

XL.

Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone.

I. Theil.

Von L. J. Čelakovský in Prag.

Mit 4 Textfiguren.

(Vorgelegt den 4. December 1896).

Die Blütenmorphologie war anfänglich wesentlich nur descriptiv und classificirend, später wurde ihr durch die Entwicklungsgeschichte eine festere Basis und durch die Biologie ein erhöhtes Interesse verliehen. Die vorzüglichen Dienste, welche die Ontogenie der Blütenmorphologie geleistet hat, stehen hoch in Ehren und die entwicklungsgeschichtliche Forschungs- und Erklärungsmethode hat in den biologischen Disciplinen den meisten Anspruch auf Wissenschaftlichkeit. Aber zum vollkommenen Ausbau der Blütenmorphologie gehört auch die Erkenntnis des Werdeprocesses nicht nur in der einzelnen Blütenentwicklung, sondern auch in der Entwicklung der Blüthe durch alle Stufen der Gefässpflanzen, welche Erkenntniss nicht ausschliesslich durch die Ontogenie, sondern mehr noch durch die comparative Methode gefördert werden kann, und welche allein die richtige Beurtheilung der Blüthengebilde auch in jenen Punkten ermöglicht, über welche die Ontogenie entweder keine Aufklärung gibt oder eher falsche Vorstellungen begünstigt. Die descriptive und entwicklungsgeschichtliche Morphologie wird zuletzt in der phylogenetischen Morphologie ihren Abschluss und ihren Culminationspunkt finden.

Meine letzte Abhandlung, die ich der Gesellschaft im J. 1894 vorzulegen die Ehre hatte, über das Reductionsgesetz und das Dedoublement, sollte einen Beitrag zur Grundlegung der phylogenetischen

Blüthenmorphologie liefern. Von der Überzeugung getragen, dass der Entwicklungsgang der Blüthen in erster Linie ein Reductionsvorgang war, habe ich nachzuweisen gesucht, dass das Dedoublement, namentlich der Staubgefässe und Carpelle, nicht auf einer Vermehrung durch Theilung, sondern auf einer beginnenden Reduction durch gruppenweise Vereinigung beruht. Die Arbeit wurde in der „Botan. Zeitung“ von BUCHENAU beifällig und zustimmend referirt, in der „Naturwissenschaftlichen Wochenschrift“ von H. HARMS zwar ebenfalls anerkennend beurtheilt, jedoch wurden von diesem Referenten mehrere gewichtige Einwürfe vorgebracht, insbesondere ein den Hauptpunkt meiner Darstellung betreffender Einwurf gegen meine, früher schon von NÄGELI im Allgemeinen ausgesprochene Ansicht, dass die Vielzähligkeit in der Blüthe als das älteste Stadium anzusehen ist, und dass aus den vielzähligen Formationen die minderzähligen sich entwickelt haben. Anstatt mich in eine unfruchtbare Controverse einzulassen, habe ich es vorgezogen, durch alle drei Hauptabtheilungen der Phanerogamen, von den Gymnospermen an, wo die Reductionen bereits ganz grossartig sind, bei Mono- und Dicotylen den phylogenetischen Entwicklungsprocess zu verfolgen und als fortgesetzten, unzählige Male nach verschiedenen Richtungen hin sich wiederholenden, consequenten Reductionsprocess, so weit dies der Natur der Sache nach möglich ist, überzeugend nachzuweisen. Eine direktere Antwort auf die HARMS'schen Einwürfe verspare ich mir zum Schlusse der ganzen Arbeit, welche so umfangreich ausgefallen ist, dass ich gegenwärtig nur den ersten Theil (Pteridophyten, Gymnospermen, Monocotylen) hier vorlege, während ein zweiter Theil (die Dicotylen) im nächsten Jahre bald nachfolgen soll.

Nebenbei verfolgt meine Abhandlung noch den Zweck, festzustellen, woraus die Blumenkrone entstanden ist; denn dass sie kein ursprüngliches Organ der Blüthe ist, bedarf keines weiteren Beweises, aber über ihren Ursprung sind die Ansichten getheilt. Es kann nämlich die Corolle, welche die Stelle zwischen Kelch und Androeceum der Zwitterblüthe einnimmt, entweder durch Umbildung des inneren Cyklus eines dicyklischen, ursprünglich gleichartigen, kelch- oder hochblattartigen Perigons, mittelbar also aus Hochblättern entstanden sein, oder aus den äussersten Staubblättern innerhalb eines monocyclischen kelchartigen Perigons sich gebildet haben. Der letztere Ursprung der Corolle durch staminodiale Umbildung wurde in neuester Zeit, doch nur von wenigen Botanikern, namentlich von NÄGELI und DRUDE angenommen, wogegen die Ansicht von der Differenzirung eines ursprüng-

lichen hochblattartigen Perigons in einen kelch- und einen kronenartigen Theil noch die meisten Anhänger auf ihrer Seite hat. In letzterem Sinne hat sich z. B. bestimmt und deutlich PRANTL ausgesprochen bei Gelegenheit der Bearbeitung der Ranunculaceen für ENGLER-PRANTL'S Pflanzenfamilien.<sup>1)</sup>

PRANTL erklärte sich entschieden gegen die „neuerdings mehrfach geäußerte Ansicht, die Kronenblätter gingen allgemein durch Umbildung der Staubblätter hervor.“ Nachdem er die Perigonbildungen in der Gattung *Anemone* geschildert, sagt er (l. c. p. 226): „Somit ist in der Gattung *Anemone* eine vollständige Stufenreihe vom einfachen kronenartigen Perigon bis zur scharfen Differenz von Kelch und Krone (in der Sect. *Knowltonia*) vorhanden, welche zeigt, dass letzteren Falls nicht etwas Neues zu dem einfachen Perigon hinzukommt, sondern dass letzteres unter Vermehrung seiner Blattgebilde sich in zwei Theile differenzirt, die zunächst noch durch Übergänge verbunden sind, schliesslich unvermittelt auf einander folgen.“

In gleicher Weise wie bei *Knowltonia* dachte sich PRANTL auch bei *Adonis* und *Paeonia* Kelch und Krone entstanden. Dagegen suchte er den Beweis zu führen, dass die bisher so genannten Kronblätter der Helleboreen, denen die Function der Honigabsonderung zugetheilt ist, in der That aus Staubblättern sich metamorphosirt haben, was schon vordem BAILLON<sup>2)</sup> als Vermuthung ausgesprochen hatte. Wegen dieses, nach seiner Ansicht von einer Blumenkrone verschiedenen Ursprungs jener Blütenblätter wollte sie PRANTL auch nicht als Blumenblätter angesehen wissen, sondern als nectarabsondernde Staminodien, denen er noch den besonderen Namen Honigblätter gab. In den Blüten von *Ranunculus* und *Callianthemum* sollten sich dann die sonst kleinen Honigblätter zu ansehnlicher Grösse und völlig blumenblattartiger Gestalt, als „Schauapparat“, entwickelt haben. In gleicher Weise wurden von PRANTL die sonst als Petalen betrachteten petaloiden aber nicht secernirenden Blättchen der Blüten von *Atragene*, *Actaea* u. a. für Staminodien erklärt.

PAX<sup>3)</sup> pflichtet PRANTL bei, dass die Blumenblätter vieler Ranunculaceen aus Staubblättern umgebildet sind; er meint, man habe in dieser Familie alle Formen, welche den Übergang von Staubblättern in Blumenblätter demonstrieren. Ob die Blumenkrone immer, wie NÄGELI

<sup>1)</sup> Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. ENGLER'S bot. Jahrb. IX. Bd., 1887.

<sup>2)</sup> Adansonia IV. 1863—64. Mémoire sur la famille des Renonculacées p. 19.

<sup>3)</sup> Allgemeine Morphologie der Pflanzen. 1890. p. 212.

annimmt, aus den äussersten Staubblättern durch petaloide Metamorphose derselben entstanden ist, müsse zunächst noch dahingestellt bleiben; vielleicht besitzen die Blumenblätter phylogenetisch einen verschiedenen Ursprung, indem sie in den einen Fällen aus Hochblättern, in anderen aus Staubblättern abzuleiten sind.

DELPINO <sup>4)</sup> ist derselben Ansicht; er lässt zwar die meisten Petalen als Umbildungen von Perigonblättern, resp. von Hochblättern (im Sinne seiner Theorie der Pseudanza) gelten, leitet aber die Blumenblätter aller Ranunculaceen, Berberideen, Papaveraceen, Fumariaceen und Cruciferen von umgebildeten Staubblättern her.

Dagegen stellte zuerst NÄGELI <sup>5)</sup> mit voller Schärfe den Satz auf, dass der Kelch und das kelchartige Perigon aus der Hochblattformation seinen Ursprung genommen habe, die Blumenkrone und das petaloid ausgebildete Perigon aber ganz allgemein aus umgebildeten, der reproductiven Function entfremdeten Staubblättern hervorgegangen sei. Es wäre somit die petaloide Ausbildung als solche überall die Folge einer staminodialen Abkunft. Eine nähere Begründung dieser Anschauungsweise enthält das betreffende Capitel der Abstammungslehre nicht.

Dagegen war DRUDE bemüht, Beweise für diese Ansicht, die derselbe vollständig zu der seinigen gemacht hat, theils aus Antholysen, theils aus vergleichend combinirten Thatsachen der Systematik und Morphologie beizubringen. <sup>6)</sup>

„Es liegen viele Thatsachen vor, sagt DRUDE (l. c. 245), welche zu der festen Annahme drängen, dass die Blätter der Corolle zurückgebildete Staminen sind und also aus Staminodien ihren entwicklungsgeschichtlichen Ursprung genommen haben; die Kelchblätter dagegen aus emporgerückten Hochblättern entstanden sind.“

Die Antholysen, die in erster Reihe zu Gunsten dieser Ansicht von ihm gedeutet werden, bestehen in den so häufigen Umbildungen der Staubblätter in Blumenblätter, wobei noch Reste der Antherenfächer den Übergang bilden, wofür ein Beispiel bei *Tradescantia* vorgeführt wird. Auch wird daran erinnert, dass man in Blüthen wie von *Nymphaea* und *Nelumbium* die spiraligen Blumenblätter ganz allmählich in die fruchtbaren Staubblätter übergehen sieht. Phyloge-

<sup>4)</sup> In einer Abhandlung über „Metamorphose und Idiomorphose.“ Acta der Academie zu Bologna 1892.

<sup>5)</sup> Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884. p. 509.

<sup>6)</sup> Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen. In SCHENK, Handbuch der Botanik III. 2. 1887.

netisch habe man die Spirale umgekehrt zu construiren und also von den fruchtbaren Staubblättern die unfruchtbaren Staminodien, die petaloiden Staminodien und endlich die grossen Petalen abzuleiten. Dass dagegen der Kelch aus vegetativen Blättern entstanden ist, mögen solche abnormale Rückschläge bezeugen, wo derselbe, oder einzelne Blätter desselben, in Hochblätter oder auch in Laubblätter umgewandelt erscheinen, wofür eine *Fuchsia* mit 2 ganz laubigen und an die Basis des Kelchtubus abgerückten Kelchblättern beispielsweise abgebildet wird.

Für eine comparative Deduction hat DRUDE ebenfalls die Ranunculaceen gewählt. Ein eigener Zufall hat es gefügt, dass seine und PRANTL'S Abhandlung über diese Familie fast gleichzeitig erschienen, doch wie verschieden fiel in beiden das Resultat der Vergleichung aus! Zwar die Honigblätter leitet auch PRANTL von Staubblättern ab, aber das petaloide Perigon der Anemonen, Helleboreen u. s. w., welches PRANTL aus Hochblättern entstanden sein lässt, ist für DRUDE ebenfalls eine aus den untersten Staubblättern metamorphosirte Bildung, eine Blumenkrone. Als Ausgangspunkt seiner Deduction nimmt er den Vergleich der vom 3 blätterigen Involucrum behüllten Blüthe von *Hepatica* mit der Blüthe von *Ficaria*. In der That ist das Diagramm dieser zwei Gattungen oder Sectionen völlig identisch (siehe in EICHLER'S Blüthendiagrammen II. Fig. 60 und 62); das Involucrum von *Hepatica* entspricht hiernach dem Kelche von *Ficaria*, das Perigon der ersteren der Corolle oder den Honigblättern der letzteren. Da nun (nach Ansicht beider Autoren) die Honigblätter von *Ficaria* aus Staminodien entstanden sind, so wird auch das Perigon von *Hepatica*, demnach auch das der Anemonen, der Helleboreen u. s. w. gleichen Ursprung haben, somit als Corolle zu bezeichnen sein. Nach dieser Deduction ist aus dem Laubblattquirl der Anemonen das genäherte Hochblattinvolucrum von *Hepatica* (desgleichen von *Eranthis*, *Barnéoudia*), und aus diesem endlich der Kelch von *Ranunculus* hervorgegangen. Die Corolle ist also der Zeit nach dem Kelche vorausgegangen, und es gibt auch Kronen ohne Kelch, sowie es Kelche ohne Kronen gibt. Die bisherige Definition von Kelch und Krone als reciproker Begriffe erscheint damit aufgegeben.

Nach dieser Auffassung wäre die Corolle der meisten Helleboreen doppelgestaltig, im äusseren Theile rein blumenblattartig als „Insectensignal,“ im inneren nectarabsondernd und mehr staminodienartig. In der Gattung *Ranunculus* (und *Callianthemum*) hingegen sind beide Functionen in den nämlichen Blättern der Corolle vereinigt.

Zur weiteren Illustration seiner Ansicht vom Ursprunge des Kelches und der Blumenkrone verweist DRUDE (l. c. pg. 319) auf das ganz kronenartige, am Grunde von einer kelchartigen Hülle umgebene Perigon von *Mirabilis*. Wir betrachten zwar die Hülle nicht als Kelch, das Perigon nicht als Blumenkrone, weil bei verwandten Gattungen innerhalb der Hülle mehrere zu einer Inflorescenz vereinigte Blüten gefunden werden, die alle nur ein kronenartiges Perigon besitzen. Wären uns aber von der ganzen Familie der Nyctagineen nur Gattungen mit 1blüthigem Involucrum, wie *Mirabilis*, erhalten, so würde Niemand anstehen, deren Blüten Kelch und Krone zuzuschreiben. „Wir können daraus verstehen, wie sich Kelche bilden; wie viele jener Blüten, welche wir jetzt unbedenklich als vollzählig mit Kelch und Krone versehen betrachten, mögen phylogenetisch so wie *Mirabilis* ihren Kelch aus einblüthigem Involucralcyklus erhalten haben, ohne dass wir es aus Mangel an entsprechenden, zur Aufklärung dienenden verwandten Bildungen nachweisen könnten.“

Im Hinblick auf die diametral entgegengesetzten phylogenetischen Deutungen, zu welchen best renommirte scharfsinnige Pflanzenforscher im Wege des systematisch-morphologischen Vergleiches gelangt sind, möchte man sich der Meinung zuneigen, dass die Frage nach der Herkunft der Blumenkrone einer exakten Lösung überhaupt nicht zugänglich sei und jeder Versuch, sie zu lösen, nur zu subjektiven Vorstellungen führen könne. Ja es möchte einer solchen Frage überhaupt jede wissenschaftliche Bedeutung abgesprochen werden mit der Motivirung, dass es genügt zu wissen, dass die Corolle eine Übergangsformation zwischen Kelch und Androeceum darstellt, welche möglicher Weise bald aus inneren Perianthabschnitten, bald aus äusseren Staubblättern sich herausgebildet hat, ohne dass wir im Stande wären, in jedem einzelnen Falle das Eine oder das Andere überzeugend nachzuweisen. Aber bei weiterem Nachdenken wird man sich doch der Überzeugung nicht verschliessen können, dass eine einheitliche Auffassung des natürlichen Pflanzensystems und ein befriedigender Einblick in den genetischen Zusammenhang der verschiedenen Pflanzenformen versagt bleibt, wenn die berührte Frage für unlösbar und unwichtig erklärt wird. Dass der gegenwärtig erreichte Standpunkt der botanischen Wissenschaft zu einer Lösung dieser Frage naturgemäss hindrängt, beweist am besten die Thatsache, dass dieselbe bereits wiederholt aufgeworfen und erwogen worden ist. Es ist sogar ganz gut, dass die bisherigen Versuche zu so verschiedenen Ergebnissen geführt haben, weil sie eben von verschiedenen

Seiten aus in Angriff genommen wurden. Denn die Aufmerksamkeit ist hiermit auf die verschiedenen Punkte, welche dabei in Betracht kommen müssen, gelenkt worden. Der Kampf und Anprall verschiedener Ansichten, wenn sie nur eine ernsthafte Grundlage haben, ist keineswegs schädlich und bedauerlich, weil gerade durch sie eine Läuterung und Klärung unserer Einsicht in solche Dinge herbeigeführt werden kann.

Die widersprechenden Ansichten in dieser Angelegenheit haben meines Erachtens darin ihren hauptsächlichen Grund, dass man die Frage nach dem Ursprung der Corolle zu fragmentarisch behandelt hat. Ich glaube sicherer zum Ziele zu kommen, wenn ich die Perianthbildungen durch die Hauptstufen der Entwicklungsreihen der Gefäßpflanzen oder Metaphyten <sup>7)</sup> unter Berücksichtigung des allgemeinen phylogenetischen Entwicklungsganges der ganzen Blüthe vergleichend in Betracht ziehe. Die Frage nach dem Ursprung der Blumenkrone hängt, besonders bei den Dicotyledonen, von einer richtigen Einsicht in den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüthe ab. Deshalb bildet die Frage nach dem Ursprung der Corolle einen integrierenden Theil der Frage nach der phylogenetischen Entwicklung der Blüthe überhaupt, und muss im Zusammenhange mit dieser einer befriedigenden Lösung zugeführt werden.

## I. Pteridophyten.

Die ersten Blüthen, denen wir von den Pteridophyten ausgehend begegnen, sind bei den Lycopodiaceen und Equisetaceen zu Stande gekommen. Sie zeigen die wesentlichen Charaktere der Blüthe: eigenthümlich metamorphosirte Fruchtblätter (Sporophylle) und eine Begränzung der sie tragenden Axe, wodurch ein von der vegetativen Region scharf unterschiedenes Ganze in die Erscheinung tritt. Diesen Blüthen (gewöhnlich fälschlich „Ähren“ genannt) fehlt zwar meist noch ein drittes Merkmal der phanerogamen Blüthe, nämlich

---

<sup>7)</sup> Nachdem HÄCKEL's Begriffe der Protophyten (einzellige chlorophyllhaltige Organismen) und Metaphyten (vielzellige Pflanzen) völlig unhaltbar sind, übertrage ich diese für die Zellen- und Gefäßpflanzen sehr passenden Benennungen auf diese zwei Hauptabtheilungen des Pflanzenreichs, da die vegetative Generation der Zellenpflanzen (Thallophyten und Moose) die erste, ursprüngliche Generation ist, die der Gefäßpflanzen aber von der zweiten, nachgeborenen antithetischen Generation gebildet wird.

die geschlechtliche Differenzirung der Fruchtblätter, so bei den Equiseten und eigentlichen isosporen Lycopodien — es sind das ungeschlechtliche Blüten; aber bei den Selaginellen enthalten die Blüten bereits sexuell in den Micro- und Macrosporangien differenzierte Sporophylle. Da nun die ungeschlechtlichen Blüten von *Lycopodium* den geschlechtlich differenzierten von *Selaginella* sicher homolog sind, so folgt daraus, dass die geschlechtliche Differenzirung kein unbedingt nothwendiges Merkmal der Blüthe ist.

Die ersten Blüten des Pflanzenreichs, die der Pteridophyten, sind nackte Blüten, doch bildet sich im Übergange von der vegetativen Region zur terminalen Blüthe bei den Equiseten über der obersten Blattscheide der Annulus, eine verkümmerte Scheidenanlage, und bei den Lycopodien werden die obersten Laubblätter allmählich kleiner und übergehen auch der zarteren Struktur nach allmählich in die Fruchtblätter der Blüthe, wodurch schon eine Hochblattformation wenn auch nicht vollkommen entwickelt, so doch angedeutet wird.

Das phylogenetische Verhältniss der spiraligen Anordnung in den Blüten der Lycopodiaceen zu der quirligen der Equiseten betreffend, so ist erstere, entsprechend der Ansicht NÄGELI'S, gewiss ursprünglicher, was freilich ebenso auch von der Stellung der vegetativen Blätter in den beiden Classen gilt. Das beweist schon der Umstand, dass die im einfachsten Falle 3-zählige, also 3-blättrige Blattscheide der Equiseten durch Verschiebung je dreier spiraligen Segmente der Terminalzelle in eine Querzone bewerkstelligt wird; denn diese Verschiebung ist etwas Secundäres, ohne diese würden die spiraligen Segmente auch spiralige freie Blätter produciren, so wie dies in elegantester Weise KNY für *Ceratopteris* nachgewiesen hat. Sonst kommt Quirlstellung unter den Pteridophyten noch bei *Salvinia* vor, deren von PRINGSHEIM so schön dargestellte Entwicklungsgeschichte öfter als Beleg für die Ursprünglichkeit der Blattquirle angeführt worden ist. Allein die Ontogenie hat in phylogenetischen Fragen keine absolute Beweiskraft; sicher sind auch die Quirle von *Salvinia* aus der Spiralstellung hervorgegangen, welche, wenn auch an dorsiventralen Axen modificirt, überall sonst bei den Hydropterides und den Farnen überhaupt die herrschende ist. Entstehen ja doch die ersten 2 Blätter nach dem Scutellum (Cotyledon) von *Salvinia* zerstreut in spiraliger Folge. Wenn die Entwicklungsgeschichte entscheidend wäre, so müsste ja auch die Scheide und der Fruchtblattquirl der Equiseten anders, als hier geschehen ist und auch sonst

üblich ist, aufgefasst werden, nämlich die Scheide als ein gezähntes Scheidenblatt, und die quirligen Sporangienträger nicht als ganze Blätter, sondern als Abschnitte eines scheidigen, aber wie der Annulus niedrig bleibenden Blattwulstes. Diese ontogenetische Auffassung findet sich denn auch bei LUERSEN.<sup>8)</sup> Wir wissen aber, dass ein Blattquirl auch als anfangs äusserlich ungetheiltes Ganzes, als Ringwall (Cyclom) auftreten kann, der auch bei weiterer Entwicklung ungetheilt bleibt (z. B. der Fruchtblattquirl der Primulaceen, von *Viola*, das Perigon von *Aristolochia clematitis* u. s. w.), oder in Zipfel auswächst, welche nichts anderes sind, als die Spitzen der im Cyclom vereinigten Quirlblätter. Im Cyclom der Equiseten sind ursprünglich nur 3 Blätter, daher auch 3 Zähne (so in der Embryonalscheide, an schwächeren Seitenzweigen), entsprechend den 3 Stengelsegmenten, verschmolzen, doch wird die Zahl der Quirlblätter gewöhnlich, sowohl in den vegetativen Blattscheiden als in der Blüthe, durch positives Dedoublement, d. h. durch Spaltung vermehrt.

## II. Gymnospermen.

Die Blüthen beiderlei Geschlechts sind bei Cycadeen und Coniferen nackt, d. h. perigonlos, die der Gnetaceen dagegen mit einem Perigon versehen, welches entweder von zwei alternirenden Blattpaaren (*Welwitschia* männlich) oder nur von einem, in den weiblichen Blüthen transversalen, in den männlichen Blüthen medianen Blattpaar gebildet wird.

Dass in dieser den Pteridiophyten zunächst stehenden und den niedersten Rang unter den Phanerogamen einnehmenden Abtheilung des Pflanzenreichs der Mangel des Perigons nicht auf Reduction beruht, sondern ursprünglich ist und dass bei den in dieser Beziehung höchststehenden Gnetaceen zum ersten male ein Perigon sich entwickelt hat, bedarf keiner weiteren Erörterung und wird auch allgemein anerkannt. Wo dieses Perigon hergekommen, ist auch leicht einzusehen. Sowohl bei den Cycadeen als bei den Coniferen besitzen theilweise die Blüthensprosse der Blüthe vorangehende Hochblätter. Bei den Coniferen haben wenigstens die männlichen, polyandrischen Blüthensprosse öfter eine nicht genau fixirte Anzahl von Hochblättern

<sup>8)</sup> Handbuch der systematischen Botanik I. S. 615. Später erklärte LUERSEN die Scheidenzähne für Blätter, welche am Rande des Ringwulstes (später Scheide) angelegt werden. Was wäre dann die Scheide? eine axile Cupula?!

entwickelt, welche bei den Cupressineen gleich den Staubblättern meist in alternirenden zweizähligen Quirlen angeordnet sind; die immer stark reducirten weiblichen Blüthensprosse sind jedoch nur bei den Taxeen (Strasb.) mit 2—3 alternirenden Paaren von Hochblättern versehen. *Taxus* hat 3, *Torreya* 2 solche Paare aufzuweisen. Das vierzählige (2 + 2 zählige) Perigon der männlichen, ursprünglich aber zwittrigen Blüthe von *Welwitschia* ist offenbar aus 2 alternirenden Paaren opponirter Hochblätter hervorgegangen, wie sie *Torreya* in der weiblichen Blüthe besitzt. Die männlichen Blüthen der zwei anderen Gattungen, *Ephedra* und *Gnetum*, haben in Folge des Schwindens der transversalen unteren Perigonblätter nur die 2 medianen Blätter der Blüthenhülle behalten, und die weiblichen Blüthen aller drei Gattungen haben das Perigon umgekehrt auf die 2 lateralen Blätter reducirt. Bemerkenswerth ist, dass schon in diesen primitivsten Perigonen Gamophyllie stattgefunden hat.

Das Perigon der Gnetaceen setzt also Hochblätter auf dem Blüthensprosse ihrer Vorfahren voraus. Aber auch die Stammform der Coniferen muss auf ihren Blüthensprossen Hochblätter, resp. Laubblätter, die in Hochblätter umgebildet werden konnten, gehabt haben. Am ursprünglichsten sind dort nämlich jedenfalls die zu Laubzweigen terminalen (männlichen) Blüthen; die ältesten seitlichen (axillären) Blüthensprosse, die durch Reduction der Laubblattformation entstanden sind, mussten wenigstens Hochblätter unter der Blüthe sich erhalten haben, welche sich bis in die höchsten Zweige des Coniferenstammbaums, bis in die Abietineen und Cupressineen forterben konnten, während hier und dort, selbst schon auf tief stehenden Seitenzweigen, wie z. B. gleich bei *Ginkgo* und *Cephalotaxus*, auch noch die Hochblätter entfielen, so dass die Blüthensprosse solcher Typen unterhalb der Blüthe vollkommen nackt wurden.

Sehr lehrreich auch für die richtige Beurtheilung der Phylogenie der Angiospermen sind überhaupt die anderweitigen, sehr mannigfachen und sehr weitgehenden Reductionen der Blüthen selber, welche schon auf dieser tiefsten, gymnospermischen Stufe der Phanerogamen Platz gegriffen haben. Ich habe die phylogenetischen Verhältnisse der Gymnospermenblüthen schon früher in einer grösseren Abhandlung<sup>9)</sup> einer eingehenden Betrachtung unterzogen, so dass ich mich mit dem Hinweise auf dieselbe hier möglichst kurz fassen werde.

<sup>9)</sup> Die Gymnospermen. Eine morphologisch-phylogenetische Studie. Abhandlungen der k. böhm. Gesellsch. d. Wiss. VII. Folge, 4 Band. 1890. 4. 148 S.

Um Missverständnissen zuvorzukommen, bemerke ich im Vorhinein, dass ich die EICHLER'sche Lehre von den weiblichen Blüthen der Coniferen, welche wegen ihrer bestechenden Einfachheit und leichten Verständlichkeit noch in den neuesten Lehrbüchern vorgetragen und frühzeitig der studirenden Jugend beigebracht wird, mit vollster Überzeugung entschieden verwerfe. Die Zapfen der Araucariaceen Strasb. (Pinaceen Eichl.) sind sicherlich keine Blüthen, wie dort gelehrt wird, sondern ährenförmige Blüthenstände, wie die älteren Botaniker sie ganz richtig aufgefasst haben; jede Fruchtschuppe mit ihren Samenanlagen, in der Achsel eines Deckblattes entsprungen, ist die wahre Blüthe, welche nur aus einem bis mehreren in eigenthümlicher Weise (zu einem Symphyllodium) verschmolzene Fruchtblättern besteht. Das beweisen unwiderleglich zunächst für die Abietineen die bekannten durchwachsenen Fichten- und Lärchenzapfen, worin die Fruchtschuppe in allen wünschenswerthen Übergangs- und Zwischenformen in eine vegetative Knospe übergeführt wird, wobei die zwei Vorblätter der Knospe als identisch mit den beiden, je ein Ovulum tragenden Hälften der Fruchtschuppe erkannt werden. Diese Entstehung der Knospe aus der Fruchtschuppe wäre aber nicht möglich, wenn nicht die Fruchtschuppe selbst schon ein Achselspross des Deckblattes wäre, ein reducirter Spross freilich, dessen zwei erste Blüthen in der Fruchtschuppe zu einem Doppelblatte (abgesehen von einem dritten rudimentären Blatte, welches bei den Kiefern als Mucro nebst Kiel sich ausbildet) vereinigt sind. Die Rückbildungen der Fruchtschuppe der Fichte in eine vollständige Achselknospe sind dadurch etwas complicirt, dass in den Übergangsformen gewöhnlich noch ein drittes vorderes Knospenblatt (eben das erwähnte sonst verkümmerte dritte Blatt) an der Verschmelzung in der in 3 Lappen sich theilenden Fruchtschuppe sich theiligt, was EICHLER zu einer ganz unrichtigen, aber zu seiner vorher gefassten Idee passenden Auffassung der betreffenden Abnormitäten verleitet hat.

Bei der Lärche findet man die Reihe der Umbildungen einfacher und klarer, weil bei dieser das genannte vordere Blatt erst später, als das vordere der in der Knospe neu sich bildenden weiteren Blätter auftritt, woraus zu schliessen ist, dass in dieser Gattung die ganz einfach in die 2 schuppenförmigen Vorblätter sich theilende Fruchtschuppe auch nur aus diesen zwei Fruchtblättern besteht. In neuester Zeit hat denn auch NOLL<sup>10)</sup>, der wiederum durchwachsene

<sup>10)</sup> In den Sitzungsber. der niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn, 21. Mai 1894.

