen Tag jedoch gelungen wäre, eine befrie-

digende Lösung zu finden. — Die verschiedenen Auffassungen vom morphologischen Wert der Integumente sind schon oft in literarischen Übersichten zusammengestellt worden, z. B. bei EICHLER (1875, S. 43—45) und in neuerer Zeit von DE HAAN (1920) und NEUMAYER (1924). Wir verweisen deshalb auf diese Verfasser und erwähnen nur, dass die Integumente im Laufe der Zeiten auf fast jede irgendwie denkbare Weise erklärt worden sind, und zwar als: ganze Blätter (ČELAKOVSKÝ, STRASBURGER, 1872), Blattabschnitte, Trichome, Diskusbildungen, Farn-Indusia und Organe »sui generis«. In neuester Zeit neigt man gewöhnlich dazu, die Integumente als mit den Indusien bei den Farnen homolog aufzufassen, eine Auffassung, die namentlich auf Analogien nach Cycadeen und *Hydropteridales* beruht.

Jedoch trugen schon mehrere der älteren Forscher (z. B. EICHLER) der Möglichkeit Rechnung, dass die Samenanlagen bei verschiedenen Pflanzen auch verschiedenen Wert haben könnten. Da auch ich mich zu der letzteren Auffassung bekenne, werde ich nicht den Versuch einer Verallgemeinerung wagen, sondern vorerst nur die Integumente bei den drei im obigen untersuchten Angiospermenfamilien betrachten. Und als Ausgangspunkt einer kritischen Erwägung der Anlage und Stellung der falschen Fruchtblätter und des Integuments benutzen wir zunächst die obigen Figuren von *Peperomia* (Fig. 49—59).

Die Figuren 49, 50 u. 55 zeigen uns, dass die Achse (A) der älteste (erstangelegte) Teil der Blüte ist. Wir wenden unsere Aufmerksamkeit besonders der äussersten Spitze von A zu; denn hier entstehen die Blätter. Fig. 58 stellt die sehr junge Anlage zu einem der falschen Fruchtblätter (1) dar; man sieht deutlich, dass Blatt 1 lateral an A steht, welches wiederum besagt, dass die äusserste Spitze von A

von der Anlage des falschen Fruchtblattes nicht verdeckt oder »verbraucht« ist. Etwas Ähnliches trifft für das darauf folgende falsche Fruchtblatt (2 in Fig. 51) zu: weder 1 noch 2 verdecken die Stengelspitze.

In den Figuren bezeichnet die getüpfelte Linie die ungefähre Grenze des Stengels; diese Grenzlinie ist auf Grundlage eines Vergleichs mit der Form des ganz jungen Stengels, bevor dieser noch Blattanlagen trug (Fig. 49, 50), gezeichnet. Zwischen den beiden falschen Fruchtblättern (Fig. 52) sitzt die äusserste Spitze des Stengels A. Und es verhält sich also so, dass dieser (A) die falschen Fruchtblätter trägt, und nicht umgekehrt. Die Spitze von A, wo später die Samenanlage zur Entwicklung gelangt, ist deshalb kein Auswuchs an den »nach innen gebogenen Rändern« der falschen Fruchtblätter (wie man oft behauptet) —, sondern eine Stengelbildung. Diese freie Spitze (»Funiculus«) von A, die in den Fig. 52—53 zwischen den falschen Fruchtblättern sitzt, war vor den letzteren da und kann kein Auswuchs an einem Organ sein, das erst später entsteht.

Dass erwähnter Funiculus ein Stengel ist, erhellt ferner aus dem Verlauf der Leitbündel, den uns der in Fig. 82 dargestellte Längsschnitt durch eine weibliche Blüte von *Juglans* zeigt. Um den schwarz gezeichneten Nuzellus herum sieht man das junge Integument, welches seine Leitbündel nicht aus den falschen Fruchtblättern (die an den Narben erkennbar sind), sondern aus dem unmittelbar unterhalb der Samenanlage stehenden Funiculus empfängt.

Des weiteren zeigt Fig. 82 deutlich, dass die Leitbündel der Samenanlage nicht von den falschen Fruchtblättern her kommen, sondern eine direkte Verlängerung des Leitgewebes in der Blütenachse bilden.

Auch bei *Piperaceae* und *Myrica* ergibt eine Untersuchung, dass die Leitbündel der Samenanlage nicht aus den falschen Fruchtblättern kommen, sondern auch hier eine Fortsetzung der Stele in der Blütenachse bilden.

Wir können hieraus den Schluss ziehen, dass der Funiculus (bei *Juglandales* und *Piperaceæ*) eine direkte Fortsetzung der Blütenachse ist. An diesem Stengel wird das Integument in derselben Weise wie andere Blätter angelegt, und zwar als ein halbmondförmiger Wulst an der einen Seite der äussersten Spitze der Achse, welches sich deutlich an den Fig. 68—71, 75 und 77—79 erkennen lässt.

Da die Samen also nicht den sogenannten »Fruchtblättern« aufsitzen, ist es falsch, diese Bezeichnung zu benutzen, da dieselbe eine Homologisierung mit den echten Fruchtblättern von z. B. *Cycas*, *Caltha* (THOMAS) und *Pisum* nahelegen würde. Ich entscheide mich daher für die Bezeichnung »falsche Fruchtblätter« für derartige sterile Blätter, deren Aufgabe nur die rein biologische ist, die Samen zu decken oder bei der Verbreitung derselben zu dienen.

Die zuverlässigste Weise, sich über den Bau eines Angiospermen-Gynoeceums Gewissheit zu verschaffen, wäre jedoch eine Zerteilung der Blüte in die Blätter, aus denen sie zusammengesetzt ist. Und in dieser Beziehung sind wir nun in der glücklichen Lage, dass eine derartige Zerteilung durch künstliche, operative Eingriffe ganz überflüssig ist. Sie ist nämlich schon besorgt, und zwar von der Natur selbst, die z. B. *Myrica* allen irgendwie erwünschten »Experimenten« unterworfen hat, die auf die schönste Weise uns darüber aufklären, was ein Gynoeceum in Wirklichkeit

ist: man braucht nur die Verteilung der Geschlechter in den Blüten zu untersuchen.

Ich habe ein reiches Material von Serienschnitten durch mehrere Hunderte von Blüten (von *Myrica*) aller Entwicklungsstadien zu meiner Verfügung gehabt. Und die Untersuchung dieser Schnitte ergab rücksichtlich des Geschlechtes der Blüte die in den Fig. 95—100 dargestellten Resultate.

Bei den meisten *Myrica*-Individuen war die Mehrzahl der Blüten entweder rein männlich (und wie in Fig. 100 dargestellt gebaut), oder rein weiblich (Fig. 95). Aber bei einer genaueren Untersuchung wird es sich beinahe immer herausstellen, dass es von dieser Regel zahlreiche Ausnahmen gibt:

So stellen z. B. die Fig. 96—99 Diagramme von männlichen oder zwitterigen Blüten von Pflanzen dar, wo die anderen Blüten sämtlich weiblich waren. Die männlichen Blüten der weiblichen Individuen treten bald in kleinerer, bald in grösserer Zahl auf; sie können entweder besonderen Zweigen aufsitzen, oder verteilt an der Spitze des Kätzchens oder an dessen Basis sitzen; oder auch können sie anscheinend ungeordnet auftreten.

Zuweilen gibt es sogar beiderlei Geschlechtsblätter in derselben Blüte (Fig. 96—97); ein derartiger Fall gibt uns denn zugleich Aufschlüsse über die Entstehung einer zwitterigen Blüte.

Die Blätter in der Blüte sind immer in der Zahl von 4—5 da. Und jedes Blatt lässt sich leicht durch seine höchst charakteristische Stellung identifizieren; denn die Vorblätter (α u. β) sind transversalgestellt, und mit ihnen alternieren die folgenden Blätter (1 u. 2); Blatt 1 steht median nach vorn, Blatt 2 median nach hinten. Gibt es noch ein

Blatt (Blatt 3), so steht dieses im Diagramm vorne über Blatt 1.

Beobachten wir nun den »Umschlag« der weiblichen Blüte in eine mehr oder weniger ausgesprochen männliche Blüte, so können wir feststellen, welchen Wert die einzelnen Teile des Gynoeceums besitzen; denn die weibliche Blüte wird dann in andere morphologische Einheiten und zwar Staubblätter (oder sterile Schuppenblätter), deren Blattwert sich kaum bezweifeln lässt, umgewandelt.

Fassen wir nun die Fig. 95—100 näher ins Auge, so ist zunächst darauf aufmerksam zu machen, dass Fig. 95 uns das Diagramm einer typisch weiblichen und Fig. 100 dasjenige einer typisch männlichen Blüte zeigt. Die übrigen Diagramme stellen Übergangsformen dar.

Betrachten wir nun zunächst die Vorblätter (α u. β), so ersieht man, dass diese bald sterile Schuppenblätter, bald Staubblätter sind; diese Organe sind folglich homolog.