Lärchenzapfen beobachtet hat, wieder einmal die Richtigkeit der älteren, schon von BRAUN und CASPARY, wie auch von STENZEL und mir gegebenen Deutung durchaus bestätigt, freilich nicht ohne zuvor die Entschiedenheit seines Befundes durch eine theoretische Concession an das vulgäre Vorurtheil gegen die „Abnormitäten“ abzuschwächen,<sup>11)</sup> womit, wie mir scheint, dem Apollo ein Hahn geopfert wurde. Ich muss überdies bemerken, dass die von NOLL als etwas Neues beobachteten Thatsachen alle bereits früher von VELENOVSKÝ, zudem in einer allgemein zugänglichen Zeitschrift, der „Flora“, beschrieben und auch gut abgebildet worden sind.<sup>12)</sup> Auch VELENOVSKÝ hat schon beobachtet, dass der in den Übergangsformen neu hinzugekommene Theil der Achselknospe „vor der Samenschuppe, beziehungsweise ihren beiden Componenten steht“ (Fig. 6.) Ja, VELENOVSKÝ hat überdies noch den seltenen, höchst interessanten und lehrreichen Fall (Fig. 5) beobachtet, wo ausser den der Fruchtschuppe homologen Vorblättern auch noch die folgenden Blätter der Achselknospe, rosettig ausgebreitet, nach Art der Fruchtschuppe derbfleischig geworden, auf ihrer Unterseite einen rudimentären Samen trugen. So müsste die weibliche Blüthe der Araucariaceen aussehen, wenn sie nicht so sehr reducirt und symphyllodienartig umgebildet wäre!

Die von VELENOVSKÝ abgebildete Serie (Fig. 10 bis 3) demonstirt einfach, einleuchtend und einwandfrei wie nur möglich, die phylogenetische Entstehung der Fruchtschuppe von *Larix* aus den beiden Vorblättern einer Achselknospe, dass es rein unbegreiflich ist, dass die berufenen Vertreter der Wissenschaft solche Beweise ignoriren und die EICHLER'sche Irrlehre noch immer vorziehen können. Ich bin überzeugt, dass EICHLER selbst seine Lehre widerrufen hätte, wenn er bei seinen Lebzeiten die so einfache, keine Missdeutung

<sup>11)</sup> NOLL spricht von dem „fast lückenlosen Übergang von der normalen Seitenknospe zur normalen Samenschuppe, der sich für die morphologische Betrachtung so einfach, einleuchtend und einwandfrei vollzieht wie an einer gut gewählten Serie.“ Kurz vorher wird aber gesagt, der Entscheidung darüber, ob eine abnorme Metamorphose morphologische Schlüsse erlaubt oder nicht, „liege jederzeit ein subjectives Urtheil zu Grunde und sie zieht nur für denjenigen Beurtheiler irgendwelche Beweiskraft nach sich, der aus eigener Überzeugung diese Entscheidung auch zu der seinen macht.“ Wie sich diese beiden Aussprüche vertragen, begreife ich nicht, denn eine solche einfache, einleuchtende, einwandfreie Serie, die Jedem demonstirbar ist, muss ein objectiv und allgemein giltiges Urtheil gestatten.

<sup>12)</sup> Zur Deutung der Fruchtschuppe der Abietineen. Flora 1888 N. 34. Tafel XI

zulassende Reihe der Umbildungen der Fruchtschuppe von *Larix* gekannt hätte.

Um nun auf die Reductionen der Coniferen- und Gnetaceenblüthen zurückzukommen, so ist zunächst die mit der Trennung der Geschlechter verbundene Reduction zu nennen. Obzwar die Blüthen der Gymnospermen so allgemein getrennten Geschlechts sind, so ist doch sicher, dass die älteste Stammform zwitterige Blüthen besass. Das beweist die funktionell männliche, aber mit einem Rudiment des weiblichen Organs (des Ovulum) begabte Blüthe von *Welwitschia*, eines offenbar sehr alten Gymnospermentypus; welches Rudiment eine ursprünglich hermaphrodite, aber unvollständig sexuell reducirte Blüthe bezeugt. Ein „Ansatz“ zu einem Ovulum, wie man auch schon geglaubt hat, der erst nachträglich zur männlichen Blüthe hinzugekommen wäre, kann dieses Rudiment nicht sein, weil solche funktionslose Gebilde immer nur Relicte nach vormals wohl ausgebildeten, normal fungirenden Organen darstellen. Im Allgemeinen besteht der Gang der Differenzirung darin, dass Functionen, die anfangs in einem Organ oder Organcomplex vereinigt waren, getrennt werden. Die Differenzirung der Sporophylle in männliche und weibliche hat zuerst auf demselben Spross stattgefunden, wie dies auf der Kryptogamenstufe *Isoëtes* und *Selaginella* deutlich zeigen, auch die ältesten gymnospermen Blüthen mussten noch zwitterig sein, nicht nur weil die gymnosperme *Welwitschia* auf solche zurückweist, sondern auch wegen der Zwitterblüthen der Angiospermen, die doch von gymnospermen Zwitterblüthen sich fortgeerbt haben müssen. Die geschlechtliche Differenzirung der gymnospermen Zwitterblüthen, die, was die gegenwärtigen Ordnungen betrifft, sehr frühzeitig vor sich gegangen ist, bestand darin, dass in ihnen einerseits die männlichen, andererseits die weiblichen Geschlechtsblätter reducirt worden, d. h. geschwunden sind.

Diese Reduction war bei den Gymnospermen (nur die funktionell männliche Blüthe von *Welwitschia* ausgenommen) so vollständig, dass die männlichen Blüthen keine Spur weiblicher Carpelle, die weiblichen keine Spur der Staubblätter zurückbehielten.

Eine zweite Reduction in den Blüthen betrifft die Zahl der männlichen oder weiblichen Sexualblätter (Sporophylle). Bei den Cycadeen, deren Ursprung am weitesten zurückliegt, sind die Staub- und Fruchtblätter in beiderlei Blüthen zahlreich, aber von unbestimmter Zahl. In den männlichen Blüthen sind die Coniferen den Cycadeen ähnlich, da jene Blüthen auch mehr oder weniger zahlreiche Staubblätter enthalten. Dagegen sind die weiblichen Blüthen in dieser Be-

ziehung mehr oder weniger, am häufigsten sehr stark auf nur zwei oder selbst nur ein Carpell reducirt. Die weiblichen Blüten sind stets in ährenförmige Inflorescenzen gestellt und zu Deckblättern axillär, mit einziger Ausnahme von *Ginkgo*, deren weibliche Blüten gleich den männlichen in den Achseln der Laub- oder Niederblätter eines vegetativen Kurzzweigs sitzen, dessen Blätter also noch nicht zu Hochblättern einer begrenzten Ähre sich umgewandelt haben. Bei den Taxaceen entspricht jedes Ovulum einem Carpell oder Ovularblatt, wie man es hier nennen kann, d. h. dieses ist auf ein Ovulum reducirt, welche Reduction noch im Nachfolgenden näher ausgeführt werden wird.

Die weibliche Blüte der Cephalotaxeen Strasb. (*Ginkgo* und *Cephalotaxus*) besteht normal nur aus 2 Samenanlagen (die bei *Ginkgo* abnormaler Weise atavistisch auf 4 in 2 alternirenden Paaren oder noch mehrere vermehrt werden können), bei den Taxeen Strasb. aus einem einzigen, darum zur Blütenaxe terminalen Carpell oder Ovulum, dem aber noch 2—3 Paare Hochblätter vorausgehen. Bei den Podocarpeen endlich ist die axilläre Blüte nur auf ein Ovulum ohne Hochblätter reducirt, gewiss die äusserste, bei den Angiospermen beispiellose Reduction einer Blüte, die man sich denken kann. Es ist in diesem Falle eigentlich ein einziges Sprossglied, d. h. ein Stengelglied mit zugehörigem terminalen Blatt, dem Ovularblatt, vorhanden.

Die weibliche Blüte der Araucariaceen ist anscheinend nicht so sehr vereinfacht, da sie ausser den Samenanlagen auch aus der Fruchtschuppe besteht. Laut Zeugnis der Anamorphosen sind in dieser Fruchtschuppe bei den Abietineen 2—3 Fruchtblätter in eigenthümlicher Lage verschmolzen; wenn 3, so ist das mittlere (vordere) steril, wie sehr deutlich bei *Pinus*, daher auch stets nur 2 Samenanlagen, weil jedes (fertile) Carpell bei den Coniferen (mit Ausnahme von *Cupressus*) stets nur eine Samenanlage erzeugt.

Die weibliche Blüte der Abietineen hat also fast die gleiche Zusammensetzung wie die von *Cephalotaxus*. In den übrigen Tribus kann die Zahl der Carpelle in der Fruchtschuppe nur aus der Zahl der collateralen Eichen, manchmal aus den hervorragenden Spitzen der vereinigten Carpelle (*Cryptomeria*) oder aus den Commissurfurchen derselben (*Taxodium*) bestimmt werden, wobei nur zu erinnern ist, dass die Zahl der Carpelle auch grösser sein kann als die der Samen, weil einzelne derselben auch steril sein können. Eine grössere Zahl der Carpelle (bis 7) hat sich noch bei den Taxodien (Eichl.) erhalten

(*Sciadopitys*,<sup>13</sup>) *Cryptomeria*, *Sequoia*), auch bei manchen Cupressineen kann noch auf mehrere Carpelle in der Fruchtschuppe (bis 6) geschlossen werden (*Chamaecyparis Lawsoniana*, *Cupressus* u. a.), doch kommt häufig Reduction auf 2—1 fertile Carpiden (*Thuja*, *Sabina*) vor. Von den Araucarien (Strasb.) hat *Cunninghamia* meist 3 sehr kleine Carpiden mit 3 Samenanlagen (s. Fig. 42 c in „Natürl. Pflanzenfamil.“ II nach Flora japonica<sup>14</sup>); *Araucaria* und *Agathis* haben nur ein fertiles Carpid (und wie es scheint, überhaupt nur ein Carpid), dessen freie Spitze (Ligula) bei manchen Araucarien vom Deckblatt frei entwickelt, bei *Agathis* aber verkümmert ist. Es steht also die weibliche Blüthe dieser Genera jener der Podocarpeen sehr nahe und ist eben so stark, bis auf ein zum Sprossglied terminales Carpid, reducirt.

Ähnliche Reductionen wie in der Zahl der Fruchtblätter sehen wir auch noch in der Zahl der Blüten einer weiblichen Ähre. Von den Podocarpeen z. B. bildet die weibliche Ähre von *Microcachrys*

<sup>13</sup>, MASTERS in Linnean society's Journal-Botany vol. XXVII (Review of some points in the comparative morphology, anatomy and life-history of the Coniferae) 1889 schildert und bildet ab (Fig. 26, 27 pag. 321) durchwachsene Zapfen und Zapfenschuppen von *Sciadopitys*. Während in normalen Zapfen Deckblatt und Fruchtschuppe hoch hinauf verschmolzen sind, erschienen sie an dem durchwachsenen Zapfen nur im unteren Theile, etwa wie bei den Abietineen, vereinigt (Fig. 26 × 2), und die Deckblätter nahmen nach dem Gipfel des Zapfens zu immer mehr die Beschaffenheit von Knospenschuppen an. In den Achseln der obersten Deckblätter standen dann statt der Fruchtschuppe Doppelnadeln, also Achsel sprosse mit 2 zu einem Doppelblatt vereinigten Blättern. Übergänge zwischen Fruchtschuppe und Doppelnadel, wie sie zwischen Fruchtschuppe und Achsel spross von *Larix* nicht selten sind, kamen dort zwar nicht vor oder wurden nicht beachtet; aber die Fruchtschuppe von *Larix* ist morphologisch sicher der Doppelnadel von *Sciadopitys* und andererseits auch der Fruchtschuppe derselben Gattung homolog. Daraus folgt auch die Homologie der Fruchtschuppen und der Doppelnadeln in dem durchwachsenen Zapfen von *Sciadopitys*, mit dem einzigen Unterschiede, dass in der Doppelnadel nur 2 sterile, vegetative Blätter, in der Fruchtschuppe desselben Zapfens aber mehrere fertile, samentragende Blätter eines Kurzweiges vereinigt sind.

<sup>14</sup> MASTERS (l. c. pag. 304 Fig. 18) fand in einem unvollkommen entwickelten Zapfen von *Cunninghamia sinensis* Brakteen mit 2—5 Samenanlagen. In Fig. 18. s bildet er ein Deckblatt mit 2 Samen ab; beide Samen ziemlich weit von einander entfernt, über jedem Samen ein besonderer „Ligularauswuchs“ (freier Carpidentheil). Daraus wie auch aus der citirten Abbildung in Flora japonica lässt sich schliessen, dass der quere häutige Saum (Ligula), der gewöhnlich über alle 3 normalen Samen sich hinzieht, aus der Verschmelzung dreier den 3 Samen zugehöriger Carpiden entstanden zu erklären ist.

und von *Stachycarpus* noch zahlreichere Blüten aus, die von *Podocarpus* s. str. und von *Dacrydium* nur 2 oder nur eine Blüthe, welche letztere sich dann mehr weniger genau zur Ährenaxe terminal stellt. In den weiblichen Ähren der Taxeen Strasb. ist die Blütenzahl schon immer sehr klein, bei *Torreya* noch 2 (selten eine dritte terminale!) bei *Taxus* gewöhnlich nur eine, zur obersten Ährenbraktee axilläre, ausnahmsweise noch eine zweite. Bei den Araucariaceen dagegen kommt eine Reduction der Blüten einer Ähre seltener und nur in geringerem Maasse vor. Die Cupressineen, welche auch in der Quirlbildung der vegetativen Blätter und der Ährenbrakteen (sowie in der höchsten Verschmelzung des Deckblatts mit der Fruchtschuppe) am meisten vorgeschritten sind, weisen auch eine weit geringere Blütenzahl auf als die übrigen drei Tribus mit spiralgigen Zapfenschuppen, und häufig ist nur ein geringer Theil der Fruchtschuppen fruchtbar, d. h. samentragend. Am meisten sinkt die Zahl der Blüten (Fruchtschuppen) in den Gattungen *Callitris*, *Libocedrus*, *Juniperus*, wo nur 2-zählige (seltener 3—4-zählige) Blütenquirle (von denen oft nur einer fruchtbar), oder nur 1 dreizähliger (*Juniperus* § *Oxycedrus*) entwickelt wird.

In den Blüten der Gnetaceen ist nicht nur das Gynoeceum stets auf ein einziges Carpell (Ovularblatt wie bei den Taxaceen), das zur Blütenaxe wie bei *Taxus* terminal steht, reducirt, sondern auch die Zahl der Staubblätter sehr beschränkt worden. Stamina sind höchstens 8 in 2 vierzähligen Quirlen (*Ephedra* spec.) oder 6, davon 2 im unteren, 4 im oberen Quirl (*Ephedra* spec., *Welwitschia*), schliesslich nur 2 mit den Perigonblättern alternirende (*Ephedra* spec., *Gnetum*).

Die eigenthümlichste und wichtigste Reduction, ohne deren Kenntniss und Anerkennung der wahre Bau besonders der weiblichen Blüten der Coniferen nicht vollkommen aufgeklärt werden kann, wobei auch die Kenntniss und richtige Auffassung der Ovularvergrünungen von Vortheil ist, betrifft die Carpelle der Coniferen und Gnetaceen selber, sowie die Staubblätter der letzteren. Ich habe diese Reduction in meiner obgenannten Abhandlung ausführlich nachgewiesen, hier kann ich nur die Hauptpunkte kurz recapituliren.

Es ist klar, dass die Ovula der Gnetaceen, der Taxeen und Cephalotaxeen keine besonderen sie stützenden oder umhüllenden Carpelle besitzen, und das gilt auch von den Podocarpeen, wenn man zugibt, dass die Stützblätter ihrer Ovula keine Carpelle, sondern

Blüthendeckblätter sind.<sup>15)</sup> In Anbetracht dessen, dass die Sporangien der Pteridophyten stets aus Fruchtblättern entspringen, dass auch die Ovula, als umhüllte Macrosporangien, bei den ursprünglichsten und offenbar ältesten Gymnospermen, den Cycadeen, von besonderen Fruchtblättern erzeugt und getragen werden, unterliegt es keinem Zweifel, dass der Mangel besonderer, vom Ovulum unterscheidbaren Fruchtblätter bei den Taxaceen und Gnetaceen nur durch eine phylogenetische Reduction derselben bei deren Vorfahren sich erklären lässt. Man könnte nun, bei der Umschau nach den möglichen Vorfahren, zunächst an die Araucariaceen denken, welche ja, nach dem untrüglichen Zeugnis der Anamorphosen durchwachsener Abietineenzapfen, ihre Ovula auf der Unterseite schuppenförmiger Carpelle tragen. Da jedes Carpell derselben (*Cupressus* allein ausgenommen) nur ein Ovulum trägt, so müsste durch Schwinden des Carpells die Samenanlage auf die Blütenaxe gelangen. So könnte z. B. von einer Abietineenblüthe die weibliche Blüthe von *Cephalotaxus* abgeleitet werden.

Allein es ist befremdlich, dass die Araucariaceen stets ein einfaches Integument besitzen, welches sich zu einer anatomisch gleichförmigen festen Samenschale ausbildet, während die Taxaceen entweder ein doppeltes Integument entwickeln (Taxeen, Podocarpeen), wovon das äussere meist arillusartig, fleischig sich ausbildet, oder ein einfaches dickes Integument haben (Cephalotaxeen), welches bei der Samenreife in eine äussere fleischige Schicht und einen Steinkern sich differenzirt und nicht nur hiernach, sondern auch nach der von STRASBURGER constatirten eigenthümlichen Orientirung der Gefässbündel, sowie nach der deutlichen Übergangsform zweier bis nahe zum oberen Rande verschmolzenen Integumente von *Podocarpus* zu schliessen, zweien vereinigten Integumenten als homolog sich herausstellt. Ferner ist es auch darum ganz unwahrscheinlich, dass die Stammform der Taxaceen von Araucariaceen ausgegangen wäre, sondern eher umge-

<sup>15)</sup> Sehr einleuchtend ist die Homologie der männlichen und weiblichen Blüten und Blütenstände bei *Stachycarpus*. Beiderlei Blüten stehen hier in lockeren blattachselständigen Ähren in den Achseln kleiner Deckblättchen, die männlichen bestehen jedoch aus zahlreichen Staubblättern, die weiblichen aber aus einem einzelnen Ovulum. Stellen wir uns vor, dass die männliche Blüthe auf 1 Staubblatt reducirt würde, welches dann zu seinem einzigen Stengelgliede terminal würde, so wäre die Homologie beider Blüten und Blütenstände vollkommen, wofern man nur den Mangel eines besonderen Carpids für das Ovulum phylogentisch sich erklären könnte.

kehrt, weil nach palaeontologischen Zeugnissen, welche HEER<sup>16)</sup> angeführt hat, die Taxaceen im Ganzen älter sind als die Araucariaceen, und weil gerade eine Taxacee, *Ginkgo* nämlich, von gewiss sehr hohem Alter, von allen heutigen Coniferen die meisten verwandtschaftlichen Beziehungen zu den noch älteren Cycadeen erkennen lässt, was besonders von WARMING<sup>17)</sup> betont worden ist. Aus letzterem Grunde kann man den Ursprung der Taxaceen auch nicht bei den Lycopodiaceen, mit denen sie nur eine äusserliche habituelle Ähnlichkeit besitzen, supponiren; auch aus dem anderen Grunde nicht, dass sich von den Sporophyllen der Lycopodiaceen zwar passabel die Ovula der Taxaceen, nach Unterdrückung des Carpells, aber keineswegs die Staubblätter derselben und überhaupt der Coniferen ableiten lassen. Dagegen können letztere sehr wohl aus den Staubblättern der Cycadeen, z. B. einer *Zamia*, entstanden sein, wenn sich die Sori der Pollensäcken der Cycadeen auf einzelne, dem Rande der schildförmigen Verdickung des Staubblatts zunächst eingefügte Pollensäcke reducirten. Es steht also der Abstammung der Taxaceen von Verwandten der heutigen Cycadeen unter Vermittlung von *Ginkgo* nichts im Wege. Die hierbei nothwendige Reduction des pluriovulaten Fruchtblatts z. B. einer *Cycas* auf ein einziges Ovulum ist nur so denkbar, dass die Anlage des Carpids, anstatt sich zu zertheilen und aus den unteren Abschnitten Ovula zu bilden, ungetheilt bleibt und auf ihrem Gipfel in ein terminales Ovulum ausgeht. Das bei den Cycadeen polymere Carpell wird somit monomer und thatsächlich auf ein blosses Ovulum der Taxaceen reducirt. Da hier Carpell und Ovulum ein und dasselbe Ding sind, so ist das Integument dieser Samenanlage zugleich auch ein monomerer Fruchtknoten, der aber seiner Herkunft nach von den Fruchtknoten der Angiospermen wesentlich verschieden ist. Wenn dann auch noch Reduction der Blüthe auf ein Carpid eintritt — so bei den Taxeen und Podocarpeen, — so wird das Ovulum zur ganzen Blüthe.

Die Carpelle der Araucariaceen sind von den Ovularcarpiden der Taxeen (und Gnetaceen) wesentlich nur dadurch verschieden, dass

---

<sup>16)</sup> Über das geologische Alter der Coniferen. Botanisches Centralblatt. Bd. IX. 1882.

<sup>17)</sup> Recherches et remarques sur les Cycadées. Résumé du Bull. de l'Acad. Roy. Dan. des sciences et des lettres. 1877. — Nachträglich sei noch bemerkt, dass vor Kurzem von zwei japanischen Pflanzenforschern sowohl bei *Ginkgo* als auch bei *Cycas revoluta* Spermatozoiden im Pollenschlauche entdeckt worden sind, wodurch *Ginkgo* noch näher an *Cycas* und mit dieser an die Pteridophyten herangeht.

das äussere Integument eines dichlamyden Ovulums verlaubt, d. h. zur flachen Schuppe umgebildet ist, welche das innere Integument mit Nucellus auf der Unterseite tragen muss, nach demselben gesetzlichen Prozesse, der auch bei der Verlaubung oder Vergrünung der Ovula der Angiospermen vor sich geht. Man vergleiche z. B. die Vergrünungen von *Hesperis* in „Flora“ 1879 Tab. XI. Damit erklärt sich zweierlei: 1. dass das Ovulum der Araucariaceen stets nur ein, zur Samenreife gleichförmig sich ausbildendes Integument besitzt, und 2. dass es aus der Unterseite seines Carpells entspringt. Nur so ist es möglich, die Araucariaceen als die höher stehende Gruppe von den Taxaceen abzuleiten. Der ganze phylogenetische Vorgang war also dieser: das polymere, pluriovulate Carpell der Cycadeen hat sich bei den Taxaceen monomer, auf ein Ovulum reducirt und durch Verlaubung des äusseren Integuments dieses Ovulums ist bei den Araucariaceen ein neues Carpell gebildet, welches aber seinem Ursprung und seiner Bedeutung nach von dem Fruchtblatt der Cycadeen wesentlich verschieden ist. Wenn zuletzt dieses Ovularcarpell steril wird, was bei den Cupressineen häufig im normalen Zapfen der Fall ist, und was auch auf durchwachsenen Zapfen geschieht, so wird es zur einfachen Schuppe, welche den Knospenschuppen völlig homolog ist.

Als Beleg für die Identificirung der äusseren Integumente der Taxaceen mit dem Carpid der Araucariaceen möge noch auf das halbseitige unterseits offene, bereits deutlich schuppenförmige äussere Integument von *Microcachrys* hingewiesen werden (s. EICHLER l. c. Fig. 62 c f), und anderseits auf die ligulaartigen Carpelle von *Cunninghamia* (s. EICHLER und MASTERS l. c.)

Mit der hier gegebenen phylogenetischen Ableitung des schuppenförmigen Carpells und somit auch der ganzen Fruchtschuppe der Araucariaceen erklärt sich auch die Entwicklungsgeschichte der Fruchtschuppe, welche z. B. bei den Cupressineen viel später als die zugehörigen Ovula sich zu bilden anfängt, weil auch sonst das äussere Integument später entsteht als das innere, viel später z. B. bei *Taxus* als sogenannter Arillus. STRASBURGER hat daher auch ganz richtig das äussere Integument der Taxeen mit der Fruchtschuppe der Araucariaceen identificirt, obwohl anders (als Discus) gedeutet. Überhaupt war STRASBURGER'S Auffassung der weiblichen Coniferenblüthen weit richtiger als die schon im Princip verfehlte EICHLER'sche Lehre, der man sich in Deutschland und anderwärts zugeneigt hat; sie war auch nach dem Fallenlassen der Ansicht von der Angiospermie der Gymno-

spermen fortschrittsfähig; so wie ich denn auch die hier und schon in den „Gymnospermen“ exponirte Auffassung nur als eine Weiterbildung der auf gediegenen Untersuchungen basirten Lehre STRASBURGER'S ansehe.

Das Ovulum der Gnetaceen ist in gleicher Weise wie das der Taxaceen aus dem polymeren Fruchtblatt der Cycadeen durch monomere Reduction entstanden, und ebenfalls als Ovularcarpid zu bezeichnen. Dieses ist aber überall wie bei den Taxeen zur Blüthenaxe terminal. Aber auch die Staubblätter der Gnetaceen, abweichend von den Staubblättern der Coniferen, welche im Wesentlichen den Cycadeentypus, nur vereinfacht, beibehalten haben, sind vielleicht durch ähnliche Reduction entstanden. Die Pollensäcke der Coniferen sind nämlich wie die der Cycadeen lateral unterhalb eines terminalen Schildchens oder einer Crista inserirt; bei den Gnetaceen stehen sie aber in einem zum Staubfaden oder Träger terminalen tri- bis monosporangischen Sorus. *Welwitschia* hat 3, *Ephedra* 2 Pollensäcke (Microsporangien); bei *Gnetum* sind sie auf einen zum Staubfaden terminalen Pollensack reducirt. Das Staubblatt von *Gnetum* hat somit den gleichen Bau wie das Ovulum oder Ovularcarpid; bei jenem ist das Microsporangium, bei diesem das Macrosporangium zum Sexualblatt terminal; nur bildet das weibliche Sexualblatt 1—2 Hüllen (Integumente) um das Macrosporangium (Nucellus), das männliche aber nicht. Es ist interessant, dass bei den Lycopodiaceen, die aber mit den Gnetaceen, wie überhaupt mit den Gymnospermen, wie schon bemerkt, keine genetischen Beziehungen haben, der Ventralabschnitt<sup>18)</sup> des Fruchtblatts die nämliche Formenserie zeigt, wie das Staubblatt der Gnetaceen. Bei *Psilotum* trägt er denselben terminalen Sorus von 3 vereinigten Sporangien, wie das Staubblatt von *Welwitschia*, bei *Tmesipteris* besteht der Sorus aus 2 Sporangien wie bei *Ephedra*, bei *Lycopodium* und *Selaginella* ist er aber auf ein Sporangium reducirt wie bei *Gnetum*. Die Lycopodiaceen weisen entschieden, wie dies schon STRASBURGER<sup>19)</sup> dargethan hat, auf die Ophioglossean hin, und die Psiloteen bilden das Mittelglied zwischen diesen und den monosporangischen Lycopodiaceen. Die Übereinstimmung zwischen den Staubblättern der Gnetaceen und den Fruchtblättern der Lyco-

<sup>18)</sup> Dass dieser Ventralabschnitt kein Zweig ist, wie Manche wollten, habe ich wiederholt comparativ demonstrirt und Graf SOLMS-LAUBACH hat Dasselbe (in *Annales bot. de Buitenzorg*) entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen.

<sup>19)</sup> Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen. *Botan. Zeitung* 1873.

podiaceen erscheint noch grösser, wenn man annehmen darf, dass der ventrale fertile Abschnitt der Lycopodiaceen und der Ophioglossean ursprünglich den Endtheil des Fruchtblattes darstellte und dass der sterile dorsale Theil ursprünglich lateral war (wie noch die Entwicklungsgeschichte der Psiloteen erkennen lässt, wo der sterile Theil aus 2 nach rückwärts verschobenen und zu einem Abschnitt vereinigten Blättchen des Fruchtblattes entsteht); dass jedoch der sterile Abschnitt, mächtiger werdend als der fertile Endtheil, nach dem phytostatischen Gesetz der zeitlich-räumlichen Umkehrung nicht nur terminal zur Blattanlage, d. h. selbst als eigentliches Fruchtblatt sich bildete, sondern auch um so früher gegen den fertilen Theil, je schwächer dieser, zuletzt auf ein Sporangium reducirte Theil wurde.<sup>20)</sup> Würde der sterile Theil des Fruchtblatts der Lycopodiaceen gänzlich reducirt (etwa so wie das Deckblatt eines Sprosses schwinden kann), so wäre die Homologie der Fruchtblätter der Lycopodiaceen mit den Staubblättern der Gnetaceen vollkommen. Es ist also wahr, dass auch das Ovulum oder Ovularcarpid der Gnetaceen aus dem Fruchtblatt der Lycopodinen, zumal dem von *Isoëtes* mit behültem Macrosporangium leicht sich ableiten liesse. Dennoch aber können die Gnetaceen nicht von den Lycopodiaceen abstammen, weil sie dann von den anderen Gymnospermen, die [sich durchaus nicht von den Lycopodiaceen ableiten lassen, phylogenetisch ganz getrennt würden, was die grosse Übereinstimmung in der Generation und in anderen Beziehungen ganz und gar verbietet. Vielmehr erklärt sich die analoge Bildung in den genannten Pteridophytenfamilien und bei den Gnetaceen als Resultat zweier gleichsinniger, von gleichen Anfängen reducirend fortschreitenden Entwicklungsvorgänge. Denn auch die Cycadeen, aus deren Verwandtschaft die Gnetaceen hervorgegangen sind, deuten nach rückwärts auf ophioglosseanartige niedere Pteridophyten, wie von anderer Seite die Lycopodiaceen. Aber zwischen Ophioglossean und Cycadeen mussten noch andere Stufen existirt haben. Den Cycadeen, deren Staubblätter und Carpelle (selbst bei *Zamia*, wo sie doch eine ähnliche schildförmige Gestalt haben, noch mehr bei *Cycas* u. a.) zu ungleichartig sind, mussten Formen mit gleichartigen männlichen und weiblichen Sporophyllen vorhergehen. Die Carpelle mit randständigen Samenanlagen verhalten sich zu den

<sup>20)</sup> Siehe auch meine Untersuchungen über die Homologien der generativen Producte der Fruchtblätter bei den Phanerogamen und Gefässkryptogamen, PRINGSHEIM's Jahrb. XIV. pag. 323.

Staubblättern der Cycadeen mit blattunterseitigen 4—2-zähligen Gruppen der Pollensäckchen gerade so wie die Fruchtblätter der Ophioglossean mit ihren nach Art von Blattlacinien am Rande der fruchtbaren Spreite stehenden Sporangien oder Sporangiengruppen zu den Farnblättern mit blattunterseitigen Sporangien, insbesondere zu den Fruchtblättern der Marattiaceen. Es ist wohl anzunehmen, dass die Fruchtblätter der Ophioglossean mit randständigen Sporangien ursprünglicher sind als die mehr verlaubten Farnblätter mit auf deren Unterseite gelangten und vermehrten Sporangienhäufchen und das gilt auch von den Carpelln und Staubblättern der Cycadeen. Es möchten also bei gewissen Vorfahren der Cycadeen auch die Staubblätter randständige Fiederchen mit Sporangien (etwa in solchen terminalen Gruppen wie bei den Psiloteen der Ventralabschnitt) getragen haben. Von solchen lassen sich nun die Staubblätter der Gnetaceen mittelst derselben Reduction auf ein einziges Fiederchen ableiten wie die weiblichen Fruchtblätter auf ein einziges Ovulum. Ich gebe aber zu, dass die Stammformen der Cycadeen mit marginalen Pollensäckchen hypothetisch sind und dass auch eine andere, hier nicht weiter zu erörternde Herleitung der Staubblätter der Gnetaceen möglich erscheint.