Blatt 1 und Blatt 2 können 1) als falsche Fruchtblätter (Fig. 95—97), 2) als Staubblätter (Fig. 98, 100) und 3) als sterile Schuppenblätter (2 in Fig. 99) entwickelt sein. Diese drei Organe sind also nur verschiedene Ausgestaltungen desselben Grundorgans (eines Blattes).

Am interessantesten ist jedoch Blatt 3 (in allen Figuren getüpfelt): vergleicht man eine rein weibliche Blüte (Fig. 95) mit einer typisch männlichen (Fig. 100), so ergibt es sich, dass Stellung und Zahl der Blätter die gleichen sind; es ist also ein leichtes, die Blätter in den Blüten zu homologisieren. In der weiblichen Blüte (Fig. 95) ist Blatt 3 als Integument entwickelt und umschliesst den Nuzellus; die Blätter 1 u. 2 sind falsche Fruchtblätter. In der männlichen Blüte dagegen sind Blatt 1 u. 2 als Staubblätter entwickelt; diese Blüte besitzt kein Makrosporangium, aber seltsamerweise

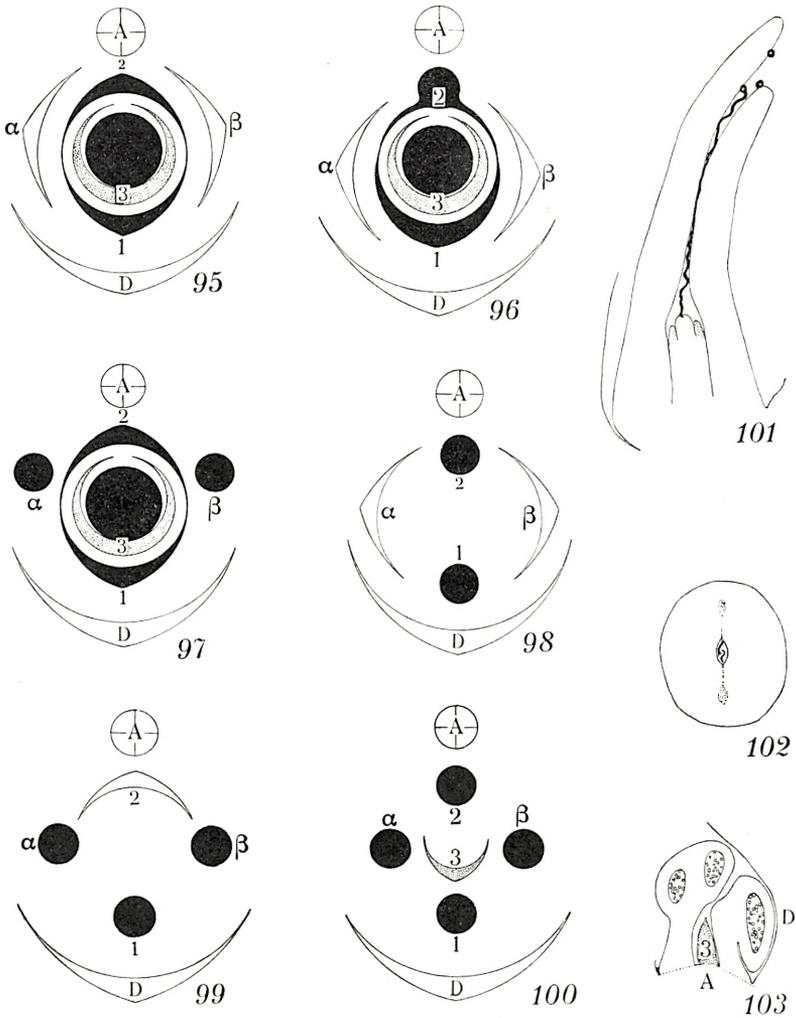


Fig. 95—103. *Myrica gale*. Fig. 95—100, Blüten-Diagramme. Fig. 95, typische weibliche Blüte. Fig. 96, weibliche Blüte, deren Griffel in eine Anthere endigte. Fig. 97, zwittrige Blüte. Fig. 98, männliche Blüte mit zwei Blütenhüllblättern. Fig. 99, männliche Blüte mit einem Blütenblatt. Fig. 100, typische männliche Blüte. Fig. 101, Längsschnitt durch eine weibliche Blüte mit Pollenschläuchen im Griffelkanal, $\times 50$. Fig. 102, Querschnitt des Griffels mit Pollenschläuchen, $\times 60$. Fig. 103, Längsschnitt durch eine männliche Blüte, zeigt uns das dem Integument homologe Blatt (3), $\times 60$. A, Achse; D, Deckblatt; α , β , 1, 2 u. 3 Blütenblätter. Mikrosporophylle, kleinere schwarze Kreise. Falsche Fruchtblätter, schwarz; Integumente, getüpfelt. S. im übrigen den Text.

ist Blatt 3 dennoch da. Falls nun das Integument (Blatt 3) in der weiblichen Blüte sich auf einem der »Fruchtblätter« entwickelt hätte, so müsste für Blatt 3 in der männlichen Blüte etwas Ähnliches der Fall sein; man müsste also erwarten, dass das rudimentäre Integument (3) in der männlichen Blüte Blatt 1 oder Blatt 2 aufsässe. Dass es sich indessen keineswegs so verhält, zeigt uns ein Längsschnitt durch eine männliche Blüte (Fig. 103). Ich habe viele Längs- und Querschnittserien von sowohl männlichen als weiblichen Blüten genau untersucht und stellte fest, dass in den meisten Fällen an der Vorderseite der Spitze der Blütenachse ein oft recht grosses Schuppenblatt (3) stand. In einigen Fällen fehlte aber Blatt 3, und die Blütenachse endete als eine nackte Warze zwischen den Staubblättern.

Wir dürfen hieraus den Schluss ziehen, dass das Integument der weiblichen Blüte (3 in Fig. 95) infolge seiner Stellung an der Blütenachse mit dem Schuppenblatt (3) an der Spitze der Achse der männlichen Blüte homolog ist (Fig. 100 u. 103).

Aus dem obigen geht also hervor, dass ein Vergleich zwischen der weiblichen (Fig. 95) und der männlichen Blüte (Fig. 100) uns in anschaulicher Weise erklärt, wie das Gynoeceum von *Myrica* aus Blättern an einem kurzen Stengel aufgebaut ist.

Vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus ist es von besonderem Interesse, dass das Integument ein Blatt ist. Und wir sind dann zu demselben Resultat gekommen wie bei der Betrachtung des Integuments in der männlichen Blüte von *Welwitschia*, das ebenfalls ein Blatt war.

Wir haben nun den Bau des Gynoeceums bei den Koniferen (*Juniperus*) und *Gnetales* untersucht und die dort vorgefundenen Verhältnisse mit dem Gynoeceum bei einigen

als Beispiele gewählten Angiospermen verglichen. Und das Hauptergebnis dieses Vergleichs ist denn dies, dass die angeführten — für die höhere Systematik so bedeutungsvollen — Merkmale im wesentlichen beiden Pflanzengruppen, die doch nur als entfernt verwandt aufgefasst werden, gemeinsam sind.

Es drängt sich uns deshalb die Frage auf, mit welchem Recht denn die höhere Systematik so scharf zwischen Gymnospermen und Angiospermen unterscheidet. Diese Frage können wir praktisch auch so ausdrücken: welche wesentlichen Unterschiede bestehen zwischen Gymnospermen und Angiospermen?

Im folgenden werden wir diese Frage zu beantworten suchen. Um aber nicht zu voreilig zu generalisieren, halten wir uns einstweilen nur an die wenigen Pflanzen, die in der vorliegenden Arbeit und in der Arbeit über die Koniferen (1933) untersucht wurden.

Die nebenstehenden Figuren (104—110) sollen uns veranschaulichen, dass die besprochenen Pflanzengruppen doch in gewissen Punkten von einander abweichen; und wir werden nun den phylogenetischen Wert dieser Merkmale prüfen.

Zunächst besteht ein Unterschied mit Hinblick darauf, welches von den Organen der Blüte den Pollen auffängt:

1. Der Nuzellus (in Fig. 104—106 schwarz) kann so stark verlängert sein, dass er sowohl über das Integument (in den Fig. getüpfelt) als auch über die falschen Fruchtblätter, die in den Fig. 104—106 schwarz gezeichnet sind und ganz zu äusserst sitzen, hinausragt. So verhält es sich bei *Araucaria* und einigen Podocarpaceen (NORÉN, 1908). Der Pollen wird nicht immer vom Nuzellus selber, sondern oft von einem der ihn umgebenden Blätter (z. B. bei *Araucaria*

von der falschen »Ligula«) aufgefangen, von wo aus denn die Pollenschläuche zum Nuzellus hinwachsen.

2. Die Spitze des Integuments funktioniert als Narbe (Fig. 105) und überragt die es umgebenden falschen Fruchtblätter. Dies ist bei *Gnetales* und der Mehrzahl der Koniferen der Fall.