Ausser den mannigfachen Reductionen kommen bei den Gnetaceen und besonders bei den Coniferen verschiedenartige Verwachsungen meist congenitaler Natur vor, welche bei den ursprünglichen Cycadeen noch nicht beobachtet werden. Es verwachsen bei den Gnetaceen die Perigonblätter, wie auch die Staubfäden unter einander, bei den Coniferen verschmelzen die schuppenförmigen Ovularcarpelle der Araucariaceen mit einander zur Fruchtschuppe; die Fruchtschuppen und die auf ein carpediales Ovulum reducirten Blüten der Podocarpeen verschmelzen öfter mehr oder weniger hoch, am vollkommensten bei den Cupressineen und bei *Podocarpus* § *Dacrycarpus*, mit dem Deckblatt; bei *Saxegothaea* verwachsen auch noch die Deckblätter einer Ähre zu einer fleischigen vielfächerigen Scheinbeere und bei *Juniperus* die ganzen, aus der mit dem Deckblatt verschmolzenen Fruchtschuppe bestehenden Zapfenschuppen zum sogenannten Beerenzapfen.

Von allen diesen Verwachsungen resp. Verschmelzungen verdient und braucht nur die Verwachsung der Carpelle der meisten Araucariaceen eine nähere Besprechung, weil sie den strittigsten Punkt in der Auffassung der Fruchtschuppe bildet. Die Ovularcarpelle sind nämlich nicht in der Lage, die sie in der ursprünglichen Blüthe

haben mussten, verwachsen, sondern in einer derart verkehrten Lage, dass sie insgesamt ihre morphologische Oberseite dem Deckblatt zuwenden, daher auch das Gefässbündelsystem der Fruchtschuppe mit dem Xylem gegen das Xylem der Gefässbündel oder des einen Gefässbündels des Deckblatts zugekehrt ist. EICHLER konnte sich diese Verkehrung nicht anders erklären, als dass die Fruchtschuppe eine Excrescenz des Deckblattes, welches somit das eigentliche Fruchtblatt wäre, sein müsse. Allein die Rückbildungen der Fruchtschuppe in einen gewöhnlichen Achselspross bei den Abietineen zeigen alle möglichen Mittelstufen zwischen der zur Axe des Achselsprosses orientirten gewöhnlichen Lage der Carpelle und zwischen deren verdrehten Lage in der Fruchtschuppe. Auch findet sich eine vollständige Analogie in der gleichen Verkehrung der zur Doppelnadel verschmolzenen zwei Blätter des axillären Kurzzweiges von *Sciadopitys*, welche schon H. v. MOHL hervorgehoben hat. Sodann finden sich ähnliche Vorkommnisse bei den Gnetaceen und selbst bei den Angiospermen.

In der Gattung *Ephedra* sind nämlich auch die mit ihren Filamenten zu einem Säulchen vereinigten, aber in den Antheren freien Staubblätter insgesamt, besonders deutlich bei *E. altissima* mit nur zwei Staubblättern, mit ihren Antheren gegen das vordere Perigonblatt und gegen das Deckblatt gekehrt. Die männliche nackte Blüthe von *Cymodocea aequorea* (*Phucagrostis major*), einer Najadee, besteht ebenfalls aus zwei verwachsenen extrorsen Antheren, welche Anfangs mit den Innenseiten gegen einander, d. h. gegen das Centrum der Blüthe gekehrt sind; diese drehen sich aber im Verlaufe der Entwicklung, indem sie mit einander verwachsen, mit ihren Innenseiten (Oberseiten) gegen das vorausgehende Spathablatt. Was hier nun während der Entwicklung geschieht, das tritt bei den Fruchtschuppen gleich von allem Anfang an in die Erscheinung. Die Doppelanthere von *Cymodocea* ist ein Doppelblatt, welches mit dem vorausgehenden Spathablatt alternirt, die Fruchtschuppe aber ein ebensolches Doppelblatt (*Larix*) oder ein Tri- bis Polyphyllum auf einem äusserst kurzen Achselspross, welches gleichsam in adossirte, dem Deckblatt opponirte Stellung kommen muss, so wie z. B. bei den Monocotylen zwei zu einem Doppelblatt vereinigte Vorblätter eines Achselsprosses als sogenanntes zweikieliges Vorblatt in adossirte Stellung einrücken. (Siehe das weiter unter den „Gräsern“ Gesagte). In allen vorerwähnten Beispielen hat nämlich der Spross damit, dass seine zwei letzten oder einzigen Blätter oder auch mehrere Blätter

mit einander verschmolzen, seinen Vegetationspunkt, sein Centrum verloren, er ist oder wird zuletzt ein centrumloser Spross.

Wenn ein solcher Spross axillär und von Anfang an centrumlos ist und alle seine Blätter (ob zwei oder mehrere) zu einem Ganzen verschmolzen wie ein Blatt sich bilden, so muss auch dieses Ganze als wie ein Blatt dem Deckblatt seine Oberseite zukehren, ganz ebenso wie eine blosse Excrescenz. Insofern hat auch VAN TIEGHEM Recht, der die Fruchtschuppe der Coniferen überall für ein adorsirtes Blatt hielt, doch blieb ihm die phylogenetische Herkunft und somit die morphologische Bedeutung dieses Blattes verborgen. Ich habe einen solchen Spross, wie die Fruchtschuppe der Abietineen, Taxodien und Cupressineen und die sog. Doppelnadel von *Sciadopitys* es ist, ein *Symphyllodium* genannt. Ein *Symphyllodium* hat oft eine grosse habituelle Ähnlichkeit mit einem Kladodium, wofür auch bereits die Fruchtschuppe irrig, z. B. von MASTERS, gehalten worden ist, es ist aber das morphologische Gegentheil eines Kladodium, welches fast ganz axiler (kaulomatischer) Natur ist und höchstens kümmerliche Blätter trägt (*Phyllocladus*), wogegen das *Symphyllodium* zum grössten Theile blattwerthig ist und nur eine rudimentäre vegetationspunktlose Axe besitzt, in die es am äussersten Grunde übergeht. Wenn in Durchwachsungen der Zapfen die im *Symphyllodium* bestehende Vereinigung der Carpelle allmählich wieder aufgehoben wird, was wie eine Zertheilung der Fruchtschuppe aussieht, so kann das *Symphyllodium* wieder in den Normalspross übergehen, dadurch, dass die getrennten Carpelle wieder in die zum neugebildeten centralen Vegetationspunkt, der dann auch weitere Blätter bildet, gehörige Lage allmählich zurückgehen. Dies und nichts anderes findet in den von EICHLER ganz falsch gedeuteten abnormen Anamorphosen statt.

Interessant ist schliesslich noch die Thatsache, dass schon auf der Gymnospermenstufe, und zwar in den männlichen Blüten der Gnetaceen, das bei den Dicotyledoneen so häufige Dedoublement der Staubblätter zum ersten male auftritt. Nach M' NAB sind nämlich in der männlichen Blüthe von *Welwitschia* in der ersten Anlage nur 2 transversale Staminodialprimordien vorhanden, welche erst später in je 3 Specialanlagen zerfallen und so die 6 Staubblätter bilden. Das ist zwar der entwicklungsgeschichtliche Befund, aber richtig ist trotzdem STRASBURGER's ursprüngliche Auffassung, dass die 6 Staubblätter zwei Phyllomkreisen, einem unteren transversalen zweizähligen Kreis und einem oberen, mit ersterem diagonal gekreuzten Kreise,

wie bei *Ephedra fragilis*, angehören. Das Dedoublement ist nämlich auch hier nicht positiv, d. h. keine Spaltung zweier ursprünglichen Phyllome, sondern umgekehrt eine phylogenetisch spätere Vereinigung je dreier Blätter eines früheren 6-zähligen Androeceums, eine unvollkommen durchgeführte, bald wieder rückgängig gemachte Reduction auf nur 2 transversale Staubblätter. Die Reductionstendenz, welche bei *Ephedra altissima* und *Gnetum* das Androeceum auf nur 2 seitliche Stamina wirklich herabgesetzt hat, streitet bei *Welwitschia* mit der älteren erblichen Anlage, welche noch zu stark ist, um dauernd behoben zu werden, und daher die ursprünglichen 6 Staubblätter durch Dreitheilung der im Anfange der Entwicklung gebildeten zwei Anlagen wiederherstellt. Dies ist ein Dedoublement nur im entwicklungsgeschichtlichen, nicht im phylogenetischen Sinne; keine Theilung im letzteren Sinne, sondern eine anfängliche Vereinigung; das Dedoublement ist daher nicht positiv, sondern als das Gegentheil des positiven Dedoublements ist es negativ, gerade so wie ich das in meiner letzten Arbeit über das Reductionsgesetz<sup>21)</sup> für die Angiospermen nachzuweisen bestrebt war. Für die Gnetaceen ist diese negative Bedeutung des Dedoublements besonders einleuchtend, denn positives Dedoublement bedeutet Vermehrung der Phyllome eines Cyklus oder einer Formation, während bei den Gnetaceen in Anbetracht des polyandrischen Androeceums der älteren Cycadeen und selbst der Coniferen nur an eine Reduction der Staubblätter gedacht werden kann. Gewiss ist das 8- und 6-männige Androeceum der Gnetaceen ursprünglicher, älter als das 2zählige, das Dedoublement kann also nur als Übergang aus Mehrzähligkeit in Zweizähligkeit, d. i. als negativ gedeutet werden. Merkwürdiger Weise kommt genau dasselbe Dedoublement im Androeceum von *Fumaria* vor ( $A2 + 4$ ) und ist in derselben Weise wie bei *Welwitschia* zu deuten. (S. mein „Reductions-gesetz“ und in der gegenwärtigen Abhandlung den Abschnitt: „Das Dedoublement im Androeceum und Gynoeceum“ der Dicotyledonen).

Das Androeceum von *Ephedra monostachya* besteht aus 2 vierzähligen Kreisen, aber in den Kreisen alterniren die Staubblätter paarweise; im unteren Kreis 2 transversale, im oberen 2 mediane Paare. EICHLER hielt die beiden Kreise für ursprünglich 2-zählig und positiv dedoublirt, weil, wie er sagte, zwei wirklich vierzählige Kreise nicht so paarweise alterniren könnten. Das ist wohl richtig, aber der

<sup>21)</sup> Das Reductionsgesetz der Blüten, das Dedoublement und die Obdiplostemonie. Sitzungsab. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. 26. Jan. 1894.

obere Kreis ist selbst nicht ursprünglich bloß 4zählig, sondern 6zählig gewesen; dann aber mussten beide Kreise, so wie Fig. 1A zeigt, mit einander alterniren. Nun trat Reduction des äusseren Kreises auf die Zweizahl ein, und zwar zunächst unvollkommen, bestehend in einem blossen Zusammenrücken in 2 transversale Paare, die mit den Perigonblättern alterniren. Dieses Zusammenrücken hatte nach dem Reduktionsgesetze ein Schwinden der darüberstehenden lateralen Staubblätter des zweiten Kreises zur Folge, und die 4 übrigen Stamina des zweiten Kreises rückten bei *Ephedra monostachya* zu 2 medianen Paaren zusammen, als ein Übergang zum alternirenden 2-zähligen, also medianen Quirl

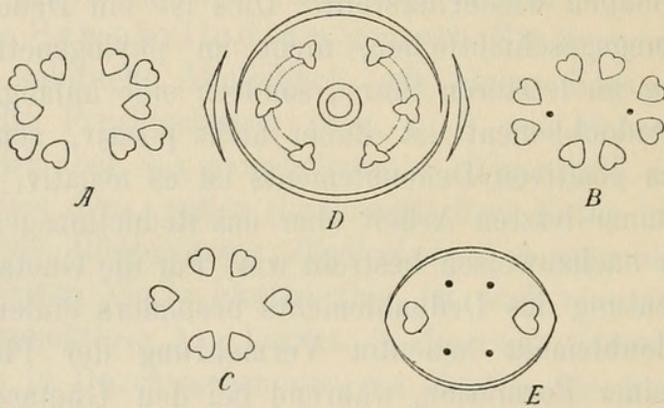


Fig. 1. Diagramme der Gnetaceen. A. Hypothetisches ältestes Androeceum der Gnetaceen; äusserer Staminalkreis 4-zählig, innerer 6-zählig. — B. Nächst jüngeres Androeceum von *Ephedra monostachya*; der innere Kreis 4-zählig geworden. — C. Androeceum von *Ephedra fragilis*; der äussere Kreis 2-zählig geworden. — D. Pseudohermaphrodite Blüthe von *Welwitschia mirabilis*; Androeceum ähnlich wie in C, jedoch anfangs in 2 dreizählige Gruppen contrahirt. — E. Männliche Blüthe von *Ephedra altissima*; die Glieder des inneren Kreises von C. geschwunden.

(Fig. 1B). Bei *Ephedra fragilis* vereinigten sich die Staubblätter in den Paaren des ersten Kreises vollständig, d. h. die Paare wurden durch einzelne Staubblätter ersetzt (Fig. 1C). Bei *Ephedra altissima* wurde der zweite 4zählige Kreis total reducirt und verschwand (Fig. 1E); bei *Welwitschia* scheint er im Beginne der Entwicklung ebenfalls geschwunden zu sein, seine Glieder sind aber mit den lateralen Staubblättern nur anfänglich zu ungetheilten Primordien vereinigt, sie kommen aber im weiteren Verlauf der Entwicklung wieder zum Vorschein, indem sie aus den Seitentheilen der beiden Primordien hervorsprossen (Fig. 1D). Die paarweise Alternation der Staub-

blätter bei der *Ephedra monostachya* kehrt übrigens bei viel höher stehenden Angiospermen *Glaucium* und *Chelidonium* wieder, worüber mein „Reductions-gesetz“ näheren Aufschluss gibt.

Wenn eingewendet würde, dass doch die Laubblätter der Gnetaceen opponirt sind, dass es also wahrscheinlicher sei, dass auch die Blüthenquirle ursprünglich 2-zählig waren (dieses Argument hat EICHLER, Blüthendiagramme I. S. 69 bereits angedeutet), so ist zu erwiedern, dass die opponirte Blattstellung der Gnetaceen ohne Zweifel aus der spiraligen, die bei den ihren Vorfahren näher stehenden, älteren Cycadeen und selbst bei den meisten Coniferen einzig herrschend und gewiss ursprünglicher ist, hervorging, desgleichen auch die cyklische Anordnung in den Blüthen der Gnetaceen aus der spiraligen, und dass aus dieser in den Blüthen zunächst mehrgliedrige Cyklen hervorgehen konnten, während in der Laubblattregion, vielleicht erst später, gewiss aber unabhängig von der Blüthenconstruction, die opponirte Blattstellung zu Wege kam. Bei den Angiospermen ist es ja nicht anders; auch bei diesen sind die Blätter meist spiralig oder opponirt, während die Blüthen meist aus 3- bis mehrgliedrigen Cyklen bestehen.

Die bemerkenswerthesten Thatsachen, die sich bereits bei den Gymnospermen nach Erkenntniss ihres Blüthenbaues, und zwar, nachdem nur drei verschiedene Ordnungen derselben existiren, leichter und sicherer als bei den so unvergleichbar mehr verzweigten Familienreihen der Angiospermen constatiren lassen, sind: 1. ausserordentlich mannigfache und weitgehende Reductionen, 2. verschiedenartige Verwachsungen und 3. die Ursprünglichkeit der spiraligen Anordnung der Laubblätter, Hochblätter und Blüthenphyllome, aus welcher erst die cyklische (also auch die opponirte) Blattstellung hervorgegangen ist. Es lässt sich erwarten, dass diese vornehmlichsten Ursachen phylogenetischer Umbildungen auch bei den Angiospermen eine grosse Rolle spielen werden, was im Nachfolgenden seine volle Bestätigung findet.

### III. Monocotyledoneen.

#### 1. Ursprung der Blumenkrone der Monocotyledoneen.

Im Bereiche der Monocotyledoneen begegnen wir zum ersten male einem in Kelch und Krone geschiedenen Perianth. Es ist vor-

theilhaft, die Frage nach dem Ursprung der Corolle zuerst bei den Monocotyledoneen zu ventiliren, weil bei diesen wegen der grösseren Einfachheit und Gleichartigkeit des ganzen Blütenbaues die Natur und Herkunft der Blumenkrone leichter und sicherer zu bestimmen ist als bei den in ihren Blüten viel mannigfaltiger und oft complicirter gebauten Dicotyledoneen.

Wir finden eine Corolle in den Familienreihen der Helobiae (Alismaceae, Hydrocharitaceae), der Farinosae (ENGLER) (Eriocaulaceae, Xyridaceae, Mayaceae, Rapataceae, Commelinaceae, Bromeliaceae), und der Scitamineae (Zingiberaceae, Marantaceae). Ein Schluss auf die Herkunft dieser Blumenkrone lässt sich aus folgender Erwägung gewinnen. Der typische Blütenbau der Monocotyledoneen, d. h. derjenige, der nicht nur am häufigsten, sondern auch als ein gewisser Höhenpunkt der Entwicklung der Blüthe in allen Verwandtschaftskreisen, in einigen beinahe constant, in andern nur vorübergehend angetroffen wird, ist pentacyklisch, so dass (in der Zwitterblüthe) 2 alternirende Kreise oder Cyklen auf das Perianth, zwei auf das Androeceum und der fünfte auf das Gynoeceum kommen. Diese Kreise, insbesondere die 2 Perianthkreise, sind allermeist 3zählig, als seltenere, reducirtere Variante, die in verschiedenen Familien vereinzelt auftritt, auch 2zählig, am seltensten alle 4zählig und sogar 5—6zählig (*Paris*, *Aspidistra*). Das Perianth ist somit mit  $P_3 + 3$ ,  $P_2 + 2$  oder  $P_4 + 4$  ( $P_5 + 5$ ,  $P_6 + 6$ ) zu bezeichnen. Als Mittelform zwischen dem in beiden Kreisen 3zähligen und anderseits 2zähligen Perigon wurde, obzwar selten und nur ausnahmsweise, auch  $P_2 + 3$  oder  $P_5$  beobachtet, wie bei manchen Restiaceen, Triuridaceen, nach EICHLER auch bei Araceen. Dieses monocotyle Perianth hat aber drei Stufen der Entwicklung, nämlich:

1. Beide Perianthkreise sind kelchartig, nämlich krautig oder trockenhäutig, grünlich oder braun gefärbt. Das ganze Perianth ist ein kelchartiges Perigon.

2. Der äussere Kreis ist kelchartig, der innere petaloid, zarter und gefärbt, als „Schauorgan“ ausgebildet; das Perianth besteht aus Kelch und Krone.

3. Beide Perianthkreise sind petaloid; es ist also wieder ein gleichartiges, aber kronenartiges Perigon vorhanden.

Das Perigon der ersten Stufe ist offenbar aus Hochblättern, die zuerst der nackten Blüthe vorangingen, hervorgegangen, nicht anders als das Perigon der Gnetaceen. Der Vergleich der drei Stufen des Perianths in der pentacyklischen Blüthe lehrt aber, dass die Krone der zweiten

Stufe dem zweiten Cyklus der ersten Stufe, das corollinische Perigon der dritten Stufe aber dem ganzen kelchartigen oder hochblattartigen Perigon der ersten Stufe homolog sein muss, d. h. dass auf der zweiten Stufe der innere Cyklus des Perigons der ersten Stufe sich zur Krone ausgebildet hat, auf der dritten Stufe aber beide Kreise des kelchartigen Perigons die petaloide Umbildung erfahren haben. Dies beweisen noch bestimmter die nicht seltenen Übergänge von einer Stufe zur anderen, und zwar in derselben Verwandtschaftsreihe, in derselben Familie. So haben die Liliaceen im Allgemeinen ein corollinisches Perigon, aber bei manchen Colchiceen ist es mehr oder weniger kelchartig (*Veratrum Lobelianum*) oder selbst in Kelch und Krone gesondert (*Paris*, noch besser *Trillium*), von den Butomaceen hat *Limnocharis* Kelch und Krone scharf geschieden, bei *Butomus* ist der Unterschied beider Kreise geringer, die nahe verwandten Junceagineen besitzen meist ein kelchartiges Perigon.

Hieraus ergibt sich, dass die Ansicht NÄGELI'S, nach welcher die Krone und das kronenartige Perigon aus Staubblättern sich metamorphosirt hätten, für die Monocotylen nicht aufrecht erhalten werden kann.

Die petaloide Ausbildung, sagt PRANTL<sup>22)</sup> ganz richtig, ist eine Erscheinung, welche an verschiedenen Blattgebilden auftreten kann, bald am ganzen Perigon, bald an dessen inneren Blättern, bald an Staubblättern, selbst an Fruchtblättern (Griffel von *Iris*) und bekanntlich auch an Hochblättern ausserhalb der Blüthe. Wenn letztere petaloid werden können, so kann dasselbe am hochblattartigen Perigon, entweder im inneren oder auch in beiden Kreisen geschehen.

Aber *Drude* beruft sich auch auf die nicht seltenen, besonders in gefüllten Blüthen vorkommenden abnormen Umbildungen der Staubblätter in petaloide Blättchen, theilweise noch mit Rudimenten der Antherenfächer, und speciell auf eine Antholyse von *Tradescantia*, also einer monocotylen Pflanze. So sehr ich nun den Werth der Antholysen und anderer auf Metamorphose beruhender Abnormitäten anerkenne, so kann ich doch die Berechtigung des im vorliegenden Falle gezogenen Schlusses nicht zugeben. Die Umbildung des Stamen ins Petalum beweist nur die gleiche morphologische Natur (Blattnatur) beider, sie zeigt, in welcher Weise Eines ins Andere übergehen kann und welche Theile des Staubblatts und des Petalum einander homolog sind, welche morphologische Bedeutung der Staubfaden, das Connectiv,

<sup>22)</sup> Engler's Botan. Jahrb. IX. Bd. 1887. S. 232.

die Antherenfächer haben, aber sie kann nichts darüber entscheiden, ob phylogenetisch das Kronblatt aus dem Staubblatt entstanden ist oder nicht. Denn in der Antholyse können sich die verschiedenen Formationen in einander umbilden, nicht nur die Staubblätter in die Kronblätter oder kronenartigen Perigonblätter, sondern auch der Kelch (*Primula chinensis*), die Carpelle (*Tulipa*), es können ja auch in Vergrünungen alle Blütenblätter in grüne laubblattartige Phyllome sich umwandeln (*Dictamnus*, *Rosa „viridis“* u. s. w.), woraus gar nichts über die Herkunft der einzelnen Blütenformationen sich folgern lässt. In gleicher Weise klärt uns eine Serie von Umbildungen des Ovulums in vegetative Fiederblättchen des Carpells darüber auf, dass das Fiederblättchen (sammt Sporangium) dem Ovulum homolog ist, auch wie und woraus die Integumente am Fiederblättchen entstehen, aber ob das Ovulum gerade aus einem so wie in der Vergrünung gebildeten vegetativen Ovularblättchen mit lateralem Nucellus phylogenetisch entstanden ist, das ist daraus nicht zu ersehen. Wenn ich früher geglaubt habe, dass dem so ist, so war ich im Irrthum. Die schöne Umbildung der Fruchtschuppe von *Larix* in einen Achselspross beweist die Homologie der ersteren mit dem Sprosse, dass aber der Spross, aus dem die Fruchtschuppe entstanden ist, gerade so ein vegetativer Spross (Knospe) war, folgt daraus nicht, vielmehr muss es ein Blüthenspross gewesen sein.

Ein staminodialer Ursprung einer Corolle wäre nur comparativ und nur dann nachzuweisen, wenn über das sonst herrschende Perigon hinaus bei einem Theile eines Verwandtschaftskreises oder einer Familie noch ein petaloider Kreis oder zwei, und zwar auf Kosten der gewöhnlichen Staminalzahl hinzukäme. In der That kommt so etwas bei den Zingiberaceen und Marantaceen vor, wo von den 6 sonst, z. B. auch bei den Musaceen, vorhandenen Staubblättern nur eines als wirkliches Staubgefäss (bei den Marantaceen auch schon halb petaloid), die übrigen blumenblattartig (als Staminodien) entwickelt sind. Hier bezeichnen wir aber diese Blumenblätter nicht als Krone, weil sie keinen vom Androeceum geschiedenen Cyklus bilden und weil schon das Perigon in Kelch und Krone differenzirt ist.

Während sich somit die Krone der Monocotylen nicht als Metamorphose der Staubblätter nachweisen und betrachten lässt, kommt das Umgekehrte bei *Halophila*, einer Hydrocharidee vor, in deren männlicher Blüthe eine Krone und überhaupt ein zweiter Perigonkreis fehlt, die 3 Staubgefässe aber mit den 3 Kelchblättern alterniren, woraus zu schliessen ist, dass die ursprüngliche Krone nicht abortirt oder

ganz geschwunden ist, sondern progressiv in die Staubblattformation umgebildet worden ist. Diese progressive Metamorphose von Kronblättern oder überhaupt von inneren Perianthblättern ist bei den Dicotylen, wie wir sehen werden, ein sehr verbreiteter Vorgang.

## 2. Die phylogenetischen Reductionen; Herkunft der perigonlosen Blüten.

Ich wende mich nun zur Phylogenie der Blüthe der Monocotylen im Allgemeinen, welche um so mehr besprochen zu werden verdient, als auch über diese verschiedene Ansichten laut geworden sind. Das pentacyklische Diagramm, so verbreitet es auch unter den Monocotylen ist, umfasst doch nicht alle in diesem Unterreich vorkommende Mannigfaltigkeit. Viele Abweichungen lassen sich mit Abtast einzelner Kreise, z. B. eines Staminalkreises oder eines Perianthkreises erklären, was man leicht aus der gestörten Alternation ersieht. Auch können ursprüngliche Zwitterblüthen eingeschlechtlich werden, indem entweder die männlichen oder die weiblichen Sexualblätter zunächst auf funktionslose Staminodien und Pistillrudimente reducirt werden und endlich ganz schwinden.

Solche Abänderungen lassen sich aber noch immer leicht auf das ursprüngliche pentacyklische Diagramm zurückführen. Schwerer fallen ins Gewicht jene Fälle, in welchen die Zahl vermehrt erscheint, indem z. B. statt zweier Staminalkreise ihrer 3, 4 und mehr auftreten, statt eines Carpidenkreises zweie. Auch giebt es, zwar nicht viele, Fälle, wo uns statt cyklischer Anordnung in den einzelnen Formationen ein spiraliger Verlauf zahlreicherer Glieder entgegentritt. Am weitesten abseits stehen dann solche sehr einfache Blütenconstructions, welche, wie es scheint, mit der sonstigen typischen Anordnung gar nichts gemein haben, in denen, wie EICHLER sagte, der ganze Bauplan ein anderer, von Grund aus verschiedener ist.

Es ist nun die Frage, ob ein so einfacher Blütenbau, wie ihn die meisten Najadeen, die Lemnaceen, Centrolepideen, die Gräser u. s. w. aufweisen, wirklich ursprünglich und vom typischen Monocotylenschema völlig unabhängig entstanden sein oder dennoch von dem letzteren abstammen könne, ob die polymeren und polycyklischen Blüten zu den normalen pentacyklischen in einem genetischen Verhältniss stehen, sowie ob die cyklischen Blüten von acyklischen

(spiraligen) abstammen oder letzteren gleichwerthig, d. h. ebenso originär gebildet sind.

Zwei Anschauungen stehen sich hier gegenüber, die von NÄGELI und die von ENGLER. NÄGELI<sup>23)</sup> lehrte, dass die spiraligen, die spirocyklischen und die cyklischen Blüten aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien vorstellen, dass die Blütenphyllome zuerst in grosser und unbestimmter Zahl auftreten, dass in cyklischen Blüten zuerst eine grössere und unbestimmte Zahl von Quirlen, und in den Quirlen eine grössere Blätterzahl entwickelt war, welche dann auf eine kleinere und bestimmte Zahl reducirt wurden.

Ich will nur noch bemerken, dass ich diese Auffassung als richtig anerkennend, in meinem „Reductions-gesetz“ den allgemeinen Reductionsgang in den Blüten auf S. 7 nachstehend geschildert habe: „Sowie nun die quirlige Blattstellung aus der spiraligen hervorgegangen ist, so sind auch die ältesten cyklischen Blüten aus acyklischen entstanden, und die hemicyklischen bilden das Übergangsstadium. In den acyklischen Blüten waren Perigon, Androeceum und Gynoeceum unbestimmt reichblättrig (wie z. B. noch bei *Calycanthus*, *Adonis* u. a. Ranunculaceen). Zuuächst wurde das Perigon cyclisch und auf eine bestimmte Zahl von Kreisen (meist 1--2) und von Gliedern (meist 5, 4, 3) in den Kreisen beschränkt. Das Androeceum blieb noch polymer, ebenso das Gynoeceum, und zunächst noch spiralig (viele Ranunculaceen). Dann wurden auch die beiden Geschlechtsformationen cyclisch. Das Gynoeceum wurde früher auf einen Kreis beschränkt und die Gliederzahl nahm ab; länger blieb das Androeceum polymer und polycyclisch. Ein Gipfelpunkt in der regelmässigen Anordnung wurde in der pentacyklischen und durchaus isomeren Blüte erreicht.

Der weitere phylogenetische Process bestand in dem Herabsinken der isomeren pentacyklischen Blüte auf solche Formen, in denen die Gliederzahl einzelner oder zuletzt aller Kreise reducirt wurde, so dass abermals eine Anisomerie, und zwar am ehesten und häufigsten im Gynoeceum, dann auch im Androeceum stattfand.“

Ich habe dort, als zu meinem Zweck nicht gehörig, nicht erwähnt, dass die Blüte durch Schwinden des Perigons nackt werden, zuletzt auch die ganze Blüte auf wenige Glieder oder auf ein einziges Sexualblatt reducirt werden kann.

<sup>23)</sup> Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.

Gegen NÄGELI'S Ansicht hat sich ENGLER,<sup>24)</sup> dem eine reiche Erfahrung und gründliche Kenntniss des Pflanzensystems zur Seite steht, gewendet. Man könne nicht in einem Verwandtschaftskreise, in welchem die Zahl der Glieder oder Quirle schwankt, die Minderzähligkeit ohne Weiteres als die jüngere, die Vielzähligkeit als die ältere Stufe annehmen, weil auch bei ein und derselben Art die Zahl der Glieder eine bald grössere, bald kleinere sein kann. Die quirlige und die spiralige Blattstellung der Laubsprosse und Blüten betrachtet ENGLER als gleichwerthig, d. h. nicht eine von der anderen abgeleitet. Ferner meint er, dass nackte Blüten ebenso ursprünglich sein können, wie behüllte, denn es sei absolut nicht einzusehen, weshalb gerade alle angiospermen Pflanzen einmal eine Blütenhülle besessen haben sollen, während wir doch eine solche bei der Mehrzahl der Gymnospermen nicht finden.

Wenn ich in meiner Schrift über des Reductionsgesetz ENGLER'S Ausführungen nicht beachtet habe, so geschah dies selbstverständlich nicht, um den von mir hochgeschätzten Autor zu ignoriren, sondern weil eine längere schwere Augenkrankheit eine Erweiterung der bereits vor 1892 in der Hauptsache ausgearbeiteten Abhandlung nach jener Seite hin mir nicht mehr gestattete. Hier ist jetzt der Ort, ENGLER'S Einwürfe im Speciellen in Erwägung zu ziehen.

Als sicher kann zunächst angenommen werden, dass die ältesten Blüten der Angiospermen, also auch die der Monocotylen, den ältesten Gymnospermenblüthen, nämlich denen der Cycadeen, analog gebaut, jedoch zwittrig gewesen sein müssen; denn von den so eigenthümlich reducirten Coniferen und Gnetaceen konnten keine Angiospermen ihren Anfang nehmen. Diese ältesten Blüten waren also in gleicher Weise in beiden Geschlechtern polymer und spiralig gebaut; von ihnen müssen sowohl die typischen pentacyklischen Blüten als auch die atypischen sehr vereinfachten Blüten der Monocotylen durch Reduction abgeleitet entstanden sein.

Die Reduction, welche zum typischen pentacyklischen Baue führte, war natürlich geringer als jene, welche so einfache und ärmliche Blüten wie die vieler Najadeen, Centrolepideen, Lemnaceen u. s. w. zur Folge hatte. Die spiralige Anordnung, welche sich ja in der vegetativen Region der Monocotylen meistens noch erhalten hat, ging in den Blüten früher oder später in die cyklische über. Spuren

<sup>24)</sup> Die systematische Anordnung der monokotyledoneen Angiospermen. 1892. S. 5 u. a. — Syllabus der Vorlesungen, grosse Ausgabe. 1892. S. XI.

der spiraligen Anordnung finden sich ja noch jetzt in den cyklischen Blüthen; sehr allgemein ist wenigstens der erste Perigonkreis, manchmal auch noch der zweite, eigentlich ein mehr zusammengezogener Spiralcyclus nach  $\frac{1}{3}$ ; bei den Alismaceen sind die Carpelle noch z. Th. spiralig und zahlreich. Dass die Spiralstellung und die Quirlstellung gleich ursprünglich und gleichwerthig wären, ist phylogenetisch unmöglich, eine muss vorausgegangen sein und dies ist offenbar die Spiralstellung, welche dadurch in Quirlbildung überging, dass zwischen den Gliedern eines Spiralcyclus die Stengelglieder bis auf Null sich verkürzten, und ebenso die Zeitintervalle zwischen der Anlage der Glieder eines jeden Cyklus. Was ferner die Reduction der Quirle und Quirlglieder betrifft, so kommen Übergänge zwischen dem pentacyklischen Diagramm und dem ursprünglichen polymeren Blütenbau im selben Verwandtschaftskreise vor, nämlich mehr als 2 Staminalquirle (z. B. Alismaceen, Hydrocharideen, sogar Liliaceen), mehr als ein Carpidenquirl (ebenfalls bei Helobieen). Nachdem einmal der Typus der pentacyklischen trimeren (und dimeren) Blüthe erreicht war, erhielt sich entweder die Entwicklung auf diesem Höhenpunkte, höchstens hier und da durch Abortus eines Perigon- oder Staminalkreises, oder einzelner Glieder der Cyklen vereinfacht (die meisten Farinosae, Liliiflorae, Scitamineae, Microspermae), oder dieser Culminationspunkt wurde bald verlassen, indem die Organisation der Blüthe, wohl in Folge besonderer Anpassungen, auf sehr einfache, atypische Verhältnisse herabsank (*Lilaea*, Centrolepideen etc.). Das Alles ist doch so einfach und verständlich als möglich und in vollster Übereinstimmung mit NÄGELI's phylogenetischen Principien. Nur das kann zweifelhaft erscheinen, ob alle Reductionen der ältesten polymeren und spiraligen Blüthen auf sehr atypischen einfachsten Blütenbau (Najadeen etc.) das Stadium der typischen pentacyklischen Blüthe passirt haben, und ob die perigonlosen Blüthen insgesamt in letzter Linie von perigonbegabten abstammen. Es wäre ja möglich, dass die ältesten, polymeren Angiospermenblüthen gleich denen der Cycadeen noch kein Perigon, sondern nur Hochblätter unter der Blüthe besaßen, und a priori kann nicht geleugnet werden, dass gewisse nackte Blüthen sehr alter Pflanzenformen (etwa der Pandanaceen) direct von jenen alten Urblüthen sich herleiten könnten. Dies womöglich zu entscheiden, bedarf es einer eingehenderen Betrachtung der einzelnen Verwandtschaftskreise und Familien.

Der gegen NÄGELI's Principien erhobene Einwand, dass bei ein und derselben Pflanzenart die Zahl der Glieder in den Cyklen und

die Zahl der Cyklen selbst grösser oder kleiner variiren kann, scheint mir nicht unbesiegbar zu sein; in einer solchen Gattung und Art ist eben die Zahl nicht so fixirt, dass nicht unter Umständen eine weitere, freilich nicht andauernde Reduction, oder auch eine Vermehrung, die auf einen früheren Zustand zurückweist, möglich wäre. Wenn z. B. *Paris quadrifolia* mit 5- und 6gliedrigen Kreisen variirt, so braucht das keine fortschrittliche Variation zu sein; es kann sein, dass sie damit zu einem älteren Zustand zurückkehrt, der bei *P. incompleta* regelmässig ist; *Paris* mit terminaler Blüthe, freien Griffeln scheint eine sehr alte Smilacacee zu sein, in der noch höhere Gliederzahlen herrschen, *Trillium* mit 3zähliger Blüthe dagegen ist in dieser Beziehung auf das typischere Diagramm vorgeschritten. Auch die von EICHLER bezeugte Fähigkeit der *Paris quadrifolia*, einen zweiten oberen Carpidenkreis zu entwickeln, darf wohl als atavistisch angesehen werden.

ENGLER unterscheidet in dem Unterreich der Monocotyledoneen zwei Stufen; auf der ersten tieferen Stufe befinden sich jene Familienreihen, in welchen die Zahl der Blüthentheile vorherrschend unbeständig ist; das sind die Helobiae, Glumiflorae und Spadiciflorae, welche letztere aber in die Pandanales, Spathiflorae (Araceae), Principes (Palmae) und Synanthae (Cyclanthaceae) aufgelöst werden. Auf der zweiten höheren Stufe, zu welcher die Farinosae (Enantioblastae em.), die Liliiflorae, Scitamineae und Microspermae gehören, ist die Zahl der Kreise beständig, nämlich 5, die Blüthen sind vollständig oder reducirt pentacyklisch.

Ich lasse nun die Verwandtschaftsreihen und Familien der ersten Stufe Revue passiren, um an ihnen die Richtigkeit meiner vorhin im Allgemeinen skizzirten Auffassung der Phylogenie der monocotylen Blüthen zu prüfen und mit ENGLER'S Ansichten, welche auf HARMS einen grossen Eindruck gemacht zu haben scheinen, zu vergleichen.

Principes. Sehr viele Palmengattungen haben das gewöhnliche pentacyklische trimere Diagramm der Monocotylen. Doch gibt es auch ziemlich viele, die im Androeceum noch nicht so weit vorgeschritten sind, indem sie statt zweier Staubblattquirle deren auch 3 bis 10 und noch mehr, einige (*Ptychococcus* z. B.) mehr als 100 Staubblätter, einige wenige noch 2 Carpidenkreise besitzen, wodurch sie eine nähere Stellung zu den polymeren monocotylen Urblüthen, also ein relativ höheres Alter bekunden. Die alterthümlichste Gattung ist *Phytelephas*, nicht nur mit zahlreichen Staubblättern der männlichen Blüthe, sondern auch mit 4—9-fächerigem Fruchtknoten und

einer besonders im weiblichen (pseudohermaphroditen) Geschlecht vielblättrigen (oft mehr als 10-blättrigen, im männlichen manchmal, so bei *Phyt. Ruizii*, schon mehr reducirten, 2 + 2-zähligen) Blüthenhülle. Reductionen unter das Niveau der pentacyklischen trimeren Blüthe kommen auch vor, namentlich nur ein Staubblattkreis und Abort eines bis zweier Carpelle des trimeren Gynoeceums. Am meisten reducirt ist aber *Nipa* mit nur 3 zu einer Columella (wie bei *Gnetum* und *Ephedra*) vereinigten Staubblättern, mit perigonlosen weiblichen Blüthen, einfächerigem, einnarbigen Fruchtknoten und einsamiger Frucht. Mit Recht sagt ENGLER, dass die Phytelephantoideae an den Anfang, die Nipoideae dagegen an das Ende des Palmensystems gehören. Wenn wir erwägen, dass auch unter den Liliiflorae, die der zweiten Stufe im Engler'schen System angehören, einige Gattungen mehr als 6 Staubblätter besitzen [oceanische Arten von *Smilax* § *Pleiosmilax* mit 8 bis 20 Staubblättern in den männlichen Blüthen, *Pleea* mit 6 Staubblättern im äusseren Kreise, 3 im inneren, also wie bei *Alisma*, *Vellozia* mit mehrmal 6, oft 18, sogar bis 66, Staubblättern, welche freilich in 6 Bündel vereinigt sind, worüber später<sup>25)</sup>], so sehen wir, dass der Unterschied des Blüthenbaues der Principes und der Liliiflorae auf der zweiten Stufe nur relativ ist; die Gattungen mit zahlreicheren Staubblättern sind bei den Palmen noch häufiger als bei den Liliifloren, auch ist das Gynoeceum noch nicht allgemein auf einen trimeren Kreis reducirt<sup>26)</sup> und hat sich in *Phytelephas* ein besonders alter Typus noch erhalten. ENGLER bemerkt somit ganz richtig, dass die Palmen in der Mitte stehen zwischen den Monocotyledoneen mit unbestimmter, d. h. oftmals höherer Gliederzahl und denjenigen mit zumeist fixirter Quirl- und Gliederzahl, welche dem typischen Monocotylendiagramm entspricht. Ausserdem bestätigen die Palmen die im Allgemeinen oben geschilderte Phylogenie der Blüthe: zuerst wird das Perigon auf die typische Zahl reducirt, dann das Gynoeceum, zuletzt das Androeceum, welches am längsten polymer und öfter noch hochpolyandrisch bleibt.

<sup>25)</sup> S. das folgende Cap. 3. Das Reductionsgesetz und das Dedoublement.

<sup>26)</sup> Ausnahmsweise beobachtete EICHLER auch an üppigen Exemplaren der *Paris quadrifolia*, wie bereits bemerkt, einen zweiten oberen Carpidenkreis, nach WYDLER beruht die Füllung der Maiglöckchen z. T. darauf, dass statt zweier drei Perigone und drei Staminalkreise unter dem Carpidenkreise gebildet werden. Solche Vorkommnisse, weit entfernt, die NÄGELI'schen Principien zu widerlegen, zeigen nur die Wiederkehr älterer, sonst bereits abgethaner Stadien, wenn sie auch natürlich durch äussere Einflüsse, wie reichlichere Stoffzufuhr, wieder verursacht werden.

Synanthae. Die Cyclanthaceae sind einerseits den ältesten Palmen, anderseits den Araceen näher verwandt, sie zeigen aber einen sehr eigenthümlichen Entwicklungsgang und sind in einer Beziehung noch alterthümlicher als die Palmen, in anderer aber weiter vorgeschritten. Das Androeceum der männlichen Blüthen ist in der Unterfamilie der Carludoviceae polyandrisch wie bei *Phytelephas* und anderen alten Palmengattungen, ihr Perigon ebenfalls vielblättrig, bei *Evodiantus* sogar in zwei vielgliedrigen Kreisen; in der entschieden jüngeren Unterfamilie der Cyclantheae (Gattung *Cyclanthus*) ist aber das Androeceum der männlichen Blüthen bereits auf die für die Monocotylen typische Zahl 6 reducirt und deren Perigon geschwunden. Die weibliche, eigentlich aber pseudohermaphrodite Blüthe (welche auch für die Cyclanthaceen das ursprüngliche Vorhandensein von Zwitterblüthen beweist) besitzt immer ein Perigon und Staminodien; sie ist bei den Carludoviceae in deutlichster Weise pentacyklisch geworden in der dimeren, im Gynoeceum tetrameren Variation (wie bei *Potamogeton*), das Perigon ist nämlich 4-zählig mit 4 supraponirten fadenförmigen Staminodien (also nach der Formel  $P2 + 2A2 + 2$ ), die 4 Carpelle alterniren aber mit den Staminodien und dem Perigon im Ganzen. Der Fruchtknoten bekundet ein höheres Alter als bei den Palmen durch seine vielsamigen, parietalen 4 Placenten, zeigt aber einen Fortschritt gegenüber den Palmen darin, dass er unterständig, also mit dem Perigon vereinigt geworden ist. In der Gattung *Evodiantus* ist er noch frei über die Oberfläche des Kolbens ausgebildet, bei *Carludovicea* und *Cyclanthus* besteht noch ein weiterer Fortschritt darin, dass alle Fruchtknoten mit ihrem unteren Theil der Kolbenaxe gleichsam eingesenkt, also mit einander zu einem Ganzen vereinigt sind, über welches nur die Perigonblätter, Staminodien und Narben hervorragen, während die männlichen Blüthen auf der Oberfläche des Kolbens frei zwischen den Obertheilen der weiblichen Blüthen stehen. *Cyclanthus* weist dann noch eine weitere merkwürdige und anderwärts unerhörte progressive Umbildung auf, die darin besteht, dass die Scheidewände zwischen den in Kreisen oder in fortlaufender Spirale angeordneten Fruchtknoten geschwunden sind, so dass der ganze Ring oder die ganze Spirale der zahlreichen weiblichen Blüthen nur eine gemeinsame Höhlung aufweist. Auch die Cyclanthaceae bestätigen durchaus auf das Schönste die Richtigkeit der NÄGEL'schen Principien. Deren Blüthen besaßen ursprünglich eine vielblättrige Blüthenhülle, die auch bei den männlichen Blüthen so geblieben oder (bei *Cyclanthus*), gleich wie die Blüthen-

hülle der weiblichen Blüthe von *Nipa*, geschwunden ist. Das polymere (spiralige?) Androeceum hat sich in den durch Reduction männlichen Blüthen polymer erhalten oder ist (wiederum in der jüngeren Gattung *Cyclanthus*) 6-zählig geworden, in den weiblichen Blüthen ist es nach der gewöhnlichen Regel ebenfalls, und zwar auf 4 Staminodien, reducirt; die Reduction der Carpiden auf einen 4-zähligen Kreis hat aber schon vor dem Auftreten der heutigen Repräsentanten der Familie, also frühzeitig stattgefunden; die pentacyklische pseudohermaphrodite Blüthe bildet wieder den Gipfelpunkt der phylogenetischen Entwicklung.

*Spathiflorae*. Über die Araceae habe ich wenig zu bemerken, weil ENGLER, der vorzüglichste Kenner dieser Familie, die in derselben stattgefundenen Reductionen nach NÄGELI'S Principien anerkennt. Die Blüthen sind hier zum kleineren Theile noch zwitterig und mit dicyklischem Perianth ( $P3 + 3$  oder  $P2 + 2$ ) versehen, dann auch typisch pentacyklisch, mit 2 dem Perigon isomeren Staminalkreisen und einem Carpidenkreis. Darüber hinaus steigt die Zahl der Quirle nie, d. h. die älteren Araceen reichen nicht weiter zurück als bis zur Bildung des typischen Monocotylenbaues, solche alterthümliche Formen wie bei den Palmen und Cyclanthaceen kommen bei ihnen nicht vor. Dagegen sind progressive Reductionen sehr häufig in allen Blüthenformationen, als auch Differenzirung in eingeschlechtige Blüthen, und namentlich schwindet, besonders in den letzteren, das Perigon spurlos. Dass die Nacktblüthigkeit hier secundär ist und auf Reduction beruht, erkennt auch ENGLER an, der das Schwinden des Perigons auf die gedrängte Stellung der Blüthen am Kolben und auf den Ersatz durch die gemeinsame einhüllende, oft corollinische Spatha als ursächliche Momente zurückführt, obzwar, wie er zugleich betont, die Nacktblüthigkeit nicht immer mit einer vorgeschrittenen Entwicklung der Spatha verbunden ist. Die vielfachen Reductionen und sonstigen progressiven Umbildungen (namentlich Vereinigungen), welche die Araceenblüthen successive durchgemacht haben, hat ENGLER in den Natürl. Pflanzenfamilien II. 3. S. 107 so treffend und übersichtlich in den einzelnen Phasen recapitulirt, dass ich mich damit begnügen kann, auf dieses Capitel einfach zu verweisen.

Die Lemnaceen, dem Verwandtschaftskreise der Araceen zugehörig, wurden von EICHLER unter jene Familien gerechnet, die sich auf das Monocotylenchema absolut nicht zurückführen lassen und die er für sehr primitive Pflanzen hielt, weshalb er sie an den niedrigsten Anfang der Monocotyledoneen stellte. Und doch kann die Ein-

fachheit ihres Blütenapparats nur eine Folge weitgehender Reduction sein, sowie auch ihr vegetativer Spross, der an Thallome niederer Kryptogamen erinnert, im Bereiche der Phanerogamen nichts Ursprüngliches sein kann. Daher hat ENGLER, meines Erachtens mit Glück, die Lemnaceen von den Pistioideen, mit denen sie bereits RICHARD u. A. vereinigt hatten, einer bereits sehr reducirten letzten Gruppe der Araceen, abzuleiten versucht. Sowie der blühende Spross von *Pistia* im vegetativen Theile nur ein Grundblatt (Niederblatt) und ein Laubblatt bildet, so auch der Spross von *Spirodela*, doch ist dessen Laubblatt terminal geworden, weil mit ihm der Spross, ohne einen Vegetationspunkt zu bilden, definitiv abgeschlossen wird; *Lemna* hat dann auch das Grundblatt verloren und ihr vegetativer Spross ist nun auf ein einziges Sprossglied, im Sinne meiner Sprossgliedlehre (Anaphytosenlehre) reducirt. Das Sprossglied ist in der That ein einfaches Thallom, dessen oberer Theil (bei *Lemna* oberhalb der Taschen gelegen) als Blatt anzusehen ist, weil er in der Verbindung mehrerer Sprossglieder im gewöhnlichen mehrgliedrigen Sprosse, seitwärts von deren Sympodium (Axe) ausbiegend, als gewöhnliches Blatt erscheint, was auch beim Grundblatte des zweigliedrigen Sprosses von *Spirodela* der Fall ist. Den Blütenapparat von *Lemna* und *Spirodela*, der zwar seitlich am Spross in der Tasche entspringt, betrachtet ENGLER als homolog dem reducirten Blütenkolben von *Pistia*, weil man ihn wenigstens phylogenetisch als endständig auffassen könne. Das ist auch ganz richtig, denn wenn der vegetative Spross mit einem terminalen Blatt sich begrenzt hat, so muss die sonst terminale Fortsetzung des Sprosses, die im blühenden Zustand wieder gebildet wird, lateral unter dem terminalen Blatte auftreten, ebenso wie am monocotylen Keim die Stammknospe unter dem terminalen Cotyledon seitlich angelegt wird.

ENGLER selbst stellte seine Auffassung mehr bedingungsweise auf, nämlich wenn die Ableitung der Lemnaceen von dem *Pistia*-Typus angenommen wird; es sei aber kein Beweis dafür zu erbringen,<sup>27)</sup> dass diese Auffassung die allein richtige ist; an anderer Stelle sagt er: Ob der apicale Sprosstheil von *Lemna* und *Spirodela* als ein pseudoterminal (warum nicht terminal?) Blatt aufzufassen sei, möge hier dahingestellt bleiben. Ich gestehe, dass ich weniger tolerant bin und für ENGLER's scharfsinnige, über das Niveau der vulgären Morphologie sich vortheilhaft erhebende und von mir als

<sup>27)</sup> Natürliche Pflanzenfamilien II. 3. S. 159.

richtig erkannte Auffassungsweise mit voller Entschiedenheit einstehe. Zur besseren Stütze und zum Beweise derselben weise ich noch auf die Embryologie von *Pistia* und *Lemna* und auf die Entwicklungsgeschichte der Stolonen von *Pistia* hin, wovon wir die Kenntniss den ausgezeichneten Untersuchungen HEGELMAIER'S verdanken. Der Embryo von *Pistia* und *Lemna* hat wie derjenige der meisten Monocotyledoneen einen terminalen Cotyledon; er ist anfänglich gewiss ein einfaches Thallom, dessen apicaler Theil, eben der Cotyledon, bei allen Monocotyledoneen ganz gewiss ein Blatt ist, da er später eine Blattscheide bildet, hin und wieder, z. B. bei manchen Liliaceen, ergrünt und blattartig sich ausbildet, schliesslich auch bei *Pistia* und allen übrigen Monocotylen, nachdem der Embryonalspross sich weiter entwickelt hat, zu dieser Sprosse wie andere Blätter lateral erscheint. Die Weiterentwicklung des Embryonalsprosses von *Pistia* und vielen anderen Monocotylen geschieht derartig, dass seitlich unterhalb des Cotyledon die blättertragende Axe sich regenerirt und zwar bedeutungsvoller Weise nicht gleich monopodial, sondern sympodial, durch consecutive Sprossung eines Sprossgliedes nach und aus dem anderen vorhergehenden (was einen Hauptpunkt der Beweisführung meiner, von den Botanikern beharrlich ignorirten Sprossgliedlehre oder Anaphyosenlehre bildet). Bei den Lemnaceen bleibt der Embryonalspross auf jener Stufe der Entwicklung stehen, wo er nur aus einem Cotyledon und seinem Stengelglied besteht und so ein einfaches Thallom vorstellt; denn die sogenannte Plumula, welche seitlich am Embryo unter dem Cotyledon entsteht und von einer Gewebefalte überwachsen wird, und aus welcher auch die erste Wurzel entspringt, ist nicht homolog der Plumula anderer Monocotylen und auch der Dicotylen, sondern ist ein seitlicher Spross, der bei *Lemna* ebenso einfach bleibt wie der Embryonalspross, und dessen apicaler Theil, der sich später flach laubartig ausbildet, ebenso ein terminales Blatt desselben ist, wie der Cotyledon ein terminales Blatt des Embryonalsprosses. Auf der Rückenseite dieses ersten Seitensprosses entsteht, ebenfalls von einer Gewebefalte des letzteren überwacht und so in eine Tasche eingesenkt, ein Enkelspross, der sich im Wesentlichen seinem Mutterpross und dem grossmütterlichen Embryonalspross gleich verhält, jedoch bereits zwei seitliche Taschen für weitere Tochttersprosse bildet und somit schon ganz einem gewöhnlichen vegetativen *Lemna*-Sprosse gleich gebildet ist. Sein apicaler Theil ist offenbar homolog dem Cotyledon des Embryonalsprosses und wie dieser ein terminales Blatt. Der vegetative Spross einer *Lemna* ist also ein auf der

niedrigeren thalломatischen Entwicklungsstufe des begrenzten Embryonalprosses verharrender Spross, welcher nur aus einem Blatt und seinem ebenfalls flach ausgebildeten, zur Basis verschmälerten Stengelglied besteht und einem einfachen Sprossglied gleichwerthig ist.

Der Ausläufer von *Pistia* entwickelt sich ähnlich einem monocotylen Embryonalpross, er bildet zwar zuerst ein seitliches scheidenförmiges Vorblatt (Grundblatt), wächst aber unmittelbar in die Anlage eines terminalen Blattes aus, seine Axe regenerirt sich aber am Grunde dieses Blattes, wie die Embryonalaxe am Grunde des Cotyledon, mittelst einer seitlichen Sprossung, welche sodann durch dichotome Theilung (!) weitere Sprossglieder und Blätter bildet. Der Ausläufer von *Pistia* entspricht vollkommen dem Sprosse von *Spirodela*, welcher gleichfalls ein seitliches Grundblatt erzeugt und mit dem terminalen Laubblatt endigt; wenn er zur Blüthe gelangt, regenerirt sich dieser Spross ebenso durch seitliche Sprossung im Grunde der Tasche, wie der Stolo von *Pistia*, wenn er weitere Laubblätter zu produciren sich anschickt, und ebenso wie der fortbildungsfähige Embryonalpross von *Pistia* und anderen Monocotyledoneen.

Der seitliche Blüthenspross der Lemnaceen ist also sicher homolog dem terminalen Blütenstande von *Pistia*, der auch hier auf das Grundblatt und auf das einzige, aber laterale Laubblatt des Blütenprosses folgt; es ist kein neuer Spross, sondern nur eine des terminalen Laubblatts der Lemnaceen wegen lateral erfolgende Fortsetzung des vegetativen Sprosses.

Dass manche Botaniker aus diesen lange bekannten Thatsachen noch immer nicht die Überzeugung von der Existenz terminaler Blätter und selbstständiger Sprossglieder geschöpft haben, kann ich mir nur durch den eingewurzelten Conservativismus erklären, mit dem sie an vererbten Vorstellungen der vulgären Morphologie hängen. Zweifelhafte und irrige Folgerungen aus der Entwicklungsgeschichte, welche den traditionellen Anschauungen entsprechen, werden oft und gern gezogen, aber wo die Entwicklungsgeschichte wie hier zu einer Reform der Grundanschauungen, deren diese dringend bedürftig sind, ordentlich auffordert, da geht man über sie hinweg, als ob sie gar nichts zu bedeuten hätte. —

Das zarthäutige, schuppenförmige oder sackartig geschlossene Blatt am Grunde des Blütenstandes von *Lemna* und *Spirodela* erachtet ENGLER ganz richtig als gleichwerthig der Spatha der Araceen,

die zwei Staubgefäße und das unioarpelläre Pistill als ebensoviele monomer reducirte Blüten einer kleinen, dem Aroideenkolben entsprechenden Inflorescenz. Ich stimme dem bei und möchte den Vergleich mit dem Blütenstand von *Pistia*, in deren Nähe nach allem Vorhergehenden die Lemnaceen als stark reducirte Lebensformen sich abgezweigt haben, noch genauer ausführen. Bei *Pistia* steht das Carpell der einzigen weiblichen Blüte am Grunde der Kolbenaxe gegenüber der Spathamediane, die kleine quirlige Gruppe von männlichen Blüten darüber auf der Medianseite der Spatha, mit welcher die Kolbenaxe vereinigt ist. Dieselbe Stellung gegen den Rücken der Spatha haben auch die 2 männlichen Blüten der *Lemna*, das Pistill steht auf der Gegenseite.

Einen Einwand gegen diese Gleichstellung und gegen die Deutung der Staubgefäße und des Pistills von *Lemna* als ebensoviele Blüten scheint aber die Entwicklungsgeschichte abzugeben. Es entstehen nach HEGELMAIER zuerst nacheinander die beiden Staubgefäße, dann die Spatha und zuletzt das Pistill. Demnach scheinen die Staubgefäße am Blüthenspross tiefer zu stehen als das Pistill, also eher nach Art und Weise einer Zwitterblüte, wofür auch HEGELMAIER in der Folge (Bot. Zeitg. 1871) das Ganze gehalten hat. Denn es ist ganz unwahrscheinlich, dass der Blütenstand von *Lemna*, nachdem diese mit *Pistia* nahe verwandt ist, zwei untere männliche und eine obere (etwa terminale) weibliche Blüte haben könnte, nachdem nicht nur bei *Pistia* sondern bei allen Araceen mit Blüten getrennten Geschlechts gesetzmässig die weiblichen Blüten am Kolben tiefer stehen, und die männlichen weiter oben. Allein dieser scheinbare Widerspruch erklärt sich damit, dass hier, wie auch sonst öfter, die Entstehungsfolge nicht genau der morphologischen (räumlichen) Reihenfolge entspricht, was schon damit bewiesen wird, dass auch die Spatha, welche zu allererst angelegt werden sollte, erst nach den Staubgefäßen auftritt. Die Axe des Blütenstandes ist nämlich auf ein Minimum verkürzt, sodass die männlichen Blüten mit den weiblichen zusammenrücken, die ersteren, welche eigentlich höher stehen sollten, eilen, wie öfter die männlichen Organe, in der Anlage und Entwicklung voraus, die Spatha, die am tiefsten steht, folgt nach und zuletzt erscheint verspätet die nach ihr kommende weibliche Blüte.

Was endlich den vegetativen „Beispross“ betrifft, der sich oberhalb des Blütenstandes in der Tasche meist noch vorfindet und gleichwie ein Abschnitt an der Basis der Anlage des ersten längeren Staubgefäßes auftritt, so könnte man geneigt sein, ihn für identisch

mit dem verkümmerten gewöhnlichen geminderten Sprosse der nicht blühenden Pflanze zu halten, welcher mit der Anlage der männlichen Blüthe congenital vereinigt sich erhebt und dann von letzterer sich abtrennt; noch wahrscheinlicher aber ist es mir, dass er einer der verkümmerten, sterilen Blütenanlagen gleichwerthig ist, welche bei *Pistia* an der Basis der männlichen Blüten sich bilden.<sup>28)</sup>

Die vulgäre Morphologie muss eine grosse Schwierigkeit darin finden, ein einzelnes Staubgefäss wie hier bei den Lemnaceen als Blüthe anzusehen. Das Pistill, auch wenn es wie hier monomer (unicarpellär) ist, kann sie eher nach der Schablone als Blüthe verstehen, weil sie hier eine Axe annimmt, um welche sich das Carpell ringförmig, also seitlich, erheben kann.

Das geht aber bei dem Staubgefäss, das man nothgedrungen als reducirte Blüthe ansehen muss, nicht an. Man muss es im Sinne jener Morphologie, die von terminalen Blättern nichts wissen will, entweder als pollenbildende Axe (Kaulom) ansehen oder eine rudimentäre (entwicklungsgeschichtlich nicht nachgewiesene) Axe supponiren, an der das Blatt pseudoterminal entsteht.<sup>29)</sup> Aber das pseudoterminal Blatt ist hier eine Fiction und die pollenbildende Axe ist ein phylogenetisches Unding. Ihre Vertheidiger haben zwar auch schon die Hypothese aufgestellt, dass an einer solchen Axe früher Staubblätter gewesen sind, welche aber unterdrückt worden seien, womit die Pollenbildung in die Axe aufgenommen wurde. Diese nebelhafte Hypothese verliert aber allen Halt, wenn beachtet wird, dass die angeblichen Pollenaxen, wie hier bei den Lemnaceen, ganz denselben Bau und Zusammensetzung, dieselben 2 zweifächerigen, selbst nach einer Seite orientirten Theken u. s. w. aufweisen, wie andere angiosperme Staubgefässe von unzweifelhafter Blattnatur, und somit die Eigenthümlichkeiten ihres Baues wieder von Staubblättern geerbt haben. Wären nach jener Hypothese pollenbildende Axen möglich, so würden sie zweifelsohne anders aussehen und anders gebaut sein wie Staubblätter.