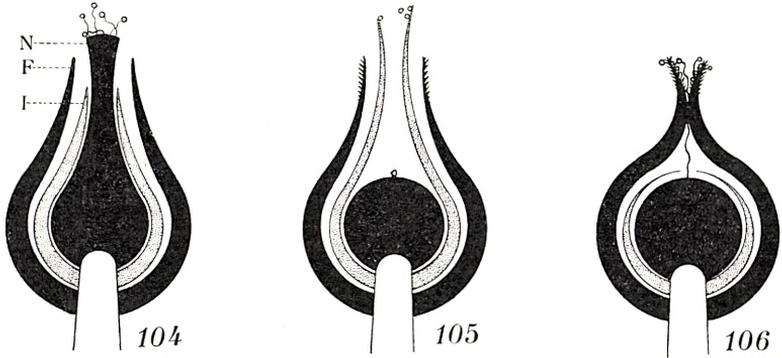


Fig. 104—106. Schematische Längsschnitte durch Blüten, den Weg des Pollens zum Nuzellus zeigend. Bei *Araucaria* (Fig. 104) keimt der Pollen oft ausserhalb der Blüte, er wird von dem verlängerten Nuzellus aufgefangen. Bei den Koniferen und den *Gnetales* (Fig. 105) funktioniert die Spitze des Integuments als Narbe. Bei *Myrica* (Fig. 106) u. a. wird der Pollen von der Spitze der falschen Fruchtblätter aufgefangen, wächst aber nur durch atmosphärische Luft. Nuzellus (N), schwarz; Integument (I) getüpfelt; falsche Fruchtblätter (F), schwarz.

3. Bei den Angiospermen fangen die falschen Fruchtblätter mit ihrer Spitze (Stigma) den Pollen auf (Fig. 106) und sind zu diesem Zwecke mit Papillen ausgerüstet. Die Pollenschläuche bohren sich meistens durch das lebende Gewebe der falschen Fruchtblätter, die oft die luftdicht eingeschlossnen Samenanlagen gänzlich umschliessen.

Von diesen allgemeinen Regeln gibt es jedoch verschiedene Ausnahmen, die auf interessante Weise veranschaulichen, wie die phylogenetische Verbindung zwischen Gymnospermen und Angiospermen aufzufassen ist.

Erstens ist — wie schon oben erwähnt — zu betonen, dass die Spitze der falschen Fruchtblätter bei sowohl *Ephedra* als *Gnetum* wie die Narbe bei den Angiospermen gebaut und mit Narben-Papillen versehen ist (Fig. 93, 105). Man könnte deshalb mit Recht behaupten, dass es bei den *Gnetales* eine Narbe gäbe. Jedoch harrt die Funktion dieses Organs noch einer experimentalen Untersuchung.

Bei keinen Gymnospermen wächst der Pollenschlauch durch lebendes Gewebe, um das Makrosporangium zu erreichen, und er wächst nur durch Räume, die mit atmosphärischer Luft gefüllt sind.

Aber auch für mehrere Angiospermen trifft etwas Ähnliches zu, welches die Figuren 101, 102 u. 106 veranschaulichen, die den Weg des Pollenschlauchs von der Narbe zum Nuzellus bei *Myrica* darstellen.

Myrica (Fig. 101) ist ein Beispiel einer Angiosperme, deren Fruchtblätter nicht ganz verwachsen sind (wie bei *Reseda* u. a.); aber in der Achse des Griffels gibt es einen ganz schmalen Zentralkanal, der dem Pollenschlauch, der auf diesem Wege zum Nuzellus hinabdringt, eben Raum genug gewährt. Der Kanal ist mittels Längs- (Fig. 101) und Querschnitte (Fig. 102) durch den Griffel leicht nachzuweisen. Erst wenn der Pollenschlauch hindurchgekommen ist, schliesst sich der Griffelkanal.

Genau genommen ist *Myrica* also erst nach der Bestäubung angiosperm; vorher könnte man sie berechtigterweise als gymnosperm bezeichnen, da der Nuzellus mit der Atmosphäre in direkter Verbindung steht und der Pollenschlauch nur durch die Atmosphäre zu ihm gelangt.

Auch mehrere andere Angiospermen besitzen einen derartigen Griffelkanal (NEUMAYER). Z. B. habe ich *Ericales*

untersucht (HAGERUP, 1928, S. 20) und festgestellt, dass auch bei diesen Pflanzen die Pollenschläuche — ganz wie bei *Myrica* — nur durch den Griffelkanal zu den Samenanlagen gelangen.

Betrachten wir nun die Gymnospermen, so ist es ja wohlbekannt, dass z. B. *Juniperus* bis zur Befruchtung zwar gymnosperm ist; jedoch haben die falschen Fruchtblätter ungefähr dieselbe Länge wie die Integumente und umschliessen diese als eine krugförmige Hülle.

Nach der Befruchtung ist *Juniperus* dagegen angiosperm (Fig. 115), indem die falschen Fruchtblätter verwachsen und die Spitzen der Samen verdecken; genau wie bei den Angiospermen bilden sie eine zusammenhängende luftdichte Hülle um die Samen.

Bei *Gnetales* (Fig. 43) ist die obere Öffnung der falschen Fruchtblätter noch enger als bei *Juniperus* (Fig. 114). Selbst im Stadium der Bestäubung ist der Griffelkanal so eng, dass die äusserst feine Mikropylenröhre nur eben passieren kann; aber der Nuzellus sitzt ganz unten am Boden des falschen Fruchtknotens.

Gnetales haben also nur dank eines sekundären Gebildes, wie die Mikropylenröhre es ist, ihre Gymnospermie bewahren können. Gesetzt den Fall, sie verlören ihre Mikropylenröhre und benutzten statt dessen die Narbe, so wäre diese Blüte ebenso gebaut wie eine eingeschlechtige *Piper* oder *Myrica*, und der nur sehr kleine Schritt zu den Angiospermen hinüber wäre getan.

Einer der wichtigsten Unterschiede zwischen Gymnospermen und Angiospermen ist also auf die Frage reduziert, ob sich der falsche Fruchtknoten etwas früher oder später schliesst, und ob das Makrosporophyll etwas kürzer oder etwas

länger als die umgebenden Blätter ist; also auf relative Grössenunterschiede der Art, die man in der höheren Systematik nicht in Erwägung zieht. Warum sollen sie denn in diesem Falle so wichtige Merkmale ausmachen, dass sie eine tiefe Kluft zwischen Gymnospermen und Angiospermen bedingen?

Es bestehen noch ein paar kleine Unterschiede und zwar mit Hinblick darauf, bis zu welchem Grade das Integument um das Makrosporangium geschlossen ist, oder — was auf eins hinauskommt — bezüglich der Grösse und Schiefheit der Mikropyle.

Diese Unterschiede sind mittels der Figuren 107—110 — Schemata, die nach der vorliegenden Arbeit und der von 1933 entnommenen Figuren gezeichnet sind — zum Ausdruck gebracht. In sämtlichen Figuren ist der grösste Durchmesser der Mikropyle als getüpfelte Linie gezeichnet.

Fig. 107 zeigt, dass das Makrosporophyll (= Integument) bei *Selaginella* (vgl. 1933, Fig. 133—137) noch ganz offen ist, oder dass nur dessen Basis das Sporangium (= den Nuzellus) umschliesst. Die Mikropyle erstreckt sich also fast von der Spitze des Integuments bis zu dessen Basis.

Bei *Ephedra* (Fig. 12, 108) ist die Mikropyle immer noch sehr schief, und die Spitze des Sporophylls wird deutlich früher angelegt als der untere Rand der Mikropyle. Die erste Anlage des Integuments ist deshalb von ausgesprochen halbmondförmiger Gestalt ebenso wie bei anderen Blättern (Fig. 11).

Die Schiefheit der Mikropyle (Fig. 109) ist nur gering bei der Mehrzahl der Koniferen (1933, Fig. 50). Leichter lässt sich die Schiefheit bei *Gnetales* feststellen (Fig. 17—19); und auch bei den in dieser Arbeit untersuchten primitiven Angiospermen war noch deutlich zu erkennen, dass der

eine Rand des Integuments früher als der andere zur Anlage kommt und der Stengelspitze lateral als ein Blatt ansitzt (vgl. z. B. die Fig. 62—63, 68—71 u. 77—79).

Bei *Myrica* (Fig. 101) ist die Mikropyle im Befruchtungsstadium so gross, dass das Makrosporangium in seiner ganzen Breite daraus hervorragt. Bei anderen Angiospermen (Fig. 110) ist die Mikropyle meistens sehr eng, aber bisweilen lässt sich doch eine Schiefheit feststellen.