Die Lemnaceen sind gerade ein sehr vorzügliches Objekt, an welchem die morphologische Bedeutung der aus einem einzigen Staubgefäss bestehenden Blüten, welche auch sonst noch (bei *Najas*, *Zanichellia*, *Biarum*, *Arisarum*, *Casuarina* etc.) wiederholt gefunden

<sup>28)</sup> EICHLER hatte schon den nicht weiter begründeten Einfall, dass man den Beispross „vielleicht als eine durch den Druck gegen die Decke der Spross tasche abortirte Blüthe betrachten könnte.“ Freilich der Druck, mit dem EICHLER so gern operirte, spielt auch hier keine Rolle.

<sup>29)</sup> EICHLER Blüthendiagramme I. S. 79.

werden, klar demonstriert werden kann. In der männlichen Blüthe von *Pistia* sind nach ENGLER zwei Staubblätter zu einem Synandrium vereinigt, ähnlich also wie die zwei Staubblätter von *Cymodocea aequorea*, oder wie die 2 Staubfäden von *Gnetum*, sie bilden ein Doppelblatt, welches zur Blütenaxe terminal steht. Wir wissen aber jetzt, belehrt durch das Studium abnormaler Doppelblätter, dass ein Doppelblatt zuletzt in ein vollkommen einfaches Blatt übergehen kann; ein terminales Doppelblatt kann somit auch in ein terminales einfaches Blatt übergehen, was für die Ableitung von *Lemna* aus *Pistia* sicher der Fall ist, wenn anders wirklich bei *Pistia* ein Synandrium existirt. Da am männlichen Blüthenspross sonst keine anderen Phyllome entwickelt sind als das terminale Staubblatt, so ist auch die „Axe,“ zu welcher letzteres terminal ist, die denkbar einfachste, d. h. ein einziges Stengelglied, und dieses mit dem terminalen Blatt ein Sprossglied. Der Blüthenspross ist auf ein pollenbildendes Sprossglied reducirt. Nun ist es interessant, dass der vegetative Spross von *Lemna* (ohne Grundblatt), morphologisch (nicht physiologisch) betrachtet, dasselbe Gebilde ist, wie die männliche und wie die weibliche Blüthe der Lemnaceen; denn alle drei sind auf ein Sprossglied reducirte Sprosse mit terminalem Blatte, welches in der männlichen Blüthe als Staubblatt, in der weiblichen als Fruchtblatt, an dem vegetativen Sprosse aber als terminales Laubblatt ausgebildet (wie man sagt, metamorphosirt) ist; und alle diese Sprossglieder sind nur verschiedenen metamorphosirte Wiederholungen des Embryonalsprosses der Lemnaceen.

In der Morphologie klärt ein wohlverstandener Fall andere, vielleicht weit abliegende Fälle auf. So kann auch das aufgeklärte Staubgefäß der Lemnaceen zum Verständniss und zur Bestätigung des Verständnisses der weiblichen Blüthen jener Coniferen beitragen, welche nur aus einem einzigen Ovulum (Podocarpeen, wahrscheinlich auch *Araucaria* und *Agathis*) bestehen; denn diese Blüthe ist in gleicher Weise ein auf ein Sprossglied reducirter Spross, das Ovulum das monomer reducirte Fruchtblatt auf einem sehr rudimentären, wie am Staubgefäß von *Lemna* vom Blatt nicht deutlich abgesetzten Stengelglied.

Wie einfach und praecis demonstrativ, von gesuchten Hypothesen frei ist die Darstellung, welche sich uns hier aus der zuerst von ENGLER angebahnten Vergleichung der Lemnaceen mit *Pistia*, aus der Vergleichung ihrer Embryologie und Entwicklungsgeschichte ergeben hat. Ich habe mich deshalb bei dieser kleinen Familie so lange auf-

gehalten, weil sie in Folge ihrer Reductionen in den Blüthen wie im vegetativen Theile ungemein wichtige und gut verbürgte Aufschlüsse über manche andere analoge Gestaltungen zu geben im Stande ist.

Helobiae. In dieser natürlichen, aus mehr Familien als die früheren Reihen bestehenden Gruppe ist die Zahl der Sexualquirle z. Th. noch grösser als 3, von Gattung zu Gattung wechselnd, also ähnlich wie bei den Principes. Dies ist der Fall bei den Alismaceen, Butomaceen, Juncagineen, Aponogetoneen und Hydrocharitaceen; Fruchtblattkreise sind hier in der Regel zwei drei- oder 2-zählige, manchmal noch mehrere (Hydrocharitaceae), oder die zahlreichen monomeren Pistille sind sogar noch spiralg angeordnet (manche Alismaceen), doch kann das Gynoeceum auch auf nur einen 3-zähligen Kreis herabgehen (*Scheuchzeria*, *Aponogeton*), oder es kann der äussere Kreis verkümmert und steril sich ausbilden (*Triglochin*). Das typische pentacyklische Diagramm wird in diesen Familien nur selten erreicht (z. B. bei *Scheuchzeria*). Wie die Carpelle, so haben auch die Staubblätter, wenn zahlreich, in seltenen Fällen (manche *Alismaceen*, wohl auch *Limnocharis*) spiralgige Anordnung bewahrt, auch sonst ist bei cyklischer Anordnung die Quirlzahl noch grösser (3, 4 und mehr Quirle), es kommen aber auch die typischen 2 Quirle vor (besonders Butomaceen und Juncagineen), schliesslich tritt Reduction auf einen Kreis ein. Der äusserste oder einzige Kreis besteht manchmal noch aus 6 Gliedern, welche meist paarweise vor den Sepalen genähert stehen.

Ausserdem kommen noch manchmal ausserhalb des normalen Androeceums oder um den Fruchtknoten herum (*Limnocharis*, *Stratiotes*) Kränze von drüsigen Fäden vor, die man wegen ihrer späten Entstehung als blosse „Discuseffigurationen“ gedeutet hat, in denen ich aber nur sehr reducirte, abgeschwächte, darum so verspätete Staminodien erblicken kann. Nach ROHRBACH<sup>30)</sup> sind sie nämlich im regelmässigsten Falle in 2 alternirenden Quirlen angeordnet, jeder Quirl aus 3 viergliedrigen Querzeilen; der episepale Quirl entsteht früher als der epipetale, welcher aber mehr nach aussen, gegen die Petala verschoben ist. Ich zweifle hiernach nicht, dass die zwei Quirle der Discusfäden stark reducirte, im Schwinden begriffene Staminalquirle bedeuten, deren Glieder ähnlich wie das reducirte Perigon von *Eriophorum* und wie die Perigonblätter (und oberen

<sup>30)</sup> Beiträge zur Kenntniss einiger Hydrocharideen. Abh. d. naturf. Ges. zu Halle 1871.

Hochblätter) von *Typha* collateral zertheilt oder positiv dedoubliert sind. Dafür spricht auch BUCHENAU's Beobachtung 10—11-männiger Blüten von *Butomus*, in welchen die 1·2 überzähligen Staubblätter deutlich unterhalb des normalen äusseren 6-männigen Staminalkreises inserirt auftraten, und zwar genau episepal, entsprechend dem episepalen Staminodialquirle (Discus) von *Stratiotes*. EICHLER wendete zwar gegen BUCHENAU's Ansicht ein, dass ein unterdrückter episepaler Staminalkreis gegen das Alternationsgesetz verstossen würde, weil der folgende 6-zählige Staubblattkreis einem ebenfalls episepalen 3-zähligen Kreise aequivalent ist, und glaubte deswegen jene accessorischen Staubgefässe damit erklären zu sollen, dass ausnahmsweise statt paarigen Dedoublements, welches er für den normalen äusseren Staminalkreis annahm, Spaltung in 3 Theile erfolgte, von denen der dritte mittlere Theil nach aussen gedrängt wurde. Das ist aber eine blosser Vermuthung und es erklärt sich diese Störung der Alternation nach meiner Ansicht damit, dass von den beiden sonst ganz geschwundenen Staminalkreisen atavistisch ein bis 2 Glieder des episepalen Kreises wieder zum Vorschein kommen, während der epipetale Kreis unterdrückt bleibt. Auch bei *Hydrocharis* sind diese zwei Kreise als Staminodien vorhanden, der episepale aus 3 einfachen oder dedoublierten Staminodien, der epipetale, wieder nach aussen verschobene in Vereinigung mit den Blumenblättern und aus deren Basis entstehend. EICHLER hielt diese epipetalen Staminodien, die A. BRAUN ganz richtig als solche aufgefasst hatte, für blosser paracorollinische Anhängsel der Petalen. Nachdem aber selbst wohlausgebildete epipetale Stamina und ihnen infraponirte Petalen aus gemeinsamen Primordien entstehen können, so ist es nicht zu verwundern, dass die abgeschwächten und nach aussen verschobenen epipetalen Staminodien mit den Petalen congenital vereinigt erscheinen. Eben deshalb, weil in der männlichen Blüthe von *Hydrocharis* die 2 Staminalkreise wohl entwickelt sind, haben auch deren Petalen kein „Honigsschüppchen,“ wie in der weiblichen Blüthe, was noch mehr für die staminodiale Natur dieser scheinbaren Anhängsel der Blumenblätter spricht.

Ein vielblättriges Perigon, wie bei *Phytalephas* unter den Principes, kommt hier nirgends mehr zur Ausbildung, vielmehr ist ein dicyklisches Perianth ( $P3 + 3$  oder  $P2 + 2$ ) die Regel, welche nur die Ausnahme zulässt, dass der innere Kreis sammt den supraponirten Staubgefässen schwindet (*Triglochin montevidensis* nach SEUBERT)<sup>31)</sup>

<sup>31)</sup> BUCHENAU fand hier den inneren Kreis sammt inneren Staubblättern nur

oder durch die Sexualblätter (bei *Halophila*) ersetzt wird. Beide Perigonkreise sind nur bei den Juncagineen gleichartig und kelchartig, bei den Alismaceen, Butomaceen und Hydrocharitaceen ist der äussere kelchartig, der innere kronenartig. Die Homoeochlamydie der Juncagineen ist offenbar ursprünglicher, die Heterochlamydie durch spätere Differenzirung der Kreise entstanden.

Besondere Reductionen der Blüthentheile zeigen aber *Lilaea* und *Aponogeton*. Die Zwitterblüthe von *Lilaea* hat nur ein zartes vorderes Perigonblatt (auch als Deckblatt gedeutet), ein darüber stehendes Staubblatt und ein nach hinten fallendes Carpid. Ich möchte diese Blüthe von einer dimeren Juncagineenblüthe (nach Art von *Tetroncium*) ableiten, in welcher die unteren, lateralen Blüthenhüllblätter und Stamina geschwunden sind (wie bei *Ruppia*), ebenso die äusseren (bei *Triglochin* schon rudimentären) Carpiden, von den medianen Theilen aber nur das vordere Perigonblatt und Staubblatt und das hintere Carpid sich wirklich entwickelt hat.

*Aponogeton* hat meist nur 2 nach vorn gerichtete, corollinische Blüthenhüllblätter, seltener 3 oder nur eines; nach ihrer Stellung, da sie in der tetracyklischen trimeren Blüthe mit den äusseren Staubblättern und Carpiden alterniren und nach  $\frac{1}{2}$  oder  $\frac{2}{3}$  gestellt sind, entsprechen sie den Kronblättern der Alismaceen und Butomaceen, mit denen die Gattung wohl näher verwandt ist, somit muss der äussere kelchartige Kreis als geschwunden betrachtet werden. Mit ihm wäre die Blüthe der meisten Arten pentacyklisch, während bei *A. distachyus* die Zahl der Carpiden (bis 6) und die Zahl der Quirle grösser ist und offenbar eine ältere Bildung anzeigt.

Was die Phylogenie des kurz besprochenen natürlichen Familiencomplexes betrifft, so kann dieselbe nicht anders beurtheilt werden als diejenige der Palmen oder der Araceen. Wenn bei den Palmen die polyandrischen Blüthen ursprünglicher und älter sind als die pentacyklischen, bei den Araceen die pentacyklischen älter und ursprünglicher als die nackten und mit geringerer Zahl von Staubblättern begabten, was ja auch ENGLER anerkennt, so muss doch das Gleiche auch für die Helobiae Geltung haben. Da die Familiengruppe natürlich ist und verwandte Typen in sich begreift, so müssen diese Familien nach rückwärts in einer gemeinsamen, vielleicht weit zurückliegenden und wie alle solche Stammformen nicht mehr existirenden

---

kleiner, doch bisweilen verkümmert, er will aber die Möglichkeit nicht bestreiten, dass er eventuell auch ganz unterdrückt werden kann.

Stammform zusammenlaufen und ihren Ursprung genommen haben. Wenn wir einen genetischen Zusammenhang unter den Organismen ähnlicher Bildung annehmen (und an dem zweifelt wohl Niemand mehr), so muss die Stammform unbestimmt viele Sexualblätter gehabt haben, weil sonst die zahlreichen Sexualblätter vieler Helobiae unerklärlich blieben, ja jene Sexualblätter müssen zunächst spiralig angeordnet gewesen sein, weil wir noch Spuren dieser Anordnung im Gynoeceum und Androeceum der Helobiae finden. Denn zur Annahme einer armblättrigen Stammform, etwa einer tricyklischen, die in späteren Generationen neue Cyklen hinzugebildet hätte, liegt kein triftiger Grund vor, wogegen uns auf Schritt und Tritt Thatsachen der Blütenmorphologie begegnen, die wir nicht anders denn als Ergebnisse von Reductionsvorgängen uns erklären können. Eine geringe Zahl ist auch eine bestimmte Zahl und um so constanter, je bestimmter sie ist, die unbestimmte ist variabler. Wenn ENGLER die grössere Variabilität in den Zahlenverhältnissen einer Familie als Anzeichen höheren Alters, die grössere Constanz und Bestimmtheit als Zeichen einer weiter fortgeschrittenen Bildung betrachtet, so stimme ich dem sehr gern bei, aber dem widerspricht gar nicht, dass die grössere Zahl der Glieder und Quirle auf ein höheres Alter hindeutet, da sich ja eine solche gerade in den Familienreihen mit schwankenden Zahlenverhältnissen, wie gerade hier bei den Helobiae, findet. Wenn ENGLER sagt, die mehrzählige und die minderzählige Blütenform in einem Verwandtschaftskreise könnten neben einander entstanden sein, so kann ich das nur so verstehen, dass eine bestimmte minderzählige Blüthe neben einer bestimmten mehrzähligen Blüthe entstanden sein kann. Das ist ganz richtig, aber die minderzählige Blüthe muss, wenn sie mit einer mehrzähligen wirklich verwandt ist, sei es auch nur mittelbar, durch eine Reihe von Zwischenformen schliesslich doch von einer mehrzähligen Blüthe abstammen, von der zuletzt auch die gewisse mehrzählige Blüthe, ohne die Zahl ihrer Glieder und Quirle viel geändert zu haben, sich herleitet.

---

Während die bisher besprochenen Familien der Helobiae durch ein gut entwickeltes, oft differenzirtes, selten theilweise reducirtes Perigon sich auszeichnen und überhaupt seltener Reductionen unter das Niveau einer pentacyklischen Blüthe aufweisen, so ist in der Familie

der *Najadeen* (oder *Najadaceen* Eichler<sup>32)</sup> non Magnus) eine immer weiter fortschreitende Vereinfachung der Blüthe und namentlich auch eine Reduction der Blüthenhülle zu bemerken. Die vollkommenste Blüthe, die bei *Potamogeton* vorkommt, ist pentacyklisch, im Perigon und Androeceum dimer, im Gynoeceum tetramer ( $P2 + 2 A2 + 2 G4$ ). Es werden zwar häufig die Perigonblätter für blosse Connectivexcrescenzen der Antheren angesehen, so von EICHLER, dem ASCHERSON folgt. Ich halte jedoch mit HEGELMAIER, dem auch ENGLER geneigt ist beizustimmen, die Perigonschuppen von *Potamogeton* für selbständige Blätter, wenn sie auch mit den sitzenden Antheren am Grunde zusammenhängen; sie erscheinen entwicklungsgeschichtlich ganz selbständig, vor den Antheren, was zu einer Excrescenz der letzteren durchaus nicht passt.

EICHLER hatte für seine Ansicht nur den Grund, dass auch die Antheren von *Ruppia* am Grunde ihrer Rückseite ein mehr oder weniger deutliches Schüppchen besitzen, welches unzweifelhaft eine Connectiveffiguration sei.

Sodann berief er sich auf gelegentlich auftretende 3- und 2zählige Blüthen (nach MAGNUS), in welchen die Staubgefäße auch immer über den Perigonblättern stehen, während sie sich mit einem selbständigen Perigon kreuzen müssten. Was *Ruppia* betrifft, so sehe ich nirgends einen Beweis der „unzweifelhaften Connectiveffiguration“ und halte auch bei dieser die unter den Antheren stehenden Schüppchen für Perigonblätter, die nur mehr reducirt und im Schwinden begriffen sind, daher auch erst nach den Staubblättern und aus deren Grunde sich bilden, etwa wie die Blumenblätter der Primulaceen. Die Blüthe ist auf nur 2 Antheren mit ihren äusseren Schüppchen reducirt, welche nach ASCHERSON<sup>33)</sup> median stehen; das transversale erste Paar von *Potamogeton* ist also sammt den Perigonblättchen bei *Ruppia* geschwunden. Das ist nichts so Befremdliches, wenn man sich an *Lilaea* erinnert, sowie daran, dass bei *Triglochin montevidensis* (*striata*) der eine (dort innere) Perigonkreis sammt den superponirten

<sup>32)</sup> Wenn ich die Benennung *Najadeae*, *Orchideae* etc. nach alter Weise gebrauche, so geschieht es, weil dieselbe für den gewöhnlichen Gebrauch bequemer, kürzer und eingebürgerter ist als der schwerfälligere uniformirte Name *Najadaceae*, *Orchidaceae*, womit die Berechtigung dieser Uniformität der Familiennamen (auf *aceae*) in einem streng systematischen Werke nicht bestritten werden soll.

<sup>33)</sup> EICHLER nennt und zeichnet sie transversal, wie mir scheint, irrig; da die Antheren in 2 fast ganz getrennte Hälften (Theken) getheilt sind, so ist ein Irrthum im Zusammenfassen der zu einander gehörenden Hälften leicht möglich.

Staubgefäßen (nach BUCHENAU) verkümmern und (nach SEUBERT) auch ganz schwinden kann. Die 2zähligen Blüten von *Potamogeton* sind dann ebenso mit gelegentlicher Unterdrückung zweier Perigonblätter und der ihnen supraponirten Antheren der 4zähligen Blüthe zu erklären; die 3zähligen sind aber eine Modification der 2zähligen und weisen (ebenso wie die 3zähligen Blüten von *Althenia*) auf einen älteren trimeren Typus zurück, von dem auch die Najadeen ausgegangen sind. Auch unter den Dicotyledoneen finden sich solche reducirte 3zählige, mitunter auch 2zählige Blüten mit 3 oder 2 den Perigonblättern superponirten Staubblättern, so bei Urticaceen, Moreen, Chenopodiaceen, Amarantaceen, Santalaceen, Visceen, die EICHLER im II. Theile seiner Diagramme selbst aufführt. Unter den Najadeen selber hat *Althenia* in der weiblichen Blüthe 3 exquisite Perigonblätter und 3 innen vor diesen stehende Pistille; in der männlichen Blüthe aber umhüllt ein 3-zähniges Perigon (in welchem 3 Perigonblätter hoch hinauf vereinigt sind) entweder 3 zweifächerige, der Länge nach zu einem Synandrium verwachsene, wohl auch vor den Zähnen stehende Antheren, oder eine centrale, in der Verlängerung der Blütenaxe stehende einfächerige Anthere. Es ist mir nicht zweifelhaft, dass diese trimeren dicyklischen Blüten durch Trennung der Geschlechter und durch Schwinden von Cyklen aus einem pentacyklischen Typus wie *Potamogeton* reducirt worden sind, womit sich die Superposition der Kreise wie in den 2- und 3-zähligen *Potamogeton*-Blüthen am natürlichsten erklärt. Der Vergleich der triandrischen Blüten von *Althenia* mit den monandrischen derselben Gattung gibt auch wieder eine Aufklärung über die Bedeutung des terminalen Stamen. Wie schon bemerkt, kann ein aus der Vereinigung zweier oder dreier Blätter hervorgegangenes Doppel- oder Tripelblatt durch Reduction in ein einfaches Blatt übergehen; hier sind nun bei einigen Arten 3 Stamina zu einem terminalen Tripelblatt vereinigt, welches zwar in der Fortsetzung der Axe sich bildet, aber dennoch seiner Herkunft nach offenbar kein axiles Gebilde ist. Wenn bei anderen Arten von *Althenia* das Tripelblatt in ein einfaches Blatt übergeht, so wird dieses ein terminales Blatt sein müssen, in welchem die 6 ursprünglichen Pollenfächer in ein centrales Fach sich vereinigt haben.

Noch näher an *Potamogeton* heran tritt *Zanichellia*. Hier sind noch die 4 Carpelle der ersteren in der weiblich gewordenen Blüthe erhalten; ihre Blütenhülle ist zwar ungetheilt (ganzrandig), und MAGNUS glaubt auch aus der Entwicklungsgeschichte nachgewiesen

zu haben, dass sie nur einem umfassenden, geschlossenen Blatte entspricht; aber der comparative Morphologe kann im Hinblick auf die Potamogetonen und auf *Althenia* nicht zweifeln, dass diese Hülle phylogenetisch der Verschmelzung von vier oder vielleicht (nach *Ruppia*) nur zwei ursprünglichen Perigonblättern entspricht, mag sie auch jetzt ontogenetisch wie ein Blatt sich betragen. Die männliche Blüthe von *Zanichellia* hat aber auch schon das Perigon verloren und besteht meist aus nur einem Staubblatt, welches die Oberseite seiner extrorsen Anthere dem vorausgehenden Spathablatt zukehrt und die Axe beschliesst. Nach den Untersuchungen von MAGNUS entsteht dieses Staubblatt auch terminal aus dem Sprossgipfel. EICHLER bezweifelt das aber, weil ihm gegenüber bisweilen eine zweite extrorse Anthere angetroffen wird. Ich zweifle jedoch durchaus nicht an der Richtigkeit der Beobachtung, bestreite aber die daran geknüpfte MAGNUS'sche Deutung der Anthere als axiler Bildung. Im Fall sich nämlich zwei Stamina bilden (wie bei *Ruppia*), so entsteht eines oder auch beide natürlich lateral, einander gegenüber, findet aber Reduction auf ein Stamen statt, so bildet sich dieses terminal aus dem Axenscheitel, bleibt aber gewiss ein Blatt so gut wie die 2 opponirten Antheren. Wieder ein anderer Beweis für die Blattwerthigkeit auch des terminalen Stamen, zugleich eine Widerlegung der Hypothese, dass sich letzteres durch die Aufnahme des Pollengewebes geschwundener Antheren in eine Kaulomaxe erklären lasse.

Der nächste Übergang leitet zu *Cymodocea* hinüber. Hier ist das Perigon sowohl in der männlichen als auch in der weiblichen Blüthe geschwunden, die Blüthen sind nackt geworden, nur von vegetativen Spathablättern anfangs geschützt. Die weibliche terminale Blüthe besteht hier aus 2 opponirten monocarpiden Pistillen, und ganz analog auch die männliche terminale Blüthe aus 2 wenigstens im ersten Entwicklungsstadium ebenfalls opponirten extrorsen Antheren (nach BORNET). Diese drehen sich aber dann so in seitliche Lage zu einander, dass sie ihre Oberseiten dem vorausgehenden Spathablatt zuwenden, wobei sie während ihrer Weiterentwicklung zu einem 8-fächerigen, an der Spitze gespaltenen, terminalen Doppelstaubblatt (congenital) verwachsen, welches dieselbe Stellung zur vorausgehenden Spatha zeigt wie das terminale Stamen von *Zanichellia*. Hier geschieht also der Übergang aus zwei Staubblättern zu einem terminalen auch schon entwicklungsgeschichtlich, womit die sonst unbegreifliche Verdrehung mit gleichzeitiger Verwachsung sich erklärt. Auch die Pistille der weiblichen Blüthe fordern zum Nachdenken

auf; obzwar sie jedes in 2 fädliche Griffel ausgehen, so bilden sie sich doch aus einem einzigen Fruchtblatt, welches dann beiderseits, sich theilend, in die Griffel auswächst. Dies erinnert genau an die Bildung der zweinarbigen Pistille der Gräser, über welche ich mir schon früher<sup>34)</sup> eine eigene Ansicht gebildet habe, auf die ich noch zu sprechen komme. Analog jener Ansicht erkläre ich mir auch die Bildung zweier Narben am einzigen Fruchtblatt von *Cymodocea*, nämlich nicht durch phylogenetische Spaltung, sondern im Gegentheil durch Vereinigung je zweier Carpelle zu einem Doppelblatt, welches dem Doppelstaubblatt derselben Gattung analog sich gebildet hat, obwohl dieser Ursprung nicht mehr so deutlich wie beim Doppelstaubblatt ist, weil die entwicklungsgeschichtliche Vereinigung verloren ging, so dass dies zunächst einfache Carpell erst in der Folge zur Bildung zweier Gipfeltheile gelangt und damit seine Doppelblattnatur documentirt. Hiermit gewinnen wir einen schönen Anschluss an *Ruppia*: zwei Antheren und 4 Carpiden, welche aber, die ersteren noch ontogenetisch zu einem terminalen Doppelstamen, die letzteren phylogenetisch, zu 2 zweispitzigen Doppelcarpiden geworden sind. Bei *Halodule* sind die 2 einfachen Carpiden schon perfekt, nämlich 1narbig.

*Posidonia* schliesst sich in anderer Weise an die Potamogetoneae an; sie hat z. Th. noch Zwitterblüthen wie diese, aber auch kein Perigon mehr und wie *Althenia* 3, aber freie Antheren; das Gynoeceum ist aber bereits auf ein Carpid reducirt. Bei den Zostereen sind die eingeschlechtigen Blüthen auf einzelne (wieder wie bei *Cymodocea* 2-spaltige) Carpelle und einzelne Stamina herabgesunken, so dass diese in den Blüthen (analog den Lemnaceen unter den Spathiflorae) höchst reducirten Abkömmlinge an den Schluss der ganzen Familie (und nicht an den Anfang, wie es oft geschieht) gestellt werden sollten. Dass die Blüthen von *Zostera* nicht zwitterig, sondern monoecisch sind, geht aus dem Vergleich mit der dioecischen zweiten Gattung *Phyllospadix* mit genügender Sicherheit hervor.

Es bleibt noch die Gattung *Najas* zu besprechen, welche MAGNUS zum Typus einer eigenen Familie (seiner Najadaceen), getrennt von den übrigen Najadeen der älteren Schriftsteller (seinen Potamogetonaceen), erhoben hat. Die männliche Blüthe hat eine terminale Anthere wie *Zanichellia* und noch genauer wie *Althenia*; dieselbe ist bei *N.*

<sup>34)</sup> Über den Ährchenbau der brasilianischen Graspattung *Streptochaeta*. Sitzungsab. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. 11. Jan. 1889.

*minor* einfächerig wie die von *Althenia filiformis*, und wenn sie 4 im Kreuz stehende Fächer besitzt (*Najas major*), so liegt die Annahme nahe, dass sie aus 2 zweifächerigen Antheren durch deren vollkommene Vereinigung entstanden sein könnte, wie die 6-fächerige von *Althenia cylindrocarpa* durch weniger vollständige Verwachsung dreier Antheren. Nach allem Vorhergehenden ist auch das Stamen von *Najas* ein terminales Blatt und kein Axengebilde. Die 2 Hüllen der männlichen Blüthe entstehen wie einfache Blätter als gleichförmige Kreiswülste, was aber hier ebensowenig wie bei *Zanichellia* die Möglichkeit ausschliesst, dass sie, gleich den zwei Perigonkreisen von *Potamogeton*, aus je zwei Blättern phylogenetisch hervorgegangen sein könnten. Das einzige Carpid schliesst ein basales, aus der „Blüthenaxe“ emporgewachsenes Ovulum ein und ist entweder nackt oder von einer Blüthenhülle umgeben, welche oben mit 5 bis 6 Stachelzähnen versehen ist. Die 2—4 Narben- und Stachelschenkel, in die sich oberwärts das Carpid theilt, sind ebenso wie die Narben von *Cymodocea* und *Zostera* zu beurtheilen, als Erbtheil nach ursprünglichen 2 bis 4 Carpellen, welche im Wege der Vereinigung auf ein Carpell reducirt wurden. Der Umstand, dass die Narbenzipfel erst später am oberen Rande des Carpells emporwachsen, spricht nicht dagegen, so wenig wie z. B. die Entwicklung der Blattscheide der Equiseten gegen ihre Bedeutung als Blätterquirl. Die Entwicklungsweise lässt eben bei metamorphen und reducirten Gebilden die phylogenetische Herkunft und morphologische Bedeutung sehr oft gar nicht mehr erkennen. Alles in Allem kann ich an den Blüthen von *Najas* nichts sehen, was nicht auch andere Najadeen (Potamogetoneen) ähnlich besitzen würden, höchstens das basale Ovulum, welches aber zur Abtrennung der Gattung von den übrigen Najadeen nicht genügt, da z. B. bei den Aroideen noch grössere Verschiedenheiten in der Placentation, hängende und basiläre Samenanlagen vorkommen. Ich finde daher nach der hier begründeten Auffassung die Aufstellung zweier Familien statt einer nicht berechtigt, trotzdem dieselbe von Kennern wie ASCHERSON und ENGLER gebilligt wird.<sup>35)</sup> MAGNUS hatte einen Grund dazu zufolge seiner eigenthümlichen Ansicht der weiblichen Najasblüthe. Gemäss dem Glaubenssatz, dass Alles, was terminal an der Axe entsteht, auch axiler Natur ist, betrachtete er das Ovulum und das Stamen als Axengebilde, ersteres als echte Knospe, und

<sup>35)</sup> Ich würde die Najadeen (*Najas*) nur als Unterfamilie der Najadaceen neben den Potamogetoneen, Cymodoceen, Zostereen etc. gelten lassen.

deshalb beide als homolog, sodann auch das Carpid als homolog der inneren Blüthenhülle der männlichen Blüthe, also auch als Blüthenhülle. Dahin führt consequent die rein entwicklungsgeschichtliche Deutung und Vergleichung. Zu dem, was schon EICHLER dagegen eingewendet hat, bemerke ich noch, dass, wäre jene entwicklungsgeschichtliche Deutung richtig, *Najas* nicht nur eine eigene Familie bilden würde, sondern eine Gymnosperme wäre, einer Gnetacee (terminales Ovulum in einer Blüthenhülle) ganz ähnlich, was doch in jeder Beziehung absurd ist. Das Ovulum ist, auch terminal zur Blüthenaxe, eben keine Knospe, die terminale Anthere auch nicht axil, letztere auch nicht dem Ovulum homolog, sondern dem zum Ovulum gehörigen Carpid. In schwierigen morphologischen Fragen kann nur ein eingehender systematisch-morphologischer Vergleich, dazu auch noch die Kenntniss der Abnormitäten (hier der Doppelblätter), nicht aber die alleinige Entwicklungsgeschichte, zu richtigen Ergebnissen oder Anschauungen führen; die Entwicklungsgeschichte kann dazu nur einen Beitrag liefern, der aber nicht nach blossen Raumbestimmungen (terminal oder lateral) dogmatisch ausgebeutet werden darf.

Die Najadaceen, welche in der vollkommensten, ältesten Form (*Potamogeton*) über das pentacyclische Diagramm nicht hinausgehen, schliessen sich hiernach und nach ihrer Homoeochlamydie zunächst den Juncagineen an, in deren Nähe (ich sage absichtlich nicht, aus welchen) sie, an vollkommen untergetauchte Lebensweise sich adaptirend, und in den Blüthen zuletzt ähnlich wie die Lemnaceen sich vereinfachend, ihren Ursprung genommen haben mögen. Es ist bemerkenswerth, dass bei den anderen Helobiae parallel mit der Höherbildung des Perigons nicht auch allgemeine Reduction auf die dicyclische Normalform des Androeceums stattgefunden hat; denn während die Juncagineen nur 2 Staminalkreise besitzen, haben die Alismaceen, Hydrocharideen etc. noch deren mehrere, woraus folgt, dass die letztgenannten Familien nicht etwa von den Juncagineen abgeleitet werden können, sondern von deren ebenfalls homoeochlamydeischen, aber noch polyandrischen Vorfahren, welche allerdings in der heutigen Pflanzenwelt nicht mehr existiren. Mit solchen hypothetischen, aber nothwendig vorauszusetzenden Vorältern müssen wir sehr oft operiren. Es existiren zwar sehr viele Pflanzenformen in der Welt, aber vielleicht ebensoviele sind bereits ausgestorben.

Glumiflorae. ENGLER erklärt die Cyperaceen und Gramineen für nacktblüthig, ursprünglich wenigstens. Er sagt wörtlich: „Da die

Nacktblüthigkeit alter Angiospermen-Familien eine ursprüngliche ist und nicht durch Reduction erklärt zu werden braucht, so ist auch gar kein Grund vorhanden, die Nacktblüthigkeit der Gramineae und Cyperaceae auf Reduction zurückzuführen. So wie die Gramineen und Cyperaceen beschaffen sind, bedurften sie gar keiner Blüthenhülle. Ihre Staubblätter und Pistille sind in der Jugend ausreichend durch die lange persistirenden Tragblätter geschützt“. Bei einem Theile der Cyperaceen nun habe sich wohl ein Perigon entwickelt, aber selbst da, wo dasselbe am vollkommensten entwickelt ist, bei *Oreobolus*, bestehe es nur aus schuppenförmigen Blättern; immerhin stünden die Cyperaceen bezüglich der Entwicklung einer Blüthenhülle höher als die Gramineen. In der Gramineengattung *Streptochaeta* sei in den 3 inneren Spelzen (Lodiculae) nur ein Ansatz zu einer Perigonbildung gebildet, wie etwa in den Hochblättern unter den Blüthen von *Taxus* und manchen Cupressineen.

Man habe die Cyperaceen und Gramineen an die Juncaceen anschliessen wollen und habe sich dabei die grösste Mühe gegeben, ihren Blüthenbau auf das sogenannte Monocotyledonenschema zurückzuführen, das eben doch nur in der Einbildung der älteren Systematiker existirte, es sprächen aber gegen eine solche Ableitung gewichtige Gründe. Wir wollen nun zusehen, ob diese Ansichten in der Natur der betreffenden beiden Familien begründet sind.

Was die Cyperaceen betrifft, so lasse ich vorerst PAX für mich sprechen, welcher sagt:<sup>36)</sup> „Die Blüthen der Cyperaceen leiten sich von dem allgemeinen Diagramm der Monocotyledonen ab, allerdings mit erheblichem Auftreten von Abort und von Reductionen. Die Blüthenhülle erscheint nur bei *Oreobolus* als solche deutlich erkennbar von spelzenartiger Beschaffenheit; es lassen sich aber alle Zwischenstufen auffinden bis zu den zahlreichen Beispielen, wo die in 2 Kreisen stehenden Glieder einfache (d. h. borstenartige), oder bewimperte oder federförmige Beschaffenheit haben.“ Die trichomatische Ausbildung der Perigonblätter bei den Cyperaceen ist schon ein beginnendes Schwinden derselben, eine Reduction, welche zuletzt zur völligen Unterdrückung des Perigons führt. Gibt es ja doch Gattungen (*Scirpus*), in denen einzelne Arten der Blüthenhülle gänzlich entbehren, andere nur theilweise, noch andere alle 6 Glieder derselben besitzen. Dann folgen jene Gattungen, deren sämtliche

<sup>36)</sup> Natürliche Pflanzenfamilien II. 2. S. 102.

Arten perigonlos sind, die also schon frühzeitig in dieser Hinsicht total reducirt worden sind.

Es ist also die Blüthenhülle der Cyperaceen, die bei *Oreobolus* noch verhältnissmässig gut entwickelt war, immer mehr zurückgegangen, die Blätter derselben in Borsten reducirt, manchmal auch durch Spaltung vermehrt (*Eriophorum*), zuletzt gänzlich geschwunden. Der umgekehrte Weg, den die phylogenetische Entwicklung nach ENGLER'S Vorstellung hätte machen müssen, ist widersinnig. Woher sollten denn die Borsten, Federn und bei *Oreobolus* die Spelzen herkommen, wenn schon die ältesten Cyperaceenblüthen, nota bene meist seitliche, in grossen Unterfamilien (Scirpeae, Cariceae) durchaus vorblattlose Blüthen, kein Perigon gehabt hätten, und wie könnten solche verkümmerte Blätter, wie die Borsten sind, anders entstehen als durch Reduction, d. h. Verkümmern ursprünglicher normaler, wenigstens schuppen- oder spelzenartiger Blätter? Bei den Cyperaceen stehen ja die Sachen nicht anders als bei den Araceen, wo doch auch ENGLER den Reductionsprocess anerkennt. Ähnliche Reductionen wie bei den Araceen finden sich auch bei den Cyperaceen im Androeceum und Gynoeceum. Ich führe wieder die Worte von PAX an: „Ein doppelter Staminalkreis ( $A\ 3 + 3$ ) findet sich nur bei *Reedia*, *Lepidosperma*, bei einzelnen Arten von *Gahnia* und *Lamprocarya*. Wesentlich häufiger sind aber auch hier Reductionen. Ganz allgemein ist der innere Kreis spurlos unterdrückt (also  $A\ 3 + 0$ ), noch weiter geht die Reduction bei den Hypelytreen, wo nur 1—2-männige Zwitterblüthen vorkommen, und bei den Hoppieen, wo monandrische männliche Blüthen vorherrschen (wo also, da auch eine Blüthenhülle durchaus fehlt, die ganze Blüthe nur aus einem, sicher auch terminalen Staubgefäss, wie bei *Lemna* und *Zostera*, besteht, also auf ein Sprossglied reducirt ist). Es lässt sich nachweisen, dass in eingeschlechtigen (also auch sexuell reducirten) Blüthen die Zahl der Staubblätter eine geringere ist als in den hermaphroditen. Normal und ziemlich häufig sind 3 Fruchtblätter vorhanden, deren Zahl häufig auf 2 herabsinkt.“

Daraus ergibt sich, dass auch die Blüthe der Cyperaceen, wenn sie am vollständigsten erhalten ist, mit 6 Perigonborsten, 6 Staubgefässen und einem 3—2-gliedrigen Carpidenkreise, wie bei *Lepidosperma*, pentacyklisch auftritt, und dass alle übrigen minderzähligen Blüthen aus einer solchen durch mehr oder weniger ausgiebige Reduction entstanden sind. Es folgen dann die tetra- und tricyklischen Zwitterblüthen, wenn ein Staubblattkreis oder auch noch ein Perigon-

kreis unterdrückt sind. Eine tetracyklische Blüthe mit nur einem Staminalkreis hat z. B. der klassische Perigonzeuge *Oreobolus*.

Aber ENGLER hat noch einen schlagenden Einwand gegen die behauptete Abstammung der Cyperaceenblüthen aus einer pentacyklischen Blüthe. Bei der australischen Gattung *Evandra* kommen 12—20 Staubblätter und 8 Narben (also auch 8 Carpelle) in den Blüthen vor. Ich füge hinzu, dass auch *Elynanthus* 3—8 Staubblätter hat und dass *Dulichium* auch 8 Perigonborsten besitzt. Nun diese Blüthen lassen sich allerdings, da man nicht Spaltung der Glieder in den genannten Blüthenformationen annehmen kann, nicht vom trimeren pentacyklischen Diagramm ableiten, sie sind in dieser Beziehung noch älter als die pentacyklischen Blüthen. Sie beweisen, so verschwindend klein ihre Zahl ist, dass auch die Cyperaceen, wie die Helobien, Palmen und selbst die Liliiflorae (*Smilaceae* etc.), von Pflanzenformen abstammen, die noch nicht auf das pentacyklische Diagramm reducirt waren, sondern noch zahlreichere Staubblätter und Fruchtblätter, sowie Perigonblätter besaßen, dass aber der pentacyklische Blüthenbau sehr frühzeitig sich eingestellt hat, wie auch dieser nicht von langer Dauer war, sondern sehr bald weitergehende Reductionen erleiden musste. *Evandra* und andere Gattungen zeigen auch, dass die Reductionen nicht immer regelmässig und in einer Richtung gleichsinnig vor sich zu gehen brauchten, denn *Evandra* hat bei ihren zahlreichen Staubblättern und Carpiden doch schon ihr Perigon eingebüsst; aus einer Blüthe, wie sie selbst besitzt, hätte sich also ein pentacyklischer Bau nicht mehr entwickeln können, wohl aber aus solchen polyandrischen Blüthen, welche noch das doppelt 3-zählige Perigon besaßen.

Was die Ursache der starken Reduction im Perigon gewesen sein mag, hat ENGLER selbst schon angedeutet, da er sagte: „Wollte man die Gramineen und Cyperaceen durchaus von Monocotyledoneen mit Blüthenhülle ableiten (und das muss man, wie gezeigt worden), so müsste man annehmen, dass ursprünglich die Bracteen im Verhältniss zur eigentlichen Blüthe (wie auch anderwärts) mehr zurückgetreten seien und dass später bei stärkerer Entwicklung der Bracteen die Blüthenhüllblätter in ihrer Entwicklung theils zurückgeblieben, theils abortirt seien.“ ENGLER meint nun, bei gedrängtblüthigen und umhüllten Blüthenständen sei ein Abort der Blüthenhülle wohl erklärlich, wie bei den durch ein stark metamorphosirtes Hochblatt ausgezeichneten Araceen; bei den Gramineen und Cyperaceen sei aber eine derartige Correlation zwischen den Blüthen und den

dem Blütenstand vorangehenden Blättern nicht vorhanden. Es können aber verschiedene Ursachen sein, welche die Verkümmernng und Schwund des Perigons herbeiführen. Bei Windblüthen, deren Deckblätter sehr gross geworden sind, kann das ursprüngliche Perigon überflüssig werden und Reductionen erleiden, wenn auch nur jede einzelne Blüthe vom Deckblatt (und etwa dem noch zu erörternden Vorblatt) in der Jugend behüllt wird und in ihm genügenden Ersatz für das Perigon findet. Sind ja doch bei verschiedenen Najadeen die Blüthen noch mehr vereinzelt, und haben dennoch ihr Perigon eingebüsst, wofür ihnen die sie wenigstens anfangs umhüllenden Scheidenblätter Ersatz bieten.

Was die Gräser betrifft, so haben noch manche zwei 3-zählige Staubblattkreise, namentlich viele Bambuseen und einige Oryzeen; in der Regel fehlt aber der innere Kreis, offenbar in Folge von Abortus (Ablast); es können aber auch von dem ersten Quirl ein oder 2 Glieder noch abortiren, oder es kann ein typisch 2-zähliger Quirl an Stelle des 3-zähligen treten. Das Gynoeceum besitzt zumeist nur ein Carpell, wenigstens zeigt die Entwicklungsgeschichte nur eines, welches nach vorn steht. Ausserhalb der Staubgefässe sieht man auf der Vorderseite über der Deckspelze meist 2 dicht neben einander stehende Schüppchen (Lodiculae), welche, wie HACKEL nachgewiesen hat, durch ihr rasches Anschwellen im Beginn der Blüthezeit das Auseinandertreten der Deck- und Vorspelze und damit das Öffnen der Blüthe bewirken; bisweilen ist noch eine dritte Lodicula hinten gegen die Vorspelze zu finden; andermal (*Melica*) ist statt der 2 vorderen Lodiculae vorn nur eine vorhanden und nicht selten fehlen auch alle. Dass die Lodiculae rudimentäre oder vielmehr reducirte Gebilde sein müssen, so wie die Perigonborsten der Cyperaceae, lag auf der Hand, aber fraglich war es, ob sie ebenso wie jene Borsten reducirte Perigonblätter seien, wofür, falls alle drei entwickelt, ihre anscheinend cyklische, mit den Staubblättern alternirende Anordnung zu sprechen schien, oder welche Bedeutung sie sonst haben könnten. Die älteren Botaniker hielten sie in der That für einen Perigonkreis, zu dem sie noch einen äusseren geschwundenen Perigonkreis annahmen, um das typische Monocotyledoneendiagramm zu erhalten. Das meist 2-kielige hintere (adossirte) Vorblatt (die Vorspelze) bedurfte für sie keiner weiteren Erklärung. Da trat im J. 1881 HACKEL<sup>37)</sup> mit einer auf neuen entwickelungsgeschichtlichen Unter-

<sup>37)</sup> Untersuchungen über die Lodiculae der Gräser. ENGLER's Botan. Jahrbücher I. 1881.

suchungen gegründeten, sehr beifällig aufgenommenen Theorie der Grasblüthe auf, nach welcher die Lodiculae Hochblätter sind (die 2 vorderen Lodiculae Hälften eines tief getheilten Hochblattes), welche zusammen mit der Vorspelze die Distichie des Ährchens fortsetzen. Hiernach wären die Gräser durchaus perigonlos, so wie ENGLER sie auffasst. Durch die Güte Hn. HACKEL'S erhielt ich sodann die Gelegenheit, Ährchen von *Streptochaeta spicata* Schrad. und später auch von *S. Sodiroana* Hackel zu untersuchen.<sup>38)</sup>

Ich erkannte alsbald, dass diese Gattung einen sehr alten und originären Typus darstellt und dass in ihren Blüthen der Schlüssel zum Verständniss der Grasblüthe überhaupt zu finden sein werde. Das Ährchen besteht aus 5 kleinen, spiraligen Hüllspelzen, dann aus einer grossen langbegrannnten Spelze, ferner aus 2 dieser Spelze gegenüber stehenden, einander deckenden kleineren Spelzen, die ich als Vorspelzen bezeichnet habe, und aus drei innersten, 6 Staubblätter und das Pistill umgebenden cyklischen Spelzen (Perigonspelzen). Die früheren Beobachter (DÖLL, EICHLER, HACKEL) hielten die Blüthe für echt terminal zur Ährchenaxe, daher die begrannnte Spelze entweder für eine eigen ausgebildete sechste Hüllspelze (EICHLER, HACKEL) oder für ein weiteres Perigonblatt, welches mit den 2 Vorspelzen einen äusseren Perigonkreis bilden würde (DOELL). Ich schloss dagegen aus der ganzen Disposition und aus der Bildung der begrannnten Spelze im Vergleich mit der gewöhnlichen Grasblüthe, dass die begrannnte Spelze eine Deckspelze sein müsse, in deren Achsel die Blüthe mit 2 Vorblättern und 3 Perigonblättern steht, daher ich hinter den Vorblättern das abortirte Ende der primären Ährchenaxe supponirte. Die spätere Untersuchung von *S. Sodiroana* brachte noch den wichtigen Aufschluss, dass, nach einer Lücke in der Blätterspirale im Cyklus der 2 Vorblätter zu schliessen, über der Deckspelze ein Blatt unterdrückt sein müsse. Der so ergänzte 3-zählige Cyklus alternirt dann sehr schön mit den 3 inneren Perigonblättern als ein äusserer Perigonkreis, die „Vorblätter“ erwiesen sich also als äussere Perigonblätter. Ich hatte nun im vorigen Jahre die erfreuliche Genugthuung, dass von Prof. GOEBEL<sup>39)</sup> entwicklungsgeschichtlich sowohl das supponirte Ende der Ährchenaxe als auch das supponirte dritte Blatt des

<sup>38)</sup> Über den Ährchenbau der brasilianischen Graspattung *Streptochaeta* Schrader. Sitzb. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. 11. Jänner 1889. — Das Reduktionsgesetz der Blüthen, das Dedoublement und die Obdiplostemonie. Ibidem 26. Jänner 1894. p. 92 ff. Taf. IV.

<sup>39)</sup> Ein Beitrag zur Morphologie der Gräser. Flora 1895.

äusseren Perigoncyklus in der Anlage wirklich nachgewiesen wurde. Ich denke, dass eine Morphologie auf keinem schlechten Fundamente beruht, welche im Stande ist, nach ihren theoretischen Regeln nicht etwa nur hypothetisch, sondern mit grosser Zuversicht erlöschene Glieder an jenen Stellen vorausanzugeben, auf welchen die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung sie dann wirklich in der Anlage findet, etwa so, wie der Astronom nach seinen Berechnungen einen Planeten vorherbestimmt, der dann nachträglich wirklich entdeckt wird.

Hiermit war das so lange gesuchte 6-zählige Perigon einer Grasblüthe zum ersten male sicher aufgewiesen und damit auch das pentacyklische Diagramm, welches die älteren Morphologen und Systematiker auch bei den Gräsern supponirt haben.

DÖLL war schon nahe daran, es zu erkennen, nur verdarb er Alles, indem er die Deckspelze mit dem darüberstehenden abortirten Perigonblatt identifizierte und die Blüthe für terminal ansah. Die Gattung *Streptochaeta* nimmt unter den Gräsern in Bezug auf die Ausbildung des Perigons dieselbe Stellung ein, wie *Oreobolus* unter den Cyperaceen, und so wie vom Perigon von *Oreobolus* die reducirteren Formen der Blüthenhülle sich ableiten lassen, so ist zu erwarten, dass dasselbe auch bei den Gramineen möglich sein werde. Ich habe denn auch bereits aus dem Perigon von *Streptochaeta* für die anderen Gramineen die Consequenzen gezogen, die sich aus einem Vergleiche zwischen ihnen und jener Gattung unschwer ergeben. Die Lodiculae, wenn alle 3 entwickelt sind, entsprechen ihrer Stellung nach den 3 inneren Perigonspelzen von *Streptochaeta* und sind unzweifelhaft aus derartigen Blüthenspelzen reducirt. Die 2 äusseren Perigonblätter (Vorblätter) entsprechen hingegen ihrer Lage nach dem 2-kieligen Vorblatt anderer Gräser, woraus folgt, dass letzteres ein Doppelblatt ist und vom äusseren Perigonkreise sich herleitet. Wie das geschehen konnte, habe ich in der Abhandlung über das Reductionsgesetz gezeigt. Es schwand nämlich vom äusseren Perigonkreise, wie das schon bei *Streptochaeta* begann, das vordere Blatt gänzlich und die 2 übrigen rückten rückwärts zusammen und vereinigten sich zum Doppelblatt (Vorspelze). Nach dem Reductionsgesetz ist dann vom inneren Perigonkreise das über dem Doppelblatt stehende Blatt (hintere Lodicula) meistens geschwunden, und die zwei übrigen seitlich vorderen Lodiculae sind wiederum über dem geschwundenen äusseren Perigonblatt einander genähert, hängen am Grunde anfangs etwas zusammen, also wie im Übergange in ein Doppelblatt, und können sogar wie andere Doppelblätter zuletzt in ein einfaches Blatt (*Melica*) übergehen. So

ist zuletzt das Perigon auf 2 alternirende Blätter, Vorblatt und vordere Lodicula reducirt, d. h. die 3-zähligen Kreise sind nach dem Reduktionsgesetz monomer reducirt, und diese 2 Blätter setzen allerdings die Distichie des Ährchens fort. HACKEL, der sich nur an die Entwicklungsgeschichte hielt im guten Glauben, dass diese zur richtigen Deutung allein competent und zureichend sei, hatte also, was das gegenwärtig Thatsächliche betrifft, ganz recht, allein er irrte darin, dass er das durch phylogenetische Reduction Entstandene für etwas Ursprüngliches hielt. Darin liegt überhaupt die Gefahr aller entwicklungsgeschichtlichen Deutungen, dass die gegenwärtige Entwicklung oft das Gegentheil von dem zeigt, was sich phylogenetisch ereignet hat, dessen Kenntniss erst die richtige Deutung ermöglicht. Eine einfache Anlage theilt sich in der Entwicklung; also wird man die Einfachheit für ursprünglich halten, während doch umgekehrt zwei phylogenetisch ursprüngliche Anlagen in einer entwicklungsgeschichtlichen Anlage vereinigt sind, die sich nur im weiteren Verlauf der Entwicklung wieder trennen, manchmal aber auch (Lodicula von *Melica*) vereinigt bleiben. Die irrige Annahme, dass das entwicklungsgeschichtlich Frühere auch das phylogenetisch Frühere sei, verführt dann zu weiteren irrhümlichen Vorstellungen, wie hier, dass Vorspelze und Lodicula nichts als distiche Hochblätter seien und dass ein Perigon fehle und auch phylogenetisch gefehlt habe, während doch phylogenetisch ein 3 + 3-zähliges Perigon da war und Vorspelze und Lodiculae nur besonders adaptirte Reste dieses Perigons sind.

Die richtige phylogenetische und damit auch die morphologische Erklärung kann nur ein umfassender, an die phylogenetisch am besten erhaltenen, ursprünglichsten Objecte anknüpfender systematisch-morphologischer Vergleich liefern, den eventuell, wie bei den Abietineen, die Anamorphosen (abnormale Metamorphosen) sehr wesentlich unterstützen können. Die Entwicklungsgeschichte ist hiezu oftmals untauglich, da sie schon im Anfang der Entwicklung phylogenetisch vorgeschrittene und an sich unverständliche Zustände zeigt, sie kann aber anderwärtig sehr nützlich sein, indem sie z. B. im vorliegenden Fall als Endresultat der Phylogenie die distiche Anordnung zeigt, welche dann wieder auf das Walten des Reduktionsgesetzes aufmerksam macht, oder indem sie die geschwundenen (abortirten) Glieder manchmal wenigstens noch in der ersten Anlage demonstrirt, wie dies durch GOEBEL für *Streptochaeta* geleistet worden ist.

Was der Entwicklungsgeschichte als angeblich vorzüglichstem

Mittel zur morphologischen Deutung noch mehr abträglich ist, das ist der Umstand, dass sich dasselbe Gebilde, dieselbe Blüte in verschiedenen verwandten Gattungen, je nachdem die Reduction von Anfang an vollkommener oder minder durchgeführt ist, auch verschieden entwickeln kann, woraus sich dann verschiedene, einander widersprechende Deutungen und Auffassungen des nämlichen Gebildes ergeben müssen. Entweder wird dann dieselbe Blütenconstruktion nach der verschiedenen Entwicklung verschieden aufgefasst oder es wird die unbequeme entwicklungsgeschichtliche Beobachtung, auch wenn sie richtig war, als „offenbar ungenau“ abgelehnt und ignorirt. Auf ein frappantes Beispiel für das Letztere, die Grasblüte betreffend, bin ich erst kürzlich aufmerksam geworden. EICHLER sagt nämlich in den Blüthendiagrammen I. S. 120: „SCHACHT will sogar (nämlich die Entstehung der Vorspelze betreffend) in der Anlage einen 3-zähligen Quirl gesehen haben, dessen vorderes Glied abortire, ich halte es indess für überflüssig, nach der gründlichen Widerlegung, die diese (und ähnliche) Einwendungen durch RÖPER gefunden, noch weiter darauf einzugehen.“ Ich habe diese Bemerkung früher gläubig aufgenommen, habe aber, nachdem ich das Perigon der Gräser im „Reductions-gesetz“ mit der Vorspelze completirt hatte, mich ihrer wiedererinnert und begierig die betreffende Mittheilung SCHACHT's im „Mikroskop und seine Anwendung“ (1851) eingesehen. SCHACHT bildet in der That auf Taf. V. Entwicklungszustände der Blüte von *Agropyrum giganteum* R. et Schult. (*Triticum rigidum* Schrad.) ab, welche (insbesondere Fig. 29, 32) ganz deutlich die Anlagen dreier Blätter zeigen, denen die Antheren supraponirt sind; die Anlagen der 2 vorderen Lodiculae erscheinen da als kleine warzenförmige, von einander entfernte Höcker, und in Fig. 32 sieht man, als sehr seltenen Fall, alle 3 Lodiculae, mit den drei Blattanlagen des ersten Kreises und mit den Antherenanlagen alternirend. Die 2 hinteren Blattanlagen des ersten Kreises haben sich in Fig. 33—35 bereits als zweilappige Vorspelze erhoben, von der vorderen ist dort keine Spur mehr zu sehen, sie ist also völlig abortirt oder hat sich in diesem Falle überhaupt nicht gebildet; vielleicht wird sie, gleich der hinteren Lodicula, nur selten und ausnahmsweise angelegt, womit es sich erklären würde, dass sie so viele andere Beobachter bei keinem anderen Grase gesehen haben. Hieraus leitete SCHACHT schon vor fast einem halben Saeculum eine im Wesentlichen richtige Theorie der Grasblüte ab, nach welcher diese aus 4 aufeinanderfolgenden, ursprünglich 3-gliedrigen Blattkreisen besteht, deren Glieder in den drei ersten Kreisen

mit einander abwechseln (von dem zweiten, meist unterdrückten Staminalkreise scheint er nichts gewusst zu haben); vom ersten Blattkreise bilden sich nur 2 aus und erheben sich ungetrennt als *Palea superior*, der zweite Kreis, schon der Anlage nach meist nicht vollständig, bleibt überhaupt sehr zurück und ihm gehören die beiden *Lodiculae* an. Ich halte die Beobachtung SCHACHT's, eines anerkannt guten Mikroskopikers, für richtig; es zeigt eben das genannte *Agropyrum* (ob auch andere Arten der Gattung?) eine ursprünglichere, noch nicht so weit wie bei anderen Gräsern reducirte Entwicklung. Diese bestätigt es, dass die Blüthe der übrigen Gräser ausser *Streptochaeta* aus demselben pentacyklischen Diagramm abgeleitet ist, insbesondere, dass die Vorspelze zwei vereinten Blättern des äusseren Perigonkreises entspricht, dessen vorderes Blatt entweder, wie bei *Streptochaeta*, in der Anlage noch vorhanden, oder aber, und zwar gewöhnlich, total unterdrückt ist.

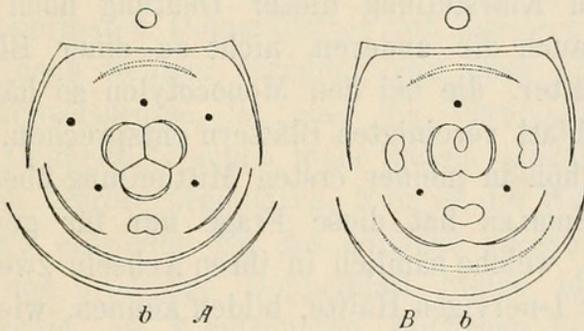


Fig. 2. A. Diagramm der Blüthe von *Philydrum*; deren Perigon im Übergange von 3-zähligen in 2-zählige Kreise. — B. Diagramm einer gewöhnlichen Grasblüthe; der reducirte äussere Perigonkreis als Vorspelze (Doppelblatt), der innere als Doppellodicula.

Eine bemerkenswerthe Analogie mit dem Perigon der Grasblüthe lässt die in ihren Kreisen unvollkommen dimere, aus dem trimeren Bau abgeleitete, sogenannte pseudodimere Blüthenhülle der *Philydraceen* erkennen, worauf zuletzt noch hingewiesen sein möge. Wie bei den Gräsern die 2 hinteren Blätter des ursprünglichen äusseren Perigonkreises zu einem 2-nervigen, 2-kieligen Doppelblatt (Vorspelze) vereinigt sind, ebenso bilden bei *Philydrum* und *Helmholtzia* dieselben 2 hinteren Perigonblätter ein scheinbar einfaches, aber mit 2 starken seitlichen Nerven versehenes Doppelblatt, jedoch ist das bei den Gräsern unterdrückte, bei *Streptochaeta* wenigstens noch in der An-

age vorhandene vordere Blatt desselben Kreises wohl entwickelt. Von den 3 inneren Perigonblättern ist, gerade wie meistens auch bei den Gräsern, das hintere Blatt dem Reductionsgesetze gemäss geschwunden, die 2 vorderen Blätter aber sind viel kleiner als die des äusseren Kreises und ähneln hierin etwas den vorderen Lodiculae, denen sie auch genau homolog sind. In vorstehender Fig. 2 gibt *A* das Diagramm von *Philydrum*, *B* das gewöhnliche Diagramm der Gräser wieder, aus deren Vergleichung die Homologien aller Blüthen-theile sich ergeben. Die Vereinigung der beiden hinteren Perigonblätter des äusseren Kreises der Blüthe von *Cypripedium*, durch welche ebenfalls eine Art adossirten 2-spaltigen Vorblatts gebildet wird, hat auch die gleiche morphologische Bedeutung wie in der Grasblüthe und in der Blüthe der Philydraceen.