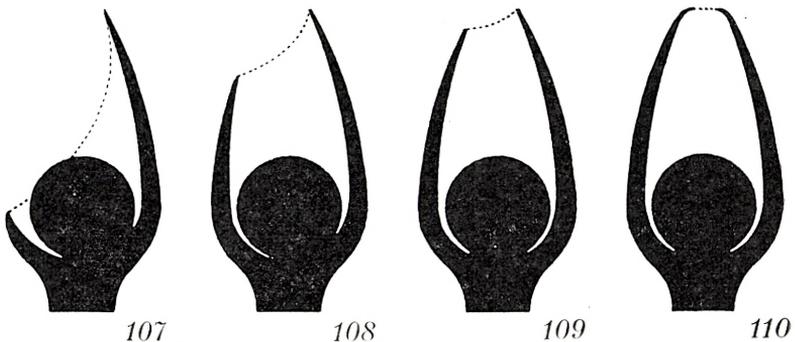


Fig. 107—110. Schematische Längsschnitte durch Makrosporophylle von *Selaginella* (Fig. 107), *Ephedra* (Fig. 108), *Coniferae* (Fig. 109) und gewissen Angiospermen (Fig. 110). Die getüpfelte Linie bezeichnet den grössten Durchmesser der Mikropyle. Fernere Erläuterungen s. Text.

Mit anderen Worten: es gibt alle möglichen Übergangsformen von dem fast ganz offenen Sporophyll von *Selaginella* zum fast geschlossenen, scheidenförmigen Integument der Angiospermen.

Der Nuzellus steht nur bei *Lycopodium* (1933, Fig. 129) ganz draussen am Sporophyll, während er bei gewissen *Selaginella*-arten (1933, Fig. 130, 131) teilweise auf den das Sporophyll tragenden Stengel »hineinverschoben« ist. Bei anderen *Selaginella*-arten (1933, Fig. 132) hat der Nuzellus das Sporophyll fast ganz »verlassen« und ist stengelständig wie bei den Koniferen (Fig. 128) und den im obigen

untersuchten Angiospermen. Bei *Ephedra* jedoch (Fig. 12) sitzt der Nuzellus mit dem einen Rand noch deutlich dem Sporophyll (= Integument) auf.

Der Umstand, dass der Nuzellus einem Stengel aufsitzen kann, schliesst daher eine Homologisierung des Integuments bei *Myrica* z. B. mit dem Sporophyll bei den *Lycopodiales* keineswegs aus; eine Auffassung, die wiederum dadurch gestützt wird, dass dieser stengelständige Nuzellus topographisch auf ganz bestimmte und sehr charakteristische Weise im Verhältnis zum Integument orientiert ist.

9. Verwandtschaft mit anderen Angiospermen?

Im vorhergehenden wurde der Versuch gemacht, eine phylogenetische Linie von den Koniferen (*Juniperus*) über *Gnetales* zu gewissen einsamigen Angiospermen nachzuweisen.

Jedoch sind es ja nur wenige Angiospermen, deren Gynoeceum nur einen aufrechten und geradläufigen Samen enthält; und die nächste Frage ist denn die, ob noch andere — und gegebenenfalls welche — Angiospermen zum erwähnten Verwandtschaftskreise gehören.

Eine auch nur annähernd erschöpfende Beantwortung dieser Frage würde aber eine spezielle, umfassende Arbeit mit Untersuchungen aller verschiedenen Gynoeceotypen der Angiospermen erfordern. Eine derartige Untersuchung geht jedoch weit über den Rahmen der vorliegenden Arbeit hinaus. Ich möchte nur zum Schluss, um meine Darlegungen gewissermassen abzurunden, in aller Kürze andeuten, dass wahrscheinlich auch andere Angiospermen sich der von *Juniperus* ausgehenden phylogenetischen Linie (Phylum) angliedern; ich betone aber ener-

gisch, dass die folgenden Bemerkungen in keiner Weise den Anspruch erheben, irgendwie etwas Erschöpfendes über diese Frage zu sagen; es sind nur Fingerzeige, die einer kommenden Untersuchung den Weg angeben möchten.

Zu diesem Zwecke ist es zunächst von Bedeutung festzustellen, welche Gynoeceentypen es in dem von uns als primitiv angesehenen Material — *Coniferae*, *Gnetales*, *Piperaceae* und *Juglandales* — gibt.

Denn bei vielen von den Angiospermen, mit denen Vergleiche angestellt werden sollen, gibt es ja ganz anders gebildete Gynoeceen, die besonders insofern abweichen, dass sie 1) mehr als einen Samen, 2) Scheidewände und 3) im Fruchtknoten zentral- oder parietalständige Samenanlagen enthalten. Gibt es denn solche Merkmale in dem Material, das unseren Ausgangspunkt bildet?

Einige dieser Probleme finden ihre Lösung, wenn wir zu dem phylogenetisch wichtigsten von allen hier untersuchten Typen, nämlich *Juniperus*, zurückkehren. Die nebenstehenden Figuren veranschaulichen einige der wichtigsten Entwicklungsstadien der drei- bis sechssamigen *Juniperus communis*. (In sämtlichen Figuren 111—116 sind die Integumente (I) getüpfelt, die Blütenachse (A) wagrecht schraffiert und die falschen Fruchtblätter weiss.)

Fig. 111 deckt deutlich den wichtigen Umstand auf, dass die Integumente (I) von *Juniperus* nicht den falschen Fruchtblättern (F), sondern als typische Blattanlagen der Blütenachse (A) aufsitzen.

Die Form dieser Achse (A) ändert sich während der weiteren Entwicklung der Blüte in sehr charakteristischer und interessanter Weise, wie es die nebenstehenden Fig. 111—115, in denen A wagrecht schraffiert ist, veranschaulichen.

Ursprünglich ist A (Fig. 111) ein länglicher, kegelförmiger Stengel, dessen Spitze frei zwischen den falschen Fruchtblättern (F) emporragt; da er die Samenanlagen trägt, kann man ihn als eine Plazenta bezeichnen.

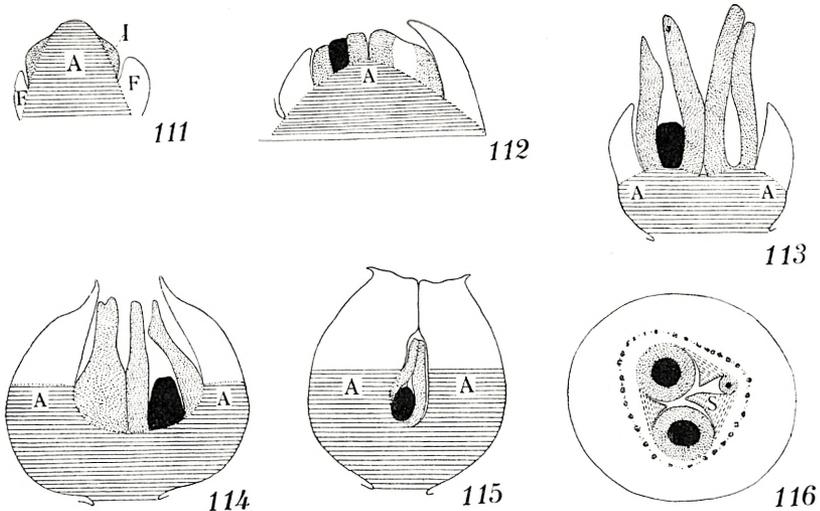


Fig. 111—116. *Juniperus communis*. Längsschnitte (Fig. 111—115) und Querschnitt (Fig. 116) die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte veranschaulichend. Makrosporophylle (= Integumente), getüpfelt. Makrosporangien, schwarz. Falsche Fruchtblätter (F), weiss. Stengel (A), wagerecht schraffiert. Fig. 111—112, $\times 50$. Fig. 113—114, $\times 20$. Fig. 115—116, $\times 8$. Fig. 111 erhellt, dass die Integumente nicht den falschen Fruchtblättern (F), sondern dem Stengel (A) ansitzen. Die Integumente sitzen ursprünglich (Fig. 111) einer mittelständigen Säule auf, welche später (Fig. 114—115) die Gestalt ändert und zum Stengelkrug des Fruchtknotens wird.

Sobald die Integumente (I) angelegt sind, stellt A sein Längenwachstum im axilen Teil des Vegetationspunktes ein; aber das Wachstum in die Breite wird fortgesetzt (Fig. 112), und in der Peripherie wächst die Blüte ferner ein wenig in die Länge.

Das Ergebnis dieses interessanten Wachstumsprozesses

wird, dass die Stengelspitze, die ursprünglich kegelförmig war (Fig. 111), bald ungefähr wagerecht »abgeschnitten« erscheint (Fig. 113), dann aber eine krugförmige Gestalt (Fig. 114, 115) annimmt, in ähnlicher Weise wie der Stengel, der bei *Quercus* die Frucht umschliesst.

Das will also besagen, dass die ältere *Juniperus*-Frucht aus zwei verschiedenen Teilen besteht (Fig. 115): unten sitzt 1) der Stengelkrug, der an seinem Rande 2) die falschen Fruchtblätter trägt. Die Grenze zwischen dem Stengelkrug und den falschen Fruchtblättern kann nicht genau bestimmt werden; man weiss nur, dass sich der Stengel jedenfalls bis zu dem Punkte erstreckt, wo die Integumente ansitzen, vielleicht aber noch höher hinauf.

Das Entstehen dieses sonderbaren Stengelkruges steht vielleicht damit in Verbindung, dass das Längenwachstum der Achse an dem Punkte gehemmt wird, wo die Samenanlagen die zentralen Teile des Vegetationspunktes zu decken, während die Ränder ihr Wachstum ungehindert fortsetzen. Dieser Prozess mag an die Art und Weise erinnern, wie ein toter Astknorren an einem Baumstamm von dem umgebenden lebenden Gewebe überwuchert werden kann. Oder man kann den Stengelkrug in seinem Entstehen und seiner Gestaltung 1) mit dem krugförmigen Stengel, der die Karpellen bei *Rosa* trägt, oder 2) mit dem in den um- oder oberständigen Blüten oder 3) schliesslich mit dem in den Blütenständen von *Ficus* parallelisieren.

Während die Blütenachse von *Juniperus* diese merkwürdigen Änderungen durchgemacht hat, haben selbstredend die Samenanlagen, die diesem Stengel ansitzen, ihre Stellung in entsprechender Weise ändern müssen. Dies erhellt deutlich aus den Figuren. So zeigt uns Fig. 111,

dass die Integumente ursprünglich einer zentralständigen Plazenta (d. h. der Spitze der Blütenachse) aufsitzen; aber in dem Masse, als der Stengelkrug ausgeformt wird, »verschieben sich« die Samenanlagen auf solche Weise, dass sie zuletzt parietal stehen.

Zugleich ersieht man, dass der Same in der vollentwickelten Frucht nicht mehr genau orthotrop ist (Fig. 115), sondern seine Gestalt derart geändert hat, dass er allmählich campylotrop (oder anotrop) geworden ist.

Ferner veranschaulicht Fig. 116 noch etwas bei *Juniperus*, welches den Gedanken auf die höheren Angiospermen lenkt: am Boden des Stengelkruges haben sich kurze, falsche Scheidewände entwickelt, die zwischen die Samen hinein wachsen und also unter dem Medianplan der falschen Fruchtblätter stehen.

Noch auffälliger wird die Ähnlichkeit zwischen den *Juniperus*blüten und gewissen Angiospermen, wenn man den interessanten Fund von zwitterigen Blüten, den RENNER in einem *Juniperus communis*-Bestand machte, in Erinnerung bringt; RENNER konstatierte, dass 2—3 Wirtel der unmittelbar unter dem Gynoeceum stehenden Blätter als Mikrosporophylle entwickelt sein konnten. Nach den Angaben RENNER's und eigenen Beobachtungen habe ich das umstehende Diagramm (Fig. 117) gezeichnet. Man bekommt ganz unmittelbar einen Eindruck davon, bis zu welchem Grade gewisse Diagramme von Angiospermen an das Diagramm von *Juniperus* erinnern; *Juniperus* ist augenscheinlich diejenige von allen jetzt lebenden Koniferen, die *Gnetales* und den Angiospermen am nächsten steht. Und sie steht ihnen sehr nahe.

Das herangezogene Material ist ausserdem sehr gut geeignet, Aufschlüsse darüber zu geben, wie die für die Mehrzahl der höheren Angiospermen so charakteristische zwittrige Blüte entstanden sein kann:

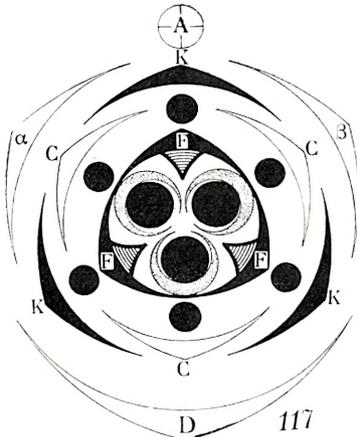


Fig. 117. *Juniperus communis*. Diagramm einer Zwitterblüte. Die Staubblätter (kleine schwarze Kreise) sind nach RENNER'S Angaben gezeichnet. D, Deckblatt; A, Achse; α , β , Vorblätter; K, Kelch; C, Krone; F, falsche Fruchtblätter. Makrosporophylle (= Integumente), getüpfelt. Falsche Scheidewände, schraffiert.

Wir untersuchten im obigen einige der primitivsten Blüten, die wir überhaupt kennen. Und sowohl bei Koniferen, *Gnetales* als auch *Juglandales* waren die Blüten typisch eingeschlechtig und entbehrten reduzierter Blätter des anderen Geschlechts.

Wenn aber ausnahmsweise zwittrige Blüten auftreten, so entstanden dieselben nicht dadurch, dass neue Blätter in der Blüte angelegt wurden; sondern sie entstanden dadurch, dass einige der typisch zur Blüte gehörenden Blätter sexuell umdeterminiert wurden. Bei *Juniperus* (Fig. 117) waren es

neutrale Blätter, die männlich wurden; und dasselbe war bei *Myrica* der Fall (Fig. 95—100).

Bei *Piperaceae* bildet Zwitterigkeit nicht mehr die Ausnahme, sondern ist zu einem normalen Phänomen geworden. Ganz unmittelbar verständlich ist die einfach gebaute Blüte bei *Peperomia* (Fig. 65), wo die Vorblätter, die sich wegen ihrer transversalen Stellung leicht identifizieren lassen, schon Staubblätter sind.

In dem vorliegenden Falle ist Zwitterigkeit also eine sekundäre Erscheinung, die nicht in Übereinstimmung mit den »Pseudanthien-Theorien« (von KARSTEN (1918) und WETTSTEIN) auftritt, obwohl diese Forscher eben von abnorm zwitterigen *Gnetales*blütenständen ausgehen.

Damit ist vielleicht jedoch nicht ganz ausgeschlossen, dass in anderen Pflanzengruppen zwitterige Blüten aus dicht an einander gedrängten Blüten entstanden sein können (z. B. bei *Euphorbia*); zwingende Beweise hierfür liegen jedoch noch nicht vor, und einstweilen muss man sich dieser Theorie gegenüber abwartend verhalten. Ich glaube nicht, dass die Pseudanthien-Theorien richtig sind.

Unter welchen Angiospermen ist denn die von den Koniferen ausgehende phylogenetische Linie zu verfolgen?

Wir haben schon auf *Piperaceae* und *Juglandales* hingewiesen. Bei *Juglandaceae* (aber nicht bei *Myrica*) besitzt die Frucht bekanntlich in der Mehrzahl der Fälle vier Scheidewände. Da dieselben — wie in den Fig. 80, 82 dargestellt — nicht an den Fruchtblättern, sondern am Funiculus angelegt werden, sind es falsche Scheidewände und vertreten nicht »die nach innen gebogenen Ränder der Fruchtblätter«. KARSTEN hält dafür, dass einige von den Scheidewänden in Wirklichkeit selbständige Blätter sein könnten; eine Möglichkeit, die näher zu untersuchen ist. Vielleicht könnte es sich herausstellen, dass noch viele andere der falschen Scheidewände bei den höheren Angiospermen bei einer eingehenden Untersuchung sich als selbständige Blätter oder Organe »sui generis« an der Innenseite des Stengelkruges entpuppen. Man kann also sehr wohl den eventuellen Nachkommen der Koniferen unter den mit einem mehrfächerigen Fruchtknoten ausgerüsteten Angiospermen nachforschen, indem vorlie-

gende Scheidenwände nicht ohne weiters als »die nach innen gebogenen Ränder der Fruchtblätter« gedeutet werden können, wenn sie auch unmittelbar unterhalb der Stelle sitzen, wo die Ränder der falschen Fruchtblätter »auf einander stossen«.

Ferner darf man — auf Grund eines Vergleichs mit *Juniperus* (Fig. 111—116) — diese eventuellen Verwandten sowohl unter Pflanzen mit Gynoeceen mit zentralständiger Plazenta (z. B. *Caryophyllaceae* und *Primulaceae*) als auch bei solchen mit parietalständigen Samen (z. B. *Parietales*) suchen. Auch von *Sympetalae* darf man nicht absehen, denn bei *Gnetales* ist die männliche Blüte sympetal.

Es hat den Anschein, dass wir gezwungen werden könnten, unsere Auffassung des Gynoeceums gewisser Angiospermen stark abzuändern, indem wir folgende Möglichkeiten in Rechnung ziehen müssen:

1) Die Basis des Fruchtknotens kann aus einem Stengelkrug bestehen, dessen randständige Blätter die Griffel sind, und der an der Innenseite Sporophylle (= Integumente + Funiculi) trägt; und

2) Die Scheidewände können falsch sein (ev. Organe sui generis), indem sie nicht »die nach innen gebogenen Ränder der Fruchtblätter« vertreten, obwohl sie die Samenanlagen tragen können. Dass sich tatsächlich zuweilen ein Stengelkrug am Boden des Gynoeceums bei gewissen höheren Angiospermen vorfindet, zeigt uns z. B. *Mesembryanthemum*, deren Fruchtknoten eingehend untersucht worden ist (vgl. EICHLER 1878, Fig. 46). Bei einigen Arten dieser Gattung ist die Plazenta 1) anfangs konisch und zentralständig; später ist ihre Spitze 2) ungefähr wagerecht abgeschnit-

ten und nimmt darauf 3) die Gestalt eines Kruges an, der an seiner Innenseite die Samen trägt. Also ein Entwicklungsgang wie bei *Juniperus*.