Wenn also die 2-nervige sog. Vorspelze der Gräser ebenso wie das 2-nervige oder auch 2-spitzige äussere Perigonblatt der Philydraceen und dasjenige von *Cypripedium* ein Doppelblatt ist, so bleibt zur vollkommenen Klarstellung dieser Deutung noch die Frage zu beantworten, ob auch die anderen, nicht zu einer Blüthe gehörigen 2-nervigen Vorblätter, die bei den Monocotylen so häufig sind, zwei zu einem Doppelblatt vereinigten Blättern entsprechen. Hierüber habe ich mich auch schon in meiner ersten Mittheilung über *Streptochaeta* ausgesprochen. EICHLER hat diese Frage nur für gewisse 2-nervige Vorblätter bejaht, welche nämlich in ihren Achseln zwei Seitensprosse, je einen vor einer 1-nervigen Hälfte, bilden können, wie bei den Amaryllideen und bei *Alisma*. GOEBEL hat neuestens für eine Grasart, *Euchlaena mexicana*, den Nachweis geführt, dass hier ein zweikieliges adossirtes Vorblatt einer secundären Seiteninflorescenz nicht vor seiner Mediane, sondern seitwärts vor einer seiner beiden Hälften einen Achselspross, eine Inflorescenz dritten Grades besitzt, und dass zuweilen auch noch die andere Hälfte einen rudimentären Achselspross zu erzeugen vermag, folglich gerade so wie das 2-kielige Vorblatt einer Amaryllidee. Bei einer Graminee hat dieser Nachweis, eben wegen der Vorspelze der Gräser, besonderen Werth. GOEBEL ist auf Grund dieser Analogie auch geneigt, die Vorspelze als Doppelblatt anzuerkennen, er wünscht jedoch einen entwicklungsgeschichtlichen Nachweis bei irgend einem Grase, dass sie wirklich einmal auch mit zwei Primordien angelegt werde. SCHACHT's oben besprochene entwicklungsgeschichtliche Untersuchung liefert einen solchen Nachweis, wenn man seiner Darstellung Vertrauen schenkt, desgleichen PAYER und neuestens SCHUMANN, so dass auch jene Botaniker befriedigt

sein könnten, welche nur das für wahr und erwiesen halten, was die Entwicklungsgeschichte sie sehen lässt. Ich bedarf zu meiner Überzeugung eines weiteren Nachweises nicht, da ich an der Homologie der 2-nervigen „Vorspelze“ und der zwei äusseren Perigonblätter von *Streptochaeta* nicht zweifeln kann, und da ich nach dem Studium der Reihen der Doppelblätter von *Lonicera* <sup>40)</sup> u. a. überzeugt bin, dass überhaupt alle 2-nervigen, oft auch 2-spitzigen Vorblätter der Monocotylen Doppelblätter sind. Freilich gibt es auch solche, die nur einen Achsel spross vor ihrer Mediane hervorbringen, so z. B. das den Utriculus bildende 2-nervige, oft auch 2-spitzige Vorblatt, in dessen Achsel die weibliche Blüthe von *Carex* entspringt. Entwicklungsgeschichtlich wird in der That der Utriculus von *Carex* nach PAYER und SCHUMANN mit 2 lateralen Primordien angelegt, die sich erst später rückwärts zu einem Doppelblatt vereinigen. Können denn aber, wird man zweifelnd fragen, zwei Blätter einen gemeinsamen Achsel spross erzeugen? Zwei getrennte Blätter wohl nicht, aber gewiss ein, zwei hochgradig vereinigten Blättern entsprechendes, Doppelblatt, wie die erwähnten abnormalen Doppelblätter von *Lonicera* gelehrt haben. Sind die Blätter noch weniger vereinigt oder noch selbständiger, so erzeugen sie 2 Achsel sprosse, ist aber die Vereinigung hochgradig, nähert sich das Doppelblatt schon mehr einem einzelnen Blatte, so wird es nur einen Spross produciren. Nun ist die Wahl nur zwischen zwei Alternativen: entweder ist das einfache adossirte Vorblatt ursprünglich und das 2-nervige Doppelblatt bildet in verschiedenen Graden den Übergang zu 2 getrennten seitlichen Vorblättern, oder die 2 Vorblätter sind ursprünglicher, das adossirte Vorblatt ist erst später entstanden. Für erstere Annahme finde ich keinen Anhaltspunkt, wohl aber lässt sich nach Analogie der erwiesenen Herkunft der 2-nervigen Vorspelze der Gräser, der Doppelperigonblätter von *Philydrum*, *Cypripedium* schliessen, dass auch die übrigen adossirten Vorblätter der Monocotylen aus zwei getrennten Vorblättern entstanden sein werden, so dass sich ursprünglich die Monocotylen in Bezug auf Vorblattbildung ebenso wie die Dicotylen verhalten haben, obwohl es bei ersteren später öfter zur Bildung von adossirten Vorblättern kam. Die Blüthensprosse mancher Cyperaceen haben nach PAX bald ein zweikieliges Vorblatt, bald 2 laterale Vorblätter, so bei *Hypolytrum*, wo dieselben bald unter sich frei, bald hinten mehr oder weniger verwachsen auftreten.

<sup>40)</sup> Siehe meine Abhandlung: Über Doppelblätter bei *Lonicera periclymenum*. PRINGSHEIM'S Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXVI.

Schon bei den Coniferen fand Ähnliches statt, indem die lateralen Vorblätter eines Achselsprosses im Zapfen, in einfachster Weise bei der Lärche, zu einem adossirten Doppelblatt (Fruchtschuppe), freilich unter Reduction der ganzen übrigen Knospe, sich vereinigt haben.

Anknüpfend an alle diese Doppelblätter bemerke ich noch, dass bei Monocotylen auch ein normales Tripelblatt unter einer Blüthe zu finden ist. Es ist dies der bisher morphologisch noch nicht genug aufgeklärte „Calyculus“ von *Tofieldia calyculata*, über den verschiedene sonderbare Hypothesen emittirt worden sind.<sup>41)</sup> Ursprünglich ein 3-zähliger Vorblattkreis, mit dem die äusseren Perigonblätter alternirten, hat er sich, nach vorn zusammengeschoben, zu einem 3-lappigen Tripelblatt vereinigt. Seiner Lage über dem Deckblatt nach ist derselbe ein vollkommenes Analogon des vorderen, nach PAX aus der Verschmelzung zweier lateralen Vorblätter, die bei den Verwandten vorkommen, entstandenen Doppelblattes von *Ascolepis* unter den Cyperaceen.

Nachdem es feststeht, dass die Lodiculae einen zweiten inneren Perigonkreis darstellen, so muss nach dem phyllotaktischen Gesetze der erste oder einzige Staminalkreis mit den Lodiculae alterniren, von seinen Gliedern eines nach vorn gegen die Deckspelze und zwei seitlich nach hinten stehen; was auch in der That der Fall ist. Der zweite Staminalkreis muss, wenn er entwickelt ist, mit dem ersten alternirend mit einem Glied nach hinten, mit zweien seitlich nach vorn orientirt sein. Für *Streptochaeta* hat dies GOEBEL auch richtig entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen. Hier muss ich aber eines abweichenden Vorkommens Erwähnung thun, welches eclatant zeigt, wohin man kommt, wenn man sich blindlings nur von der Entwicklungsgeschichte leiten lässt. Nach SCHUMANN<sup>42)</sup> entsteht nämlich beim Reis (*Oryza*) jener Staminalkreis zuerst, dessen unpaares Glied nach hinten gegen die grannenlose Vorspelze fällt, dann ein zweiter alternirender Kreis mit dem unpaaren Staubblatt nach vorn gegen die begrante Deckspelze. Um nun die gewöhnliche Orientirung des ersten Kreises zu retten, kehrt SCHUMANN das EICHLER'sche Diagramm Fig. 61 um und erklärt die Vorspelze für die wahre Deckspelze, die begrante Deckspelze aller anderen Autoren für die oberste leere Hüllspelze. Nach dieser Auffassung würde die Reisblüthe gar keine Vorspelze besitzen. Er meint, die Entwicklung der Vorspelze der

<sup>41)</sup> Siehe EICHLER, Blüthendiagramme, I. S. 147.

<sup>42)</sup> Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss.

Autoren, welche lange vor den Staubgefässen als einheitliches Primordium entsteht, sei durchaus von der Entstehung und Ausbildung einer *palea superior* verschieden.

Der comparative Morphologe wird dieser Interpretation nicht zustimmen. Es ist an sich schon unwahrscheinlich, dass die grosse, von den winzigen Hüllspelzen darunter so sehr verschiedene und überdiess lang begrante, die Blüthe im Verein mit der gegenüberliegenden grannenlosen Spelze einschliessende Spelze eine oberste *gluma sterilis* sein sollte. Das Gleiche hat EICHLER für die begrante Spelze von *Streptochaeta* angenommen und doch ist es jetzt unzweifelhaft nachgewiesen, dass es eine richtige Deckspelze der pseudo-terminalen Blüthe ist. Man könnte jedoch auf *Anthoxanthum* hinweisen, welches 2 begrante leere Spelzen (Deckspelzen ablastirter Blüthen) besitzt, obwohl dort die Verhältnisse doch etwas anders sind. Ein Übelstand ist der, dass ein Axenrudiment neben der Blüthe von *Oryza* bisher nicht nachgewiesen ist, daher ein solches je nach der sonstigen Ansicht an verschiedenen Stellen supponirt werden kann. Aber die Blüthe hat 2 Lodiculae, welche ebenfalls zur Orientirung dienen können, und auf diese hat SCHUMANN keine Rücksicht genommen. Die Lodiculae convergiren aber nach EICHLER und nach HACKEL gegen die begrante Spelze hin, welche somit die Deckspelze sein muss. Dass nun die grannenlose Vorspelze in der Entwicklung und Ausbildung von anderen Vorspelzen der Gräser abweicht, steht ihrer Deutung als solche nicht entgegen, weil ein Doppelblatt, das die Vorspelze sonst gewöhnlich ist, durch ein einfaches Blatt mit Mittelnerv ersetzt werden kann. Solche Vorspelzen kommen auch bei einigen anderen Gräsern vor; EICHLER nennt *Tetrarrhena*, *Microlaena*, auch *Hierochloa*, also Phalarideen, von denen auch HACKEL allgemein angiebt, dass deren Vorspelze 1-nervig oder nervenlos ist, und ebenso kann die doppelte Lodicula durch eine einfache (bei *Melica*) ersetzt werden. Wenn man schliesslich SCHUMANN's eigene Figuren 4 und 5 Taf. IV. betrachtet, so lässt sich erkennen, dass die Glieder des zeitlich zweiten Kreises eigentlich tiefere Stellung haben und von denen des ersten Kreises zumeist gedeckt werden. Es ist folglich der zeitlich zweite Kreis nach dem Ursprungsorte auf der Blütenaxe der erste und entspricht dem ersten oder einzigen Kreise anderer Gräser; es hat also in der Entwicklung eine zeitliche Verkehrung der Anlagen beider Kreise stattgefunden. SCHUMANN begeht hier und auch anderwärts (z. B. bei der Beurtheilung der Blütenentwicklung von *Tradescantia*) den Fehler, zu glauben, dass die

zeitliche Reihenfolge mit der räumlichen stets zusammenfallen müsse, daher beurtheilt er von ihm selbst aufgedeckte Fälle nicht richtig, in denen höherstehende Glieder oder ganze Kreise früher auftreten als tieferstehende und eigentlich ursprünglich voraufgehende. Wenn SCHUMANN im Sinne seiner rein mechanischen Erklärungsweise sagt, dass die grossen Räume zwischen den Gliedern des zeitlich ersten Kreises es verursachen, dass ein zweiter Kreis gebildet wird, der sonst gewöhnlich fehlt, so erweist sich diese ursächlich sein sollende Erklärung nunmehr als unzutreffend. Die grossen Räume werden darum gebildet, weil der erblichen Anlage nach der in Wahrheit erste, aber verspätete Kreis noch eingefügt werden soll. Ursache und Folge sind zu vertauschen.

Was das Pistill der Gramineen betrifft, so ist GOEBEL'S Beobachtung sehr werthvoll, nach welcher bei *Streptochaeta* im Gynoeceum drei im Kreise stehende, mit dem zweiten Staminalkreise alternirende Carpellanlagen (wie bei einer Cyperacee) auftreten (von denen aber das vordere sehr bald überwiegt), so dass auch in diesem Blütenkreise jener alten Gattung die ursprüngliche Trimerie sich noch erhalten hat. Wahrscheinlich ist das bei anderen alten Grastypen mit 3-narbigen Fruchtknoten der Fall, namentlich bei den Bambuseen. Sonst ist aber das Gynoeceum auf ein vornstehendes Carpell reducirt, welches in seltenen Fällen auch nur eine Narbe bildet. Gewöhnlich theilt sich aber das zuerst einfach entstehende Carpell im Verlaufe der Entwicklung in 2 Spitzen, welche zu 2 rechts und links stehenden Narben werden. Ich habe schon früher (in den Arbeiten über *Streptochaeta* und über das Reductionsgesetz) die Ansicht ausgesprochen, dass in diesem Falle die Reduction auf ein Carpell nicht vollständig durchgeführt ist, dass dieses Carpell aus 2 anfangs zu einem ungetheilten Ganzen vereinigten Carpellen (das dritte ist hier bereits ganz geschwunden) besteht, welche später, jede mit besonderem Endtheil, aus dieser Anlage hervorwachsen. Wer die Erscheinungen, welche die abnormen Doppelblätter darbieten, kennt und das Reductionsgesetz beherzigt, wird das verstehen. Die unvollständige Reduction von zwei Blättern auf eines findet nämlich in der Weise statt, dass die zwei Blätter zu einem, im oberen Theile 2-spaltigen Doppelblatt sich vereinigen, welches noch nicht vollkommen einem Blatte, aber auch schon nicht mehr vollkommen den zwei ursprünglichen Blättern gleichwerthig ist. Das ist auch wieder eine neue, ungewohnte Vorstellung, welche aber vollkommen begründet ist. Es möge erwähnt werden, dass auch SCHACHT, obzwar er die Ent-

wicklung des Pistills mit einer ungetheilten Anlage kannte, in ihr drei nicht getrennte Fruchtblätter erblickte, von denen zwei in der ihnen hiernach gebührenden Stellung in die 2 Narben auswachsen; er berief sich (zwar in etwas unklarer Ausdrucksweise) darauf, dass viele gewiss mehrblättrige Fruchtknoten im Ganzen in der Form eines Walles entstehen, an dessen Rande erst später die Narben hervortreten. Diese Erklärung ist freilich nicht ganz befriedigend, weil das Pistill der Gräser nur selten als gleich hoher Ringwall (so bei einem *Panicum* von PAYER abgebildet), gewöhnlich mit auf der Vorderseite höherer Mediane, also doch nur wie ein Blatt entsteht. Es möge hier auch an das Pistill von *Najas* und von anderen Najadeen erinnert sein, welches auch als ein Carpid auftritt, später aber in 2—4 Spitzen (Narbenschenkel, Stachelschenkel) auswachsend, damit seine Herkunft von 2 bis 4 Carpiden und seine noch nicht ganz vollständige Reduction auf ein Carpid erkennen lässt.

Gegen die Zusammensetzung des Pistills der Gramineen aus 2 oder 3 Carpiden spricht sich jedoch ENGLER entschieden aus, weil kein zwingender Grund dafür vorhanden sei, und weil es nicht einzusehen sei, warum nicht die Spitze des einen Carpellblattes einer ähnlichen Theilung fähig sein soll, wie die tief 3-spaltigen oder 3-grannigen Deckspelzen gewisser Gräser. „Wäre die Theorie richtig, dass die Zahl der Narben bei den Gramineen jedesmal der Zahl der am Gynoeceum beteiligten Carpelle entsprechen müsse, dann müssten bei *Ochlandra* und *Melocanna* 4–6 Carpelle angenommen werden“.

Was die genannten Gattungen betrifft, so zweifle ich auch nicht, dass in ihrem Fruchtknoten, wenigstens ursprünglich, 4—6 Carpelle enthalten sind, welche möglicher Weise bei diesen tropischen Bambuseen eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung in der Anlage, wie für *Streptochaeta* 3 Carpelle, noch nachweisen wird. Was sollte denn dabei so Ungewöhnliches und Unglaubliches sein, da doch *Exandra* unter den Cyperaceen 8 Carpelle und 8 Narben besitzt, und da die grössere Zahl der Carpelle nur für ein höheres Alter dieser Bambuseen spricht, von denen *Ochlandra* auch zahlreiche Staubgefässe (bis 30) und 8 oder mehr ziemlich grosse Lodicularschuppen in ihren Blüthen enthält. Gerade für so alte Gattungen ist es wahrscheinlicher, dass ihre zahlreicheren Narben auch zahlreicheren Carpellen, als dass sie einem Carpell angehören. Der Grund, wesshalb ich den zwei- und dreinarbigen Fruchtknoten der Gräser ursprünglich aus 2 bis 3 Carpellen entstanden annehme, ist eben der,

dass die Entwicklung des Gynoeceums dieser Familie aus mehreren, dann aus 3 Carpellen (für *Streptochoeta* nachgewiesen) begonnen hat und auf ein Carpid erst später reducirt worden ist; denn es ist nicht einzusehen, warum das 2- bis 3theilige Primordium des Fruchtknotens nicht aus 2 oder 3 Carpellen entstanden sein könnte, nachdem die 2lappige Vorspelze (desgl. das hintere äussere Perigonblatt von *Philydrum*, das hintere Petalum von *Veronica*, *Reseda luteola*) aus der Vereinigung von 2 Blättern hervorgegangen ist. Hiernach ist der 2narbige Fruchtknoten der 2spitzigen Vorspelze derselben Grasblüthe analog; nach der anderen Ansicht (von EICHLER und ENGLER) aber der 3narbige Fruchtknoten der 3spaltigen Deckspelze, welche durch Theilung eines ursprünglich einfachen Blattes entstand, während die Vorspelze durch Vereinigung getrennter Blätter sich gebildet hat. Es ist das derselbe Gegensatz, der zwischen den zwei Erklärungen derselben Thatsache mittelst positiven und negativen Dedoublements besteht. Hier die Gründe für Vereinigung und gegen Theilung im Fruchtknoten der Gräser.

1. Der einkarpellige Fruchtknoten ist ohne Zweifel aus dem mehrkarpelligen Fruchtknoten mittelst Reduction entstanden. Es ist aber widersinnig, dass erst eine Reduction der Narben (in Folge der Reduction der Carpelle) und dann wieder eine Wiederherstellung der eben aufgegebenen Drei- oder Zweizahl der Narben durch Theilung stattgefunden hätte.

2. Die Deckspelze ist entweder ganz oder 3theilig, niemals 2spaltig; aber eine und drei Narben sind bei den Gräsern selten, dagegen zwei Narben ganz allgemein. Der Vergleich des Gynoeceums mit der Deckspelze hinkt also bedeutend und dies scheint ein bedeutsames Anzeichen dafür, dass er nicht glücklich ist und dass es auf Zufall beruht, wenn er, betreffs der ein- und 3karpelligen Fruchtknoten treffend zu sein scheint.

3. Der grannenförmige oder zahnförmige Mittelabschnitt einer 3theiligen Deckspelze entspricht der Lamina, der untere Theil der Blattscheide und die Seitenabschnitte den Stipularzipfeln eines Laubblattes. Es müssten somit die lateralen zwei Griffel oder Narben der Gräser nach EICHLER'S und ENGLER'S Auffassung Stipularbildungen des Fruchtblattes, und das Ovarium die Scheide desselben sein. Das Ovarium wird aber von der Blattspreite des Carpells (Doppelcarpells) gebildet, wie überall, denn die Ovula sind stets ein Produkt der Lamina der Carpelle (Lacinien derselben homolog), und das Ovu-

lum der Gräser ist ein Produkt des Ovariums, der Bauchnaht des Doppelcarpells aufsitzend.

Wäre es also richtig, dass das Gynoeceum der Gräser aus einem getheilten Carpid besteht, so wäre die Blattspreite desselben zweitheilig (resp. dreitheilig), woraus ganz klar folgt, dass das 2- bis 3-narbige Carpid der Gräser keinesfalls mit der Deckspelze vergleichbar und ihr analog gebildet ist.

4. Nachdem die Parallelisirung des Fruchtknotens der Gräser und der Deckspelze derselben als unzutreffend und unrichtig nachgewiesen ist, so leuchtet die Analogie in der Bildung des zweinarbigen Fruchtknotens und der zweispitzigen Vorspelze von selbst ein, dass ersterer nämlich von demselben Doppelblatt gebildet wird wie die letztere, und ebenso ist es einleuchtend, dass folgerichtig das 3-narbige Gynoeceum einem Tripelblatt gleichwerthig ist. Daraus ergibt sich eine nähere Übereinstimmung der Gramineen mit den Cyperaceen, deren enge Verwandtschaft in neuester Zeit mit Unrecht bezweifelt worden ist. Das zweinarbige Pistill einer Graminee hat dieselbe morphologische Structur wie ein zweinarbiges Pistill der Cyperaceen, dasselbe gilt auch vom 3-narbigen Pistill. Die Entwicklung ist wohl verschieden, weil bei den Gramineen die Vereinigung der 2 oder 3 Fruchtblätter wegen fortgeschrittener Reduction von Anfang an inniger ist. Wir haben hier wieder einen Fall, wo dasselbe Gebilde sich verschieden entwickelt und wo dann lediglich aus der Entwicklung fälschlich auf eine gänzliche morphologische Verschiedenheit geschlossen worden ist.

Die phylogenetische, auf Reductionen beruhende Reihenfolge der Entwicklungsphasen des Pistills ist also diese: 1. zahlreiche Carpelle (*Ochlandra*), 2. drei Carpelle (*Streptochaeta* etc.), 3. drei oder zwei Carpelle, von Anfang an zu einem Tripel- oder Doppelblatt vereinigt, 4. ein einfaches, eingriffeliges Carpell (*Nardus*).

Dieselbe Stufenreihe besteht im Androeceum: 1. zahlreiche Staubblätter, 2. sechs Staubblätter in 2 Kreisen, 3. drei oder 2 Staubblätter in einem Kreise, 4. ein einziges Staubblatt (*Vulpia*, *Cinna* etc.). Wenn nämlich in einigen tropischen Gattungen mehr als 6 Staubblätter vorkommen (bei *Luziola* 6—18, bei *Ochlandra* 20—30, bei *Pariana* 10—40), und wenn bei *Ochlandra* auch noch 8 und mehr, ziemlich grosse Perigonspelzen existiren, und diese mehrzähligen Glieder z. Th. spiralg angeordnet zu sein scheinen, so unterliegt es keinem Zweifel, dass diese Gattungen hiernach noch älter und ursprünglicher sind, als *Streptochaeta*. Es wiederholt sich nur dieselbe

phylogenetische Stufenreihe von Vielzähligkeit zum trimer pentacyklischen Diagramm und von da zu weiter reducirten Formen, wie bei den Cyperaceen und Palmen. Der Bruchtheil der Gattungen mit vielzähligen Blüten bei Gräsern und Cyperaceen ist aber verschwindend klein und widerspricht nicht der Ableitung aller übrigen Grasblüthen vom pentacyklischen Diagramm. Darin aber gebe ich ENGLER vollkommen Recht, dass der Ursprung der Gramineen und Cyperaceen weiter zurückreicht, als bis zur ersten Constituirung der pentacyklischen Blüthe in diesen Familien. Aus demselben Grunde ist auch kein unmittelbarer Anschluss an die Juncaceen möglich. Denn diese, arm an Gattungen (nur 7), sind durchgängig trimer-pentacyklisch. Dennoch ist nicht zu leugnen, dass die Blüthe von *Streptochaeta* in ihrem Perigon und im ganzen pentacyklischen Bau mit der Blüthe der Juncaceen auffällig übereinstimmt. Auch bei den Juncaceen ist oft der zweite Staminalkreis unterdrückt. Ihr Pistill reicht zwar wegen seiner mehr-eiigen Placenten, und die mehrsamige aufspringende Frucht weiter zurück als der uniovulate Fruchtknoten mit terminal aus der Blütenaxe entspringendem Ovulum und folglich als die einsamige Schliessfrucht der Gramineen und der Cyperaceen; aber es fehlt nicht an einer Übergangsform vom Pistill der Juncaceen zu dem der Glumifloren; dies ist das Pistill von *Luzula*, dessen 3 Samenanlagen, je eines pro Carpell, bereits auf die Blütenaxe herabgerückt sind, scheinbar in den Achseln der Carpelle stehend, und dessen Scheidewände, die schon bei manchen *Juncus*-Arten nur als wenig einspringende Wandplacenten vorhanden sind, zurückgegangen und ganz geschwunden sind. Bei den Glumifloren ist nur die Zahl der bodenständigen Ovula, entsprechend der, zwar meist unvollständigen, Reduction der Zahl der Carpelle auf die Einzahl, auf eines reducirt worden, welches dann natürlich das Centrum des Blütenbodens einnahm. Nebenbei bemerkt, hat dieses Ovulum, wie auch die Samenanlagen von *Luzula*, mit der (phylogenetischen) Versetzung vom Carpell auf den Gipfel des Blütenbodens nicht aufgehört einem Fruchtblatt, von dem es ursprünglich erzeugt worden, anzugehören; dies zeigen die Gramineen sehr klar, indem dort das Ovulum während der Weiterentwicklung des Pistills auf der Suture des Fruchtblatts (resp. der zwei bis drei vereinigten seitlichen Fruchtblätter) wieder hinaufrückt, d. h. von dem sich aus dem Blütenboden erhebenden Fruchtblatt mitgenommen wird. Es kann also ein basiläres Ovulum gerade von der Spitze der Blütenaxe erzeugt werden, wie bei den Glumifloren, bei *Najas*, *Polygonum* u. s. w., und ist deswegen doch

keine Umbildung der Blütenaxe (eines Kauloms), weil der von den Fruchtblättern eingeschlossene Gipfel der Blütenaxe, welcher, wenn er nicht selbst Samenanlagen producirt, schliesslich, und oft sehr bald, von der Basis des Fruchtknotens aufgebraucht wird und somit zur Fruchtblattbildung praedestinirt ist, nicht mehr dem Kaulom, sondern den Carpiden zugehört. Deswegen ist es eben auch möglich, dass ein anfänglich zur Axe terminal erzeugtes Ovulum in der Folge, wie bei den Gramineen, auf die Wand des Pistills hinaufrückt, wo es dann dieselbe Stellung wieder einnimmt, welche die Ovula der Juncaceen vor der Reduction, zumal auf parietalen Placenten, ursprünglich eingenommen haben.

Die Gramineen und Cyperaceen sind einander in Bezug auf die phylogenetische Entwicklung, resp. Reduction des Perigons vollkommen gleichwerthig, die Cyperaceen stehen in dieser Beziehung durchaus nicht höher als die Gramineen, es sind das zwei einander parallel laufende, wirklich verwandte Familien, die sich noch vor Entstehung der mit vielgliedrigen Blüten begabten Gattungen, wie *Evandra*, *Ochlandra*, *Pariana*, von einem gemeinsamen Urstamm abgetrennt haben, nachdem sich die Verschiedenheiten in der Lage und Ausbildung des Embryo, z. Th. in anatomischen Eigenthümlichkeiten, die ENGLER hervorhebt, und dergl. herausgebildet hatten, die dann in den beiden Familien vererbt wurden. In der eigenthümlichen Umbildung der Kotyledonarspreite zum Scutellum sind die Gräser sogar weiter fortgeschritten als die Cyperaceen. Die zu den heutigen Juncaceen hinführende Reihe, deren pleiomere Vorfahren aber ausgestorben sind, kann sich nicht später als die Glumifloren von der uralten Stammform abgezweigt haben, denn ihr Pistill zeugt von einem noch höheren Alter, als den Glumifloren zukommt. Nachdem das Spelzenperigon des alten Typus *Streptochaeta* aufgeklärt ist, möchte ich WARMING beistimmen, welcher in seinem Handbuch<sup>43)</sup> die Juncaceen den Glumiflorae zurechnet und sie an den Anfang dieser Verwandtschaftsgruppe stellt. Zu den Liliifloren scheinen sie mir nicht recht zu passen, schon wegen des Stärkereichthums der Endospermzellen, auf welche doch ENGLER ein so grosses Gewicht für die Systematik legt. ENGLER war auch etwas zweifelhaft, ob er sie bei den Liliifloren oder bei seinen Farinosae einreihen sollte, und an einer Stelle (l. c. pag. 26) bemerkt er sehr richtig, dass die An-

<sup>43)</sup> Handbuch der systematischen Botanik. Deutsche Ausgabe von E. KNOBLAUCH. 1890. pag. 197.

klänge der Juncaceen, wie der Restionaceen, an die Glumiflorae besonders bemerkenswerth sind, weil dadurch ein ehemaliger Zusammenhang der drei jetzt eine eigenartige Entwicklung verfolgenden Reihen Glumiflorae, Liliiflorae und Farinosae wahrscheinlich gemacht wird. Es haben sich nämlich die verschiedenen Familiengruppen sehr frühzeitig strahlenförmig von der Stammform abgezweigt, was auch für die Gymnospermen und Pteridophyten seine Geltung hat, so dass der Stammbaum der Monocotylen, wie auch der anderen Unterreiche vielmehr einem von der Basis an verzweigten Busch oder Strauch, als einem Baume zu vergleichen ist. Die Juncaceen aber sind in ihrem constant pentacyklischen Bau zwar den Liliiflorae und Farinosae analog, was aber nicht hindern kann, sie an den Anfang der Glumiflorae zu setzen, weil auch bei den Liliiflorae, wie bei den Cyperaceen und Gramineen, in gewissen Smilaceen einige Überreste von polycyklischen Blüthen sich erhalten haben und bei den Centrolepideen ebenfalls sehr grandiose Reductionen, wie bei den Najadeen und Cyperaceen nebst Gramineen vorkommen, weil also ENGLER'S oberstes Princip der Eintheilung der Monocotylen nach beiden Seiten hin Ausnahmen zulässt.

Pandanales. Schwieriger als in den vorhergehenden Familienreihen ist es zu entscheiden, ob die Nacktblüthigkeit speciell der Pandanaceae ursprünglich ist oder nicht. A priori lässt sich nicht leugnen, dass die ältesten Stammformen der Angiospermen von den Gymnospermen her, und zwar von Vorläufern der Cycadeen, nackte Blüthen herübergenommen haben könnten; wenn es sich also nachweisen liesse, dass die Pandanaceen von solchen Stammformen direkt abstammen, so liesse sich auch gegen deren ursprüngliche Nacktblüthigkeit nichts einwenden. Ich habe einmal gesagt, dass nackte Blüthen reducirte Blüthen sind, die gewöhnlich auch in anderen Beziehungen reducirt zu sein pflegen. Ich muss gestehen, dass ich mich nicht genau ausgedrückt habe, indem ich dabei nur angiosperme Blüthen im Sinne hatte, denn dass die gymnospermen Cycadeen und Coniferen ursprünglich nackte Blüthen haben, unterliegt ja nicht dem mindesten Zweifel. Wenn die Pandanaceen z. Th. kein reducirtes Androeceum und Gynoeceum besitzen, so widerspricht das dem Sinne meines obigen Satzes nicht, weil sie eben in dieser Beziehung eine Ausnahme von der gewöhnlichen (also nicht ausnahmslosen) Regel bilden. Übrigens sind sie wenigstens sexuell reducirt, da ihre Blüthen eingeschlechtig sind, was offenbar auf Reduction beruht, da in den eingeschlechtigen Blüthen der Gattung *Freycinetia* Rudimente

des anderen Geschlechts gefunden werden. Sehr häufig haben aber eingeschlechtig gewordene Blüthen auch nur ein rudimentäres oder gar kein Perigon; bei den Araceen ist es sehr augenfällig, wie dort die Zwitterblüthen gewöhnlich noch perigonbegabt sind, während mit der sexuellen Differenzirung meist auch ein Schwinden des Perigons verbunden ist. Dass diese sexuelle Reduction an sich nicht absolut ein Schwinden des Perigons bezeugt, weiss ich sehr wohl, da die Cycadeen und Coniferen ursprünglich perigonlos und unisexuell reducirt zugleich sind.