Man vergleiche ferner den Fruchtknoten bei *Cactales*. Dass dieser in seinem unteren Teil ein Stengel ist, geht aus dem Umstand hervor, dass er bei vielen Arten zahlreiche Blätter mit dazu gehörigen Achselsprossen trägt. In einem hiesigen Gewächshaus hat man mit *Opuntia monacantha* HAW. den altbekannten Versuch nachgemacht, einen Fruchtknoten als Steckling zu benutzen; als Achselspross aus einem der dem Fruchtknoten ansitzenden Blätter entstand eine kräftige Pflanze.

Beispielsweise untersuchte ich die Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens bei einer *Phyllocactus* und bei *Epiphyllum* und stellte fest, dass ein Stengelkrug tatsächlich gebildet wird, und zwar bevor die Griffel überhaupt angelegt sind. Die letzteren entstehen am Rand des Kruges und werden nicht an dessen Innenseite entlang verschoben; hier entstehen dagegen die Integumente, die also — wie bei *Mesembryanthemum* — nicht Blättern, sondern einem Stengel ansitzen.

Bei künftigen Untersuchungen muss man also die Tatsache in Erwägung ziehen, dass der Stengelkrug sehr früh angelegt werden kann und sogar früher als die falschen Fruchtblätter und die Samenanlagen. Ferner haben eigene (nicht publizierte) Untersuchungen über die Gynoeceen anderer Pflanzen (*Ericales*) dargetan, dass auch die falschen Scheidenwände sehr früh, ungefähr zu gleicher Zeit wie der Stengelkrug angelegt werden.

Diese wenigen und nur unzulänglich geprüften Stichproben innerhalb der höheren Angiospermen wollen jedoch

nur dem Zwecke dienen, auf die Möglichkeit einer Neuwertung des Baus des Gynoeceums aufmerksam zu machen, so dass es auf diesem Wege hoffentlich gelingen wird, neue Aufschlüsse über den Ursprung der jetzigen Vegetation unseres Erdballs zu erbringen.

Besteht das Gynoeceum aller Angiospermen aus einem (kegel- oder) krugförmigen Stengel, der an seiner Innenseite Makrosporophylle (= Integumente) trägt?

Ich möchte diese Frage verneinend beantworten. Jedoch habe ich nur einige wenige Individuen aus den Verwandtschaftskreisen, wo man freie Karpellen antrifft, nämlich: *Ranales*, *Rosales*, *Leguminales* und *Saxifragales* untersucht und hier feststellen können, dass die Samenanlagen deutlich an den Rändern der noch nicht verwachsenen, nach innen gebogenen Karpellenränder angelegt werden.

Hier sitzen die Samen also echten Fruchtblättern, die vielleicht mit den Fruchtblättern von *Cycas* homolog sind, auf.

Innerhalb der Angiospermen scheint es also zum mindesten noch eine phylogenetische Linie zu geben, nämlich eine, die von den Farnen (*Filicinae*) über die *Pteridospermeae* führt (Vergl. THOMAS, 1931).

Es sind also wahrscheinlich nicht alle Samenanlagen bei den Angiospermen homolog, obwohl sie einander ähneln. Dass ihr Bau und ihr Aussehen so gleich sind, kann dadurch hervorgerufen sein, dass sie denselben Verhältnissen unterworfen sind, indem sie in einen sehr kleinen Raum eingesperrt sind, und die Embryonen bei der Samenverbreitung durch Hüllen, die zwar von verschiedenem morphologischem Werte sind, aber doch die gleiche Funktion ausüben sollen, geschützt sein müssen.

Diese Auffassung befürworten in deutlicher Weise die

paläontologischen Funde, die uns gezeigt haben, dass in wenigstens drei verschiedenen Gruppen von ausgestorbenen Archegoniaten, und zwar: *Lycopodiales* (*Lepidospermae*), *Pteridospermae* und *Caytoniales* (THOMAS, 1931) Samen entstanden sind. Zählt man *Caytoniales* zu den Pteridospermen, sind doch zum mindesten zwei verschiedene Ausgangspunkte für die Angiospermen bekannt. Etwas Ähnliches gilt für die Gymnospermen. Beide Gruppen sind polyphyletischen Ursprungs und enthalten Pflanzen, die sich zwar auf ungefähr gleicher Entwicklungshöhe befinden, aber doch verschiedenen Verwandtschaftskreisen entstammen.

Hierüber schreibt CAMPBELL (1928, S. 494): »Both comparative morphology and the geological record indicate that the existing Angiosperms represent a number of distinct phyla which cannot be traced back to a single ancestral type.«

Zu einem ähnlichen Ergebnis gelangt auch THOMAS (1931), der des weiteren meint, dass »the view that the single angiospermous carpel was derived from a structure like the *Cycas*-megasporophyll is regarded as entirely without foundation or justification« (S. 670).

Und ferner nimmt THOMAS (1931) an, dass eine Entwicklung auf Angiospermie zu innerhalb mehrerer verschiedener Gruppen von Pteridospermen stattgefunden haben kann.

Über diese durchaus vorläufigen Bemerkungen hinaus werden wir die Frage nach der Phylogenie der übrigen Angiospermen an dieser Stelle nicht eingehender erörtern, da es aus älterer und neuerer Zeit schon eine reichhaltige Lite-

ratur über dieses Problem gibt, auf die wir verweisen können.

Aus neuester Zeit seien besonders hervorgehoben die wertvollen Arbeiten von ARBER and PARKIN, HUTCHINSON (1923), ENGLER (1926), THOMAS (1925—1931), CAMPBELL (1928) und ZIMMERMANN (1930), wo die vorliegende Literatur angeführt und kritisch besprochen wurde.

Dazu kommt denn schliesslich das Hauptergebnis der vorliegenden Arbeit: gewisse (nicht alle!) Angiospermen sind hoch entwickelte Typen, die *Lycopodiales* (und nicht *Cycadales*) abschliessen.

10. Zusammenfassung.

1. Das Endziel meiner Untersuchungen war nachzuweisen, dass das von den Koniferen (*Juniperus*) ausgehende Phylum über *Gnetales* zu Angiospermen verläuft.
2. In den genannten Pflanzengruppen wurden die Gynoeceen mit Hilfe kontinuierlicher Serien von Entwicklungsstadien untersucht. Sie wurden in Serien von Schnitten zerlegt, von denen ich ca. 25000 untersuchte. Die wichtigsten Ergebnisse bezüglich des Baus der Blüten in den verschiedenen Gruppen wurden in Diagramme gesammelt:
3. Die Gynoeceen von *Juniperus* (Fig. 85—92), *Gnetales* (Fig. 44, 45), *Piperaceae* (Fig. 65, 66, 94) und *Juglandales* (Fig. 83, 84) weisen in den Hauptzügen denselben Bau auf. Bei den genannten Pflanzen besteht das Gynoeceum aus nur einer geradläufigen Samenanlage, die endständig an der Blütenachse sitzt und von 2 (oder 1—3) »falschen Fruchtblättern« umgeben ist.

4. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass die falschen Fruchtblätter die Samenanlage nicht tragen (Fig. 111, 112, 70, 78); sie bilden nur ein schützendes Involucrum von sterilen Blättern um den Samen.
5. Das Integument der hier untersuchten Pflanzen ist nicht mit einem Farn-Indusium, sondern mit einem ganzen *Lycopodiales*-Sporophyll homolog. Dies wird 1) aus den in meiner Arbeit über die Koniferen (1933, S. 24—36) angeführten Argumenten, und 2) aus »Missbildungen« bei *Myrica* (Fig. 95—100) und aus dem Bau der männlichen Blüte bei *Welwitschia* (S. 49), wo das Integument sich als ein ganzes, selbständiges Blatt entwickelt, das keinem anderen Blatt (»Fruchtblatt«), sondern der Blütenachse ansitzt, erhellen. Und 3) empfängt das Integument seine Leitbündel aus der Achse der Blüte und nicht aus den falschen Fruchtblättern (Fig. 82).
6. Ein Stigma ist für die Angiospermen charakteristisch; jedoch gibt es auch bei *Ephedra* und *Gnetum* eine deutliche Narbe mit langen Papillen (Fig. 93).
7. Nach einem Vergleich zwischen den Gynoeceen der respektiven Gruppen kommt man zu dem Resultat, dass *Gnetales* (Fig. 44—48) sich den einsamigen Juniperusarten (Fig. 87—92) sehr eng anschliessen, dass sie aber auch deutlich mit *Piperaceae* (Fig. 65—66) und *Juglandales* (Fig. 83—84) verwandt sind. *Gnetales* lassen sich deshalb mit Recht als ein Zwischenglied zwischen Gymnospermen und Angiospermen bezeichnen.
8. Zwitterigkeit entsteht sowohl bei *Juniperus* (Fig. 117), *Myrica* (Fig. 95—100) als auch *Piperaceae* (Fig. 65—66) nicht gemäss den Pseudanthien-

Theorien, sondern ganz einfach dadurch, dass gewisse Blätter der Blüten sexuell umdeterminiert werden.

9. Bei *Juniperus* besteht das ausgewachsene Gynoecium aus einem krugförmigen Stengel, dessen Rand die falschen Fruchtblätter aufsitzen. Die Entwicklungsgeschichte dieses Stengelkruges ist durch die Figuren 111—115 veranschaulicht: ursprünglich (Fig. 111) standen die Samen 1) zentral und an der Spitze der Blütenachse (= Plazenta); sie werden aber infolge von Formänderungen der Stengelspitze auf eine solche Weise »verschoben«, dass sie 2) zuletzt parietal an der Innenseite des Stengelkruges stehen. Der Fruchtknoten einiger (aber nicht aller) Angiospermen ist ebenfalls ein Stengelkrug, an dessen Rand die Griffel sitzen, und der an seiner Innenseite falsche Scheidewände trägt, die nicht »die nach innen gebogenen Ränder der Fruchtblätter« repräsentieren. Die (inneren) Integumente (+ Funiculi) sind Makrosporophylle, die entweder der Innenseite des Stengelkruges oder einer zentralständigen Stengelspitze (Plazenta) aufsitzen können.
10. Falsche Scheidewände treten schon bei *Juniperus* (Fig. 116, 117) und *Juglandaceae* auf. Sie werden am Stengel angelegt (Fig. 80) und sind also nicht »die nach innen gebogenen Ränder der Fruchtblätter«. Ein gleiches trifft vielleicht auch für viele Scheidewände in den Fruchtknoten der höheren Angiospermen zu.
11. Mehrere Samen gibt es im Fruchtknoten sowohl bei *Juniperus communis* (Fig. 117) wie auch bei vielen Angiospermen.

12. Nach der Befruchtung wird die Frucht von *Juniperus* angiosperm (Fig. 115). Vor der Blüte sind *Myrica*, *Ericales* u. a. Angiospermen »gymnosperm«, indem der Fruchtknoten offen ist (Fig. 101—102), so dass die Pollenschläuche sich nicht durch lebendes Gewebe zu bohren brauchen, sondern ausschliesslich in atmosphärischer Luft wachsen (Fig. 101).
13. Die wichtigsten der für die Gynoeceen einiger (nicht aller) Angiospermen so charakteristischen Merkmale sind also auch bei *Gnetales* und Koniferen (*Juniperus*) vorhanden; man muss deshalb annehmen, dass diese Pflanzengruppen demselben Phylum angehören.
14. Was die genannten Angiospermen betrifft, muss man also die übliche Homologisierung mit dem *Cycas*-Fruchtblatt als falsch aufgeben. Vielleicht sind aber andere Angiospermen mit freien Karpellen (durch *Caytoniales*) mit den Farnpflanzen (*Filicinae*) verwandt (THOMAS 1931).
15. Sowohl Gymnospermen als Angiospermen bilden phyletische Gruppen.
16. *Piperaceae* und *Juglandales* (und andere Angiospermen?) sind relativ hoch entwickelte Typen, die *Lycopodiales* abschliessen.
17. Wir glauben also folgendes Phylum gefunden zu haben:
Psilophyta → *Selaginellaceae* → *Lepidospermae* (→ *Cordaitales?*) → *Coniferæ* → *Gnetales* → einige *Angiospermae*.

11. Literatur.

- ARBER, E. A. N. and PARKIN, J. (1907): On the Origin of the Angiosperms. Journ. Linn. Soc. Bot., Bd. 38, p. 29—80.
- ARBER, E. A. N. and PARKIN, J. (1908): Studies on the Evolution of the Angiosperms. The Relationship of the Angiosperms to the *Gnetales*. Ann. of Bot., Vol. 22, p. 489.
- BECCARI, O. (1877): Della organogenia dei fiori feminei del *Gnetum gnemon*. Nuov. giorn. bot. ital. Bd. 9, p. 91.
- BENSON, M. (1904): The Origin of Flowering Plants. New Phyt., Vol. 3, p. 49.
- BENSON, M. and WELSFORD, E. J. (1909): The Morphology of the Ovule and Female Flower of *Juglans regia* and of a few allied Genera. Ann. of Bot., Bd. 23, p. 623.
- BERRIDGE, E. M. (1912): The Structure of the Female Strobilus in *Gnetum gnemon*. Ann. of Bot., Vol. 26, p. 987.
- BURLINGAME, L. L. (1915): The origin and relationships of the Araucarians. Bot. Gaz. LX, 1—26, 89—114.
- CAMPBELL, O. H. (1928): The Phylogeny of the Angiosperms. Bull. Torrey Bot. Club, Vol. 55, p. 479.
- CANDOLLE, C. DE (1862): Mém. sur la famille des Juglandées. Ann. sc. nat. Bot. sér. IV, t. XVIII. 1.
- CANDOLLE, C. DE (1862): Mémoire sur la famille des Jugland. Ann. Sci. Nat., Vol. XVIII, p. 5.
- CHURCH, A. H. (1914): On the floral mechanism of *Welwitschia mirabilis* HOOK. Phil. Trans. R. Soc. London (B.) 205, 115.
- COULTER, JOHN M. and CHAMBERLAIN, CHARLES J. (1928): Morphology of Gymnosperms. Revised Edition. Chicago.
- CRAMER (1868): Ueber die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies etc. Bot. Zeitung, p. 241 ff.
- DE HAAN, H. R. M. (1920): Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments. Diss. Groningen.
- EAMES, A. J. (1913): The Morphology of *Agathis australis*. Ann. of Bot., Vol. 27, p. 1—38.

- EICHLER, A. W. (1875): Blüthendiagramme, I.
- ENGLER, A. (1926): *Angiospermae*. In ENGLER u. PRANTL: Die natürl. Pflanzenfamilien, Bd. 14 a.
- FISCHER, G. C. (1914): Seed development in the genus *Peperomia*. Bull. Torr. Bot. Cl., B. 41.
- GEORGE, LUCIENNE (1931): Les rapports des Gnétales avec les Dicotylédones et les Gymnospermes. (C. R. Acad. Sc. Paris, 193, No. 26, 1451—53).
- GEORGE, L. (1932): Sur l'origine des *Gnétales*. R. S. Acad. Sc. Paris. Bd. 194, No. 12, p. 1090.
- GOEBEL, K. (1928—1932): Organographie der Pflanzen. Bd. I—III.
- HAGERUP, O. (1928): Morphological and cytological Studies of *Bicornes*. Dansk Botanisk Arkiv. Bd. 6, No. 1.
- HAGERUP, O. (1933): Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen-Zapfen. Kgl. Danske Vidensk. Selskab. Biolog. Medd. X, 7.
- HALLIER, H. (1905): Provisionel scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering Plants. New Phyt., Bd. 4, No. 7.
- HALLIER, H. (1912): L'origine et le système phylogénétique des Angiospermes exposés a l'aide de leur arbre généalogique. Arch. Néerland. d. sc. exact. et nat. Ser. 3 B, I.
- HERZFELD, ST. (1922): *Ephedra campylopoda*, MEY. Morphologie der weiblichen Blüte und Befruchtungsvorgang. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl., Bd. 98, S. 243.
- HOOKE, J. O. (1863): On *Welwitschia*. Trans. Linn. Soc. London. Vol. XXIV, B.
- HUTCHINSON, J. (1923): Phylogenetic Classification of Flowering Plants. I. Kew Bull., S. 65.
- JANCHEN, ERWIN (1932): Entwurf eines Stammbaumes der Blütenpflanzen nach RICHARD WETTSTEIN. Oesterr. Botan. Zeitschrift. Bd. 81, Hf. 3.
- JOHNSON, D. S. (1905): Seed Development in the *Piperales* and its bearing on the Relationship of the Order. JOHNS HOPKINS Univ. Circ., No. 178 (N. S. No. 5), p. 29.
- JOHNSON, D. S. (1914): The Structure and Seed-Development of *Peperomia hispidula*. Am. Journ. of Bot., Vol. I, p. 323.
- KARSTEN, G. (1892): Beitrag zur Entwicklungsgeschichte einiger *Gnetum*-Arten. Bot. Ztg., Bd. 50, S. 205.
- KARSTEN, G. (1893): Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gnetum*. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflz., Bd. 6, S. 337.
- KARSTEN, G. (1902): Über die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen. Flora, Bd. 90.

- KARSTEN, G. (1918): Zur Phylogenie d. Angiospermen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 10, S. 369.
- KERSHAW, E. M. (1909): The Structure and Development of the ovule of *Myrica gale*. Ann. of Bot., Bd. 23, p. 353.
- KERSHAW, M. (1909): Further Observations on the Structure of the Ovules of *Myricaceae* and Allied Groups. Ann. of Botany, XXIII, p. 692.
- LAND, W. J. G. (1907): Spermatogenesis and Oogenesis in *Ephedra trifurca*. Bot. Gaz., Vol. 44, p. 273.
- LANFER, K. F. (1933): Weibl. Blüten der Coniferen etc. Diss., München.
- LIGNIER, O. (1903): La fleur des Gnétacées est-elle intermédiaire entre celle des Gymnospermes et celle des Angiospermes? Bull. Soc. Linn. Norm., sér. 5, T. 7, p. 55.
- LIGNIER, O. et TISON, A. (1911): Les Gnétales sont des Angiospermes apétales. C. R. Paris, T. 152, p. 201.
- LIGNIER, O. et TISON, A. (1911): La fleur femelle de l'*Ephedra* est trimère. Bull. Soc. Bot. France. IV Sér. 11.
- LIGNIER, O. et TISON, A. (1912): Les Gnétales leurs fleurs et leur position systématique. Ann. Sc. Nat. Bot. IX. Sér. 16, p. 55.
- LIGNIER, O. et TISON, A. (1913): L'ovule tritégumenté des *Gnetum* est probablement un axe d'inflorescence. Bull. Soc. Bot. France, T. 60, p. 64.
- LOTSY, J. P. (1899): Life History of *Gnetum* etc. Ann. J. B. Buitenz. Bd. 16, S. 46.
- LOTSY, J. P. (1911): Vorträge über botanische Stammesgeschichte. III. 1. Jena.
- MACNAB (1875): On the development of the flowers of *Welwitschia mirabilis*. Trans. Linn. Soc. London. XXVIII, p. 507.
- MÄGDEFRAU, K. (1932): Die Stammesgeschichte der *Lycopodiales*. Biolog. Zentralblatt. Bd. 52, Hf. 5.
- MARKGRAF, FR. (1926): *Gnetales*. In A. ENGLER und K. PRANTL: Natürl. Pflanzenfam. II. Aufl., Bd. 13.
- MEULEN, R. G. VAN DER (1917): *Welwitschia mirabilis* Hook. Diss. Groningen.
- NAWASCHIN, S. (1895): Ein neues Beispiel der Chalazogamie. Bot. Centralbl., Bd. 63, No. 12.
- NEUMAYER, H. (1924): Die Geschichte der Blüte. Abh. Zool.-Bot. Ges. in Wien. Bd. 14, Hf. 1.
- NICOLOFF, TH. (1904—1905): Sur le type flor. et le développ. d. fr. des Jugland. Journ. de Bot. XVIII u. XIX.

- NORÉN, W. O. (1908): Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegothaea conspicua* LINDL. Sv. Bot. Tidsskr. Bd. 2, S. 101.
- PEARSON, H. H. W. (1906): Some Observations on *Welwitschia mirabilis*. Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B. Vol. 198, p. 265.
- PEARSON, H. H. W. (1909): Further Observations on *Welwitschia*. Ibid., Bd. 200, S. 331.
- PEARSON, H. H. W. (1912): On the Microsporangium and Microspore of *Gnetum* with some Notes on the Structure of the Inflorescence. Ann. of Bot., Vol. 26, p. 603.
- PEARSON, H. H. W. (1915): Notes on the Morphology of Certain Structures Concerned the Reproduction in the Genus *Gnetum*. Trans. Linn. Soc., Vol. 8, S. 311.
- PEARSON, H. H. W. (1915): A Note on the Inflorescence and Flower of *Gnetum*. Ann. Bolus Herb., Vol. 1, p. 152.
- PEARSON, H. H. W. (1917): On the Morphology of Female Flower of *Gnetum*. Trans. R. Soc. S.-Africa, Vol. 6, p. 69.
- PEARSON, H. H. W. (1929): *Gnetales*. Cambridge.
- PILGER, R. (1926): *Coniferae*. A. ENGLER u. K. PRANTL: Die natürl. Pflanzenfam. Bd. 13.
- RENNER, O. (1903): Über Zwitterblüten bei *Juniperus communis*. Flora. LXXXXIII.
- SCHMITZ, FR. (1872): Die Blütenentwicklung der Piperaceen. HANSTEIN's bot. Abhandlungen, Bd. II, Hf. 1.
- SIGRIANSKI, A. (1913): Quelques observations sur l'*Ephedra helvetica* MEY. Diss. Genf.
- STRASBURGER, E. (1872): Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena.
- STRASBURGER, E. (1879): Gymnospermen und Angiospermen. Jena.
- TAKEDA, H. (1913): Morphology of the Bracts in *Welwitschia mirabilis*. Ann. of Bot., Vol. 27, p. 547.
- THODAY, M. G. and BERRIDGE, E. M. (1912): The Anatomy and Morphology of the Inflorescences and Flowers of *Ephedra*. Ann. of Bot., Vol. 26, p. 953.
- THOMAS, H. H. (1925): The *Caytoniales*, a new group of angiospermous plants from the Jurassic rocks of Yorkshire. Phil. Trans. Roy. Soc. B. 213, p. 299—363.
- THOMAS, H. HAMSHAW (1931): The early Evolution of the Angiosperms. Ann. of Bot., Vol. XLV, No. CLXXX, p. 647.
- THOMAS, H. HAMSHAW (1932): The old Morphology and the new. Proc. Linn. Soc. London, Sess. 145, Pt. I, p. 17—32.
- THOMPSON, W. P. (1912): The Anatomy and Relationships of the *Gnetales*. I. The Genus *Ephedra*. Ann. of Bot., Vol. 26, p. 1077.

- THOMPSON, W. P. (1916): The Morphology and Affinities of *Gnetum*.
Ann. Journ. of Bot., Vol. 3, p. 135.
- TIEGHEM, PH. VAN (1869): Anatomie de la fleur femelle et du fruit
du Noyer. Bull. Soc. bot. France, Bd. 16, p. 412.
- TREUB, M. (1891): Sur les Casuarinées. Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg. Bd. X.
- VELENOWSKÝ, J. (1910): Vergleichende Morphologie der Pflanzen III.
- WETTSTEIN, R. v. (1907): Über das Vorkommen zweigeschlechtiger
Infloreszenzen bei *Ephedra*. Festschr. Naturw. Ver. Univ. Wien,
Bd. 21 und 1924, S. 19.
- WETTSTEIN, R. VON (1933): Handbuch d. systematischen Botanik.
IV. Aufl. Wien.
- ZIMMERMANN, WALTER (1930): Die Phylogenie der Pflanzen. Jena.
-

I N H A L T.

	Seite
1. Einleitung	5
2. <i>Ephedra</i>	10
A. Die männliche Blüte	10
B. Die weibliche Blüte	12
3. <i>Welwitschia</i>	16
A. Die weibliche Blüte	16
B. Die männliche Blüte	18
4. <i>Gnetum</i>	22
A. Die männliche Blüte	22
B. Die weibliche Blüte	23
5. Die <i>Gnetales</i> -Blüte im Allgemeinen	26
6. <i>Piperaceae</i>	30
A. <i>Peperomia</i>	31
B. <i>Piper</i>	33
7. <i>Juglandales</i>	36
A. <i>Myrica gale</i> L.	36
B. <i>Juglandaceae</i>	38
8. Phylogenetische Ergebnisse	40
A. Die Koniferen	40
B. <i>Gnetales</i>	45
C. Angiospermen	49
9. Verwandtschaft mit anderen Angiospermen?	63
10. Zusammenfassung	74
11. Literatur	78

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

BIND VIII (KR. 14,95):

	Kr. Ø.
1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par M ^{me} Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929..	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininer og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929.....	1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929.....	2.80
4. ROSENVINDE, L. KOLDERUP: Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929.....	2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-A og Anti-B. 1929.....	0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930.....	2.00
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinæ der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930.....	5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930.....	1.00

BIND IX (KR. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930.....	7.50
2. OSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C.: The species of the Genus Larix and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930.....	5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930.....	5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkiaer dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930.....	5.25

BIND X (KR. 23,25):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930.....	1.00
2. KOLDERUP ROSENVINDE, L.: The Reproduction of Ahnfeltia Plicata. 1931.....	1.75

	Kr. Ø.
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an english Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsoles. Med 2 Tavler. 1932	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koernerella</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933	3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>coccomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933	0.50

BIND XI (under Pressen):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten 1933	1.50
2. LIND, J.: Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes. 1934	4.50
3. J. E. V. BOAS: Über die verwandtschaftliche Stellung der Gattung und der Giraffiden zu den übrigen Wiederkäuern. Under Pressen	
4. O. HAGERUP: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch <i>Gnetales</i> und <i>Coniferæ</i> . 1934	3.20