Andererseits ist aber zu erwägen, dass die Monocotylen bedeutend höher stehen als die Gymnospermen, deren fortgeschrittenste Familie (Gnetaceae) bereits ein Perigon erlangt hat, daher es auch möglich ist, dass schon die ältesten Angiospermen (die natürlich nicht etwa von den Gnetaceen sich herleiten) in den Besitz eines Perigons gelangt sind. Ferner wird die Wahrscheinlichkeit, dass gerade nur die Pandanaceae ursprünglich nackte Blüthen besässen, sehr dadurch verringert, dass sonst überall unter den Monocotyledoneen, bei den Araceen und Lemnaceen, bei den Najadeen, Cyperaceen und Gramineen, bei den Centrolepideen, wie auch bei Palmen (*Nipa* weibl.) und Cyclanthaceen (*Cyclanthus* männl.), wo nackte Blüthen auftreten, dieselben, wie aus der vorstehenden Ausführung unzweifelhaft sich ergeben hat, durch Reduction aus behüllten Blüthen nackt geworden sind. Es bestehen sodann, wenn auch nicht sehr nahe, so doch unverkennbare Beziehungen der Pandanaceen zu den Palmen (*Phytelephas*) und zu den Cyclanthaceen (*Carludovica*), was schon im J. 1878 Graf SOLMS-LAUBACH angedeutet hat; zwar nicht in den vegetativen Theilen, aber in den Blüthen, in dem meist polyandrischen Androeceum, in den parietalen, vieleiigen Placenten von *Freycinetia* und den Cyclanthaceae, in den mehrfächerigen und dann wieder monocarpiden, in jedem Fach eine Samenanlage bergenden Pistillen der *Pandanus*-Arten und der abnormalen Palmen (*Phytelephas*, *Nipa*), in den Blüthenständen, in der Spathenbildung. Nicht etwa dass eine dieser Familien direkt von der anderen abzuleiten wäre, wohl aber können sich ihre Vorläufer nicht weit nach rückwärts von einander abgetrennt haben. Da nun die zwei anderen genannten Familien anfänglich perigonbegabt und nur in einzelnen Formen, zudem nur in einem Geschlecht, durch Reduction nacktblüthig geworden sind, so ist eine ebensolche Reduction bei den zwei bisher unterschiedenen (vielleicht aber noch zu vermehrenden) Gattungen der Pandanaceen auch nicht unwahrscheinlich. Leider hat

sich bei ihnen nirgends eine Spur des Perigons erhalten, was ein sicheres Urtheil in dieser Familie sehr erschwert. Aber wir haben noch andere Anhaltspunkte. Es fehlen den in Kolben zusammengedrängten Blüten der Pandaneen sowohl Vor- als Deckblätter. Solche Blüthensprosse sind entschieden aus blättertragenden reducirt, und die Deckblätter sind ebenso sicher hier wie überall nachträglich geschwunden. Die Möglichkeit, „dass auch bei den Vorfahren dieser Pflanzen solche überhaupt nie entwickelt waren“, kann ich, als einem allgemeinen Principe des morphologischen Aufbaues aller Phanerogamen widersprechend, nicht zugeben. Damit steigert sich die Wahrscheinlichkeit, dass auch Perigonblätter bei den Pandaneen reducirt sein werden. Das triftigste Argument für eine solche Annahme liefert aber die Gattung *Sparganium*, welche den Pandanaceen anerkannt nahe verwandt ist und in beiden Geschlechtern ein deutliches Perigon besitzt. Ich habe mich in letzter Zeit mit den Sparganien aus der Verwandtschaft des *Sp. ramosum* viel beschäftigt, um die hieher gehörigen Arten oder Formen (*S. ramosum* Huds. Beeby = *S. erectum* Auct. L. p. p., *S. neglectum* Beeby, *S. microcarpum* [Neumann]) näher zu studiren und ihre Verbreitung in Böhmen auszuforschen, und habe hierbei auch dem Perigon der weiblichen Blüthe meine Aufmerksamkeit zugewendet. Wenn es in sehr seltenen Fällen am vollkommensten ausgebildet ist, so besteht es aus 2 dreizähligen alternirenden Kreisen von der normalen Disposition der Monocotylen. Aber diese Vollständigkeit findet sich selten (ENGLER bildet ein solches 6zähliges Perigon der weiblichen Blüthe von *S. simplex* var. *americanum* Engl. ab), gewöhnlich ist dasselbe schon auf eine Minderzahl (5—2) reducirt. Die beginnende Reduction dieses Perigons giebt sich aber noch in anderer Weise kund, nämlich in einer immer magereren, schmälern Ausbildung der Blättchen, was besonders bei der kleinfrüchtigen Art (*S. microcarpum*) zu sehen ist. Sie werden z. Th. zuletzt ganz dünn, fast fadenförmig, nur an der Spitze verbreitert. Ebenso dünn und noch dünner, borstenförmig, mit kolbig verdicktem Ende erscheinen auch die Deckblätter der weiblichen Blüten. Es ist augenfällig, dass manche der Perigonblätter, sowie die Deckblätter, im Schwinden begriffen sind. Bei den Pandaneen sind die Deckblätter bereits völlig geschwunden; ist es da nicht sehr naheliegend, dass auch ein früher vorhandenes Perigon bei ihnen geschwunden ist?

Zuletzt muss ich noch die Gattung *Typha* besprechen, welche zu den meisten und ernstlichsten Controversen Anlass gegeben hat.

Die meisten neueren Schriftsteller, unter ihnen auch ENGLER, sprechen ihren Blüthen jede Spur einer Blüthenhülle ab, der Letztere hält sie auch für ursprünglich perigonlos. Ich habe mich dagegen wiederholt dafür eingesetzt, zuletzt und am ausführlichsten in der Österr. bot. Zeitschr. 1891,<sup>44)</sup> dass die Gruppen der Haargebilde an der Blüthenaxe der männlichen wie der weiblichen Blüthen sehr abgeschwächte und in haarförmige Sonderpartien oder Abschnitte zertheilte letzte Reste von ehemals (bei den Vorfahren) ähnlich wie bei *Sparganium* ausgebildeten Perigonblättern seien. Ich wies auf analoge Bildungen bei anderen Pflanzen hin, auf die Bildung des Haarkelches (Pappus) und auf die Zertheilung der Deckblätter der Blüthen der Compositen, die Zertheilung des Borsten- und Haarperigons auf zahlreiche Trichome bei *Eriophorum*, insbesondere noch darauf, dass von den zweizeiligen Brakteen im Gesamtblüthenstande von *Typha* die obersten nach GOEBEL'S Mittheilung in mehrere neben einander gelegene ganz getrennte trichomatische Theile aufgelöst angelegt werden, also gerade so wie ich das für die Perigonblätter annehme, wodurch diese Annahme zum mindesten höchst wahrscheinlich gemacht und per analogiam in demselben Blüthenstande für den sehen Wollenden so gut wie bewiesen wird. Dazu kommt noch, dass die Deckblätter der Blüthen ebenso trichomartig abgeschwächt sind, dass die Perigontrichome der männlichen Blüthe bei *Typha angustifolia* nach ENGLER'S eigener Abbildung Fig. 143 B. z. Th. eine weitere Zerspaltung erleiden, und dass auch bei einigen Sparganien (z. B. *S. simplex*) die Perigonschuppen durch die Zähnelung ihrer Spitze schon eine beginnende Zertheilung anzeigen. Neuestens habe ich noch beim *Sparganium microcarpum* eine bis nahe zum Grunde gehende, manchmal aber nur im oberen Theile stattfindende Zerspaltung (positives Dedoublement) einzelner Perigonblätter in 2 Theile beobachtet, die dann nur 1—2 Nerven besassen, während die breiteren ungetheilten Perigonblätter deren 2—3 aufweisen. Dies Alles sind gewiss völlig ausreichende Gründe, um in den, später durch Streckung des Blüthenstiels der weiblichen Blüthe sich von einander entfernenden quirlähnlichen Querzeilen der Haare zertheilte Perigonblätter, sowie in den am Grunde der männlichen Blüthe von *Typha* stehenden, weniger zahlreichen (nach ENGLER'S Abbildungen 7—9 z. Th. gespalteten) Haargebilden reducirte Deri-

<sup>44)</sup> Über die Verwandtschaft von *Typha* und *Sparganium*. Österr. bot. Zeitschr. 1891.

vate von Perigonblättern zu erblicken, dessen nicht zu gedenken, dass damit doch eine befriedigende Erklärung des Ursprungs dieser Haargebilde gegeben ist, während man sonst nicht weiss, wo sie auf einmal in dem Blütenstande herkommen, nachdem sonst alle Theile der Pflanze vollkommen kahl sind. Ich kann also nicht einsehen, dass das eine „gewaltsame Hypothese“ sein soll, was ich als eine einfache und natürliche Folgerung aus einer Reihe von Thatsachen erachte. Man könnte sich einzig daran stossen, dass die Querzeilen der Trichome als Perigonblätter nicht dichter zusammenhalten, und das allenfalls daraus abnehmen, dass hier Hochblätter trichomatisch zertheilt sind. Die Vorfahren der Pandanales könnten nur solche Hochblätter statt eines Perigons besessen haben, welche bei den Pandaneen gänzlich ins Schwinden geriethen, während sie schon bei den Typhen sehr reducirt und zugleich, gleich den Perigonborsten der Cyperaceen, zu Flugapparaten verwendet, bei *Sparganium* aber besser erhalten zu einem regelrechten Perigon zusammenangerückt oder vorgeschritten sind. Auch dagegen würde ich kaum etwas einzuwenden haben, obwohl auch das sehr wohl begreiflich wäre, dass die Perigonhaare, welche unter der sitzenden männlichen Blüthe von *Typha* dicht beisammenstehen, wie es einem Perigon zukommt, an der sich streckenden Axe der weiblichen Blüthe nur der besseren Anpassung wegen, um dem Winde eine grössere Oberfläche zu bieten, so frühzeitig und später immer mehr etagenförmig auseinander gerückt sind, während sie ursprünglich wie bei *Sparganium* zu einem Perigon zusammenhielten. Jedenfalls ist aber *Typha* keine so primitive Pflanzenform, dass sie verdiente, an den Anfang des Systems der Monocotylen gestellt zu werden, sie ist auch nicht älter als *Sparganium*, sondern vielmehr von einer diesem nahestehenden Form mehr abgeleitet. Das beweist ausser der trichomatischen Reduction des Perigons (oder meinetwegen der Hochblätter) die fortgeschrittene Anpassung an eine leichte Verbreitung durch den Wind, die strenge Constanz des monocarpiden Pistills, während bei *Sparganium* manchmal noch 2 Fruchtblätter mit 2 Narben den Fruchtknoten zusammensetzen (so bei allen Formen aus der Verwandtschaft des *S. ramosum*), die eigenartige Umbildung gewisser Fruchtknoten in sterile birnförmige Körper bei manchen Arten, ganz besonders aber die sehr eigenthümliche Bildung des Blütenstandes, welche nur als Umbildung eines Blütenstandes von der Art der einfach verzweigten Sparganien (*S. simplex* u. dgl.) verständlich ist. ENGLER hält nunmehr zwar die Auffassung des Blütenstandes, welche

ich wiederholt vertheidigt habe, theoretisch mit Rücksicht auf die bei *Sparganium simplex* vorkommenden Verhältnisse und mit Rücksicht darauf, dass auch bei *Pandanus* wie bei *Sparganium* die Seitenzweige der Inflorescenz unterwärts mit der primären Axe vereint bleiben, nicht für unbegründet, meint aber doch, er könne meine Ausführungen nicht für absolut beweisend anerkennen, weil ihm das thatsächliche Verhalten in der Entwicklung der Blüten von *Typha* hierzu keine Anhaltspunkte bietet. Ich stelle aber erstens nochmals in Abrede, dass nur das bewiesen ist, wofür die Entwicklungsgeschichte Anhaltspunkte bietet, als wenn das die einzige sichere Quelle morphologischer Erkenntniss wäre. Zweitens aber liefert die Entwicklung des Blütenstandes von *Typha* doch einen, und zwar sehr triftigen Anhaltspunkt, nämlich den, dass die zweizeiligen Spathablätter zuerst vor aller Blütenbildung auf der primären Axe akropetal gebildet werden, ebenso wie diejenigen von *Sparganium* oder *Pandanus*, und dass ebenso wie in den Achseln der letzteren Sprosshöcker sich erheben, auf welchen dann die Blüten angelegt werden, auch bei *Typha* axilläre Anschwellungen der Hauptaxe vor sich gehen, welche aber rings um die Axe herumgehen und in der weiblichen wie in der männlichen Abtheilung zu einem gemeinsamen mantelförmigen Blütenboden vereinigt, die Blüten und die weiblichen mehrblüthigen Zweiglein erzeugen. Dies alles zeigt die Entwicklungsgeschichte, und gelegentliche Bildungsabweichungen, von denen ich erst kürzlich von Prof. GOEBEL eine hübsche Serie erhalten habe, zeigen noch deutlicher, dass diese Anschwellungen, welche sich am unteren und oberen Rande der weiblichen Abtheilung scharf von der primären Inflorescenzaxe abheben, wirklich axilläre Produkte sind, da sie auf der dem Tragblatt entgegengesetzten Seite in einer longitudinalen Furche die primäre Axe völlig nackt und blüthenfrei lassen. Mit einem einheitlichen ährenförmigen Blütenstande, analog dem Blütenkolben der Araceen, der auch nur eine Spatha am Grunde besitzt,<sup>45)</sup> ist die Entwicklung ebensowohl wie die abnormalen Bildungen (die aber der normalen Entstehung der ursprünglichen Achselsprosse näher stehen als die normale Bildung selber) absolut unvereinbar, sondern nur mit einem zusammengesetzten Blütenkolben wie ihn *Sparganium* und *Pandanus* besitzen.

Da nun weder der Blütenstand noch das Perigon (oder die

<sup>45)</sup> Ausnahmsweise bei *Calla* auch zwei Spathablätter über einander.

perigonersetzenden Hochblättchen) bei *Typha*, obwohl weiter als bei *Sparganium* fortgebildet, von denen der letzteren Gattung wesentlich verschieden sind, so halte ich die Familie der Typhaceen im Sinne der älteren Systematiker, *Typha* und *Sparganium* befassend, für mehr berechtigt als die Abtrennung einer besonderen monotypen Familie der Sparganiaceen. Die Pandanaceen unterscheiden sich den Typhaceen gegenüber ausser durch den ganzen Wuchs, Luftwurzeln, dreizeilige, meist dornig gezähnte Blätter noch durch vollständige Unterdrückung nicht nur der Blüthendeckblätter, sondern auch des Perigons (oder der perigonbildenden Hochblätter), durch Polyandrie der männlichen Blüten und ein theilweise pluricarpelläres Pistill, mit theilweise noch vielsamigen Parietalplacenten.

Die comparative Betrachtung der Blütenverhältnisse aller jener monocotylen Verwandtschaftskreise, in denen auch nackte Blüten vorkommen, hat ergeben, dass überall die Nacktblüthigkeit durch Reduction eines Perigons zu Stande kam, und dass bereits die Vorfahren aller Familienreihen ein Perigon besessen haben müssen, welches zunächst reichblättrig war, weil sich ein solches noch in einigen alten Gattungen etlicher Familien, nämlich der Palmen, Cyclanthaceen, Cyperaceen und Gramineen erhalten hat. Höchstens für die Stammform der Pandanales könnte es, im Hinblick auf *Typha*, einigermassen zweifelhaft sein, ob sie nicht statt eines fertigen Perigons nur Hochblätter als Ansatz eines Perigons besass, was aber keinen grossen Unterschied ausmachen würde. Ferner hat sich ergeben, dass die Polyandrie und Polygynie, die bei den Monocotyledoneen nicht so häufig ist wie bei den Dicotyledoneen, nur solchen Gattungen zukommt, die wir als ältere Typen ansehen müssen, dass also die 4 oder 3 Staminalkreise mancher Alismaceen und Hydrocharitaceen älter sind als 2 Staminalkreise oder nur einer in denselben Familien, desgleichen zwei Carpidenkreise älter und ursprünglicher als der eine gewöhnlich vorkommende, dass folglich 2 Staminalkreise sich wohl von mehreren ursprünglichen, nach der Reduction z. Th. geschwundenen ableiten lassen, aber nicht umgekehrt. Dass die polymeren Formationen älter sind als die auf eine kleine Zahl der Glieder beschränkten, folgt schon daraus, dass erstere in den nächst verwandten Gattungen und Arten, oder selbst in derselben Art gewöhnlich in der Gliederzahl unbestimmt und schwankend sind, was auch nach ENGLER ein Anzeichen niedrigerer Stellung ist, während die auf weniger Glieder beschränkten, wie in der pentacyklischen Blüthe, in ganzen Familien constant erblich geworden sind und nur geringere Reductionen zulassen,

was wieder als ein Merkmal höherer Fortbildung zu betrachten ist. In den polymeren Formationen kommt auch, obwohl höchst selten, spiralige Anordnung vor, welche also auch von höherem Alter zeugt und gewiss der cyklischen Anordnung vorausgegangen ist.

Die Richtigkeit der phylogenetischen Principien NÄGELI'S hat sich in der Detailuntersuchung bestens bewährt. Ich kann auch nicht einsehen, warum eigentlich ENGLER gegen dieselben sich ausgesprochen hat. Er sagt doch selbst, die Gramineen, Cyperaceen, Palmen, Helobien liessen sich nicht durchweg vom pentacyklischen Diagramm ableiten, weil es in ihnen Gattungen gibt, welche ein mehrzähliges Perigon, ein polyandrisches Androeceum oder ein polymeres oder auch dicyklisches Gynoeceum aufweisen; dagegen hielt auch er in den Familienreihen der Spathifloren (Araceen), der Liliifloren, Microspermen u. a. das pentacyklische Diagramm für ursprünglicher, die mehr oder minder grosse Minderzähligkeit für abgeleitet, durch Reduction entstanden. Das heisst doch soviel als wie: die Minderzähligkeit kann aus der Mehrzähligkeit hervorgegangen sein, aber nicht umgekehrt. Wenn es nicht erlaubt wäre, selbst in Verwandtschaftskreisen mit schwankender Zahl der Glieder oder der Quirle, die Vielzähligkeit ohne Weiteres als die ältere, die Minderzähligkeit als die jüngere Stufe anzusehen, wenn es möglich wäre, dass auch die umgekehrte Entwicklung stattgefunden hat, dann könnte auch bei den Gräsern, Palmen, Helobien das pentacyklische Diagramm das ursprünglichste sein, und könnten sich die Blüthen von Gattungen mit mehr Perigonblättern, mit mehr Staminalcyklen, mit mehr als drei Carpellen aus Blüthen mit pentacyklischem Diagramm durch spätere Vermehrung der Glieder und der Cyklen entwickelt haben; *Potamogeton*, dem ENGLER doch mit Recht die erste Stufe im Entwicklungsgange der „Potamogetonaceen“ einräumt, könnte umgekehrt aus einer nackten, monomeren Blüthe, wie die Zostereen sie besitzen, sich entwickelt haben u. s. w. Dann aber verlieren alle phylogenetischen Vorstellungen und Ableitungen jede Berechtigung, dann müsste man es als aussichtslos aufgeben, das relative Alter dieser oder jener Blüthenbildung comparativ zu bestimmen, dann müsste man mit Resignation sagen: darüber wissen wir nichts und können nichts wissen, dann gälte auch hier DUBOIS-REYMOND'S berühmtes: *ignoramus et ignorabimus*.

ENGLER hat aber vollkommen Recht zu sagen, dass das pentacyklische Diagramm der Monocotylen nicht das ursprünglichste sein kann, aus dem alle übrigen Blüthenformen entstanden wären; sehr viele zwar sind aus ihm abgeleitet aber nicht alle, und zwar gewiss

nicht die mehrgliedrigen Blüten. Darum ist die so sehr verbreitete pentacyklische Blütenform nicht einmal, sondern mehreremale in verschiedenen Familien und Familienkreisen aus der polymeren Form entstanden, hat sich dann entweder unverändert fortgeerbt, zumal in den höher entwickelten Familien, oder ist, manchmal sehr frühzeitig, weiter reducirt worden. Unter den Najadeen z. B. hat sich nur bei *Potamogeton* die pentacyklische Blüthe erhalten, sehr bald aber begannen die Reductionen und sind bis aufs Äusserste fortgeschritten; bei den Liliaceen hat sich erstere herrschend erhalten; nur selten ist ein Kreis des Androeceums durch Ablast geschwunden. Ich stimme ENGLER auch darin bei, dass jene Familienreihen, in denen das pentacyklische Diagramm constant geworden ist, so dass nur wenige und minder eingreifende Reductionen vorkommen, und in denen polycyklische Anordnung nicht mehr vorkommt (eben weil sie in jüngeren Typen erloschen ist), am höchsten stehen; tiefer jene, bei denen die Zahl der Quirle wechselt und starke Reductionen vorherrschen. Aber dieser Grundsatz steht mit NÄGELI'S Principien in keinem Widerspruch.

### 3. *Das Reductionsgesetz und das Dedoublement bei den Monocotyledoneen.*

Von besonderem Interesse sind jene, theilweise bereits besprochenen Reductionen im dicyklischen Perianth und in den sexuellen Formationen, durch welche die Zahl der Glieder in den auf einander folgenden Cyklen vermindert wird, doch nicht so vollkommen, dass nicht noch die ursprüngliche höhere Gliederzahl in denselben kenntlich bliebe. Die 3-zähligen Perigonkreise werden auf 2 Glieder (oder auch auf ein Glied) reducirt; damit aber die Alternanz beider Kreise auch nach der Reduction gewahrt bleibe, muss in dem einen Kreise Ablast eines Gliedes, in dem anderen aber Vereinigung zweier Glieder zu einem Doppelblatte stattfinden. Es sei daran erinnert, wie sich bei den Philydraceen die beiden hinteren Perigonblätter des äusseren Kreises zu einem Doppelblatt vereinigen; wie dieser Kreis dadurch 2-zählig und median wird, wie vom inneren Kreise wiederum das hintere Blatt über dem Doppelblatte schwindet, so dass nur die 2 seitlich nach vorn stehenden Perigonblätter dieses Kreises übrig bleiben, welche nun mit den 2 äusseren gekreuzt sind. Bei den Gräsern ging die Reduction noch weiter, es schwand dazu das vordere Blatt des äusseren Kreises, die seitlich vorderen des inneren vereinigen sich

mehr oder weniger, wenigstens in der Anlage (die 2 genäherten Lodiculae, die auch durch eine einfache Lodicula ersetzt werden können), das hintere desselben Kreises schwindet meist gänzlich, so dass also das ganze Perianth aus 2 alternirenden Blättern besteht, nämlich aus der Vorspelze und der Doppellodicula. Erwähnt seien noch die petaloiden Staminodien der Zingiberaceen, welche sich ähnlich betragen, wie die Perigonblätter der Philydraceen. Vom äusseren dreizähligen Kreise der Staminodien ist das vordere Glied ablastirt, vom inneren dagegen die 2 vorderen Blätter zu einem Doppelblatt (Lippe), welches dem einzigen fertil gebliebenen Staubblatt gegenüber fällt, vereinigt. Es ist das eine unvollkommene Reduction der Staminalkreise auf Dimerie, in welcher aber noch die Abkunft von 3-zähligen Kreisen kenntlich ist.

Hier sei auch einiger abnormalen Reductionen im Perigon (und in den Sexualkreisen) von *Iris* Erwähnung gethan, da ich in meinem „Reductions-gesetz“ vergessen habe, die diesbezüglichen Mittheilungen HEINRICHER'S<sup>46)</sup> zu besprechen. HEINRICHER fand und bildete diagram-

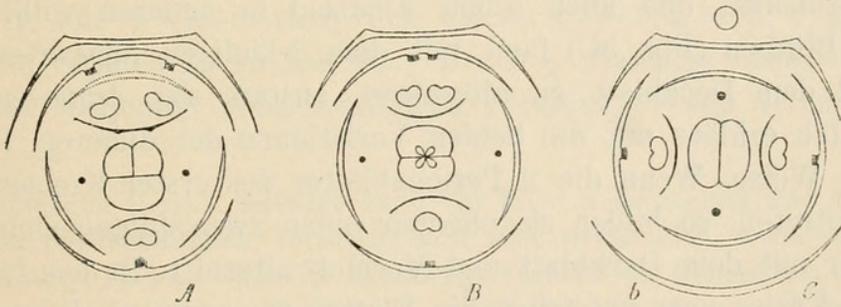


Fig. 3. Diagramme metaschematischer *Iris*-Blüthen. A. B. Zwei Blüthen im verschieden-gradigen Übergange aus der Trimerie in Dimerie. — C. Eine normal zweizählige Blüthe.

matisch ab unvollkommen dimere (pseudodimere) Blüthen von *Iris hungarica*, welche im Perigon ganz wie die normalen Blüthen der Philydraceen gebaut waren. Vom 3-zähligen äusseren Perigonkreis waren die hinteren 2 Blätter zu einem etwas stärkeren, an 2 parallelen Bärten kenntlichen Doppelblatt vereinigt, vom inneren Kreis nur die 2 seitlich vorderen Blätter vorhanden (Fig. 3A). Von dem einzigen äusseren Staminalkreise waren die 2 hinteren Stamina hinten so sehr

<sup>46)</sup> Beiträge zur Pflanzenteratologie und Blütenmorphologie. Sitzb. d. k. Wiener Akad. 1883.

genähert, dass sie ein vor den 2 Bärten stehendes Paar bildeten. Von den 2 medianen Narben war die hintere wieder ein 2-kieliges Doppelblatt. Der Fruchtknoten war unterwärts zwar 3-fächerig, doch die 2 hinteren Fächer kleiner, dem vorderen zusammen opponirt und oberwärts in ein Fach vereinigt. Noch vollkommener war die Dimerie an einer zweiten Blüthe ausgeprägt (Fig. 3B); hier waren die 2 hinteren Perigonblätter so sehr in ein Blatt vereinigt, dass dieses nur einen, bloss im oberen Theile in 2 divergirende Enden sich spaltenden Bart besass, und die 2 Blätter des inneren Kreises standen genau transversal. Im Staminalkreise waren nur 2 mediane Glieder vorhanden, von denen jedoch das hintere eine oberwärts zweitheilige Doppelanthere trug. Der Carpidenkreis war wieder vollkommen dimer (2-narbig, 2-fächerig) und median. Es hatte also im ersten, dritten und fünften Blütenkreise mehr oder minder vollkommene Vereinigung der hinteren Glieder, im zweiten und vierten Kreise aber Ablast der hinteren Glieder (nebst der zugehörigen Verschiebung) stattgefunden, dem Reductionsgesetze gemäss. Auffällig ist dabei nur, dass der erste Perigonkreis, dimer geworden, median steht, anstatt, wie dies HEINRICHER (und auch schon EICHLER) in anderen vollkommen dimeren Blüthen (Fig. 3C) fand, mit dem 2-kieligen adossirten Vorblatt und dem Deckblatt zu alterniren, anstatt also transversal zu stehen. Ich erkläre mir die beiden Variationen der dimeren Blüthen in dieser Weise. Wenn die 2 Perigonblätter des ersten Kreises transversal auftreten, so bilden sie offenbar einen zweizähligen simultanen Quirl, der mit dem Deckblatt und Vorblatt alternirt. In dem trimeren äusseren Kreise aber entstehen die Blätter wie gewöhnlich succedan, die ersten zwei Blätter nach PAYER und SCHUMANN hinten, dem 2-kieligen und auch mit 2 seitlichen Anlagen entstehenden Vorblatt supraonirt, das dritte viel später vorn. Wenn dieser Kreis nun dimer wird, aber die succedane Entstehungsweise beibehält, so dass also Distichie eintritt, so fällt das erste Perigonblatt nach hinten, das zweite ihm gegenüber nach vorn.<sup>47)</sup> Dabei kommen nun Übergänge aus der ursprünglicheren

<sup>47)</sup> Diese Supraposition der ersten zwei Perigonblätter oder in der dimeren Variation des einen ersten Perigonblatts über dem adossirten Vorblatt scheint regelwidrig zu sein. EICHLER meinte deshalb, das erste Perigonblatt müsse dem einzigen adossirten Vorblatt diametral gegenüber fallen, und bezweifelte daher durchaus PAYER's Darstellung, nach welcher erstens das Vorblatt in der Form zweier seitlichen Anlagen entsteht, die erst später nach hinten herumgreifen und verwachsen, und zweitens von den drei äusseren Perigonblättern die beiden seitlich rückwärts stehenden zuerst auftreten. Doch hat SCHUMANN neuerdings beide

Trimerie zur Dimerie derart vor, dass das erste hintere Blatt ein Doppelblatt (Blatt 1 und 2 des trimeren Kreises vereinigt) darstellt.

Auch in sonst trimeren derartig metaschematischen *Iris*blüthen (HEINRICHER's Fig. 14 Taf. I.) schwindet bisweilen das hintere Glied des zweiten Perigonkreises. Dies sucht HEINRICHER durch den Druck der dahinter liegenden Abstammungsaxe zu erklären, sowie auch die Zweikieligkeit des Vorblatts seit EICHLER einem solchen Druck zugeschrieben wird. Allein diese Druckhypothese gibt nur eine scheinbare Erklärung für beide Vorkommnisse, was in Betreff der zweikieligen und zweinervigen Vorblätter schon hinreichend klargelegt worden. Und warum sollte ein Druck der Mutteraxe das Schwinden des hinteren inneren Stamen verursachen, da er doch nicht einmal die Vereinigung der 2 äusseren Perigonblätter zu einem einfachen Blatte hindert? Die Sache ist vielmehr diese. HEINRICHER's Fig. 14 zeigt die 2 äusseren, rückwärtigen Perigonblätter nach hinten schon mehr zusammengerückt, worin sich bereits ein Schritt zur Vereinigung in der pseudodimeren Blüthe kundgibt; der innere Kreis nähert sich wieder durch Ausfall des hinteren Stamen der Dimerie, wovon der mechanische Grund eher in der Verkleinerung der Lücke zwischen den 2 genäherten hinteren Sepalen zu suchen ist. Der 3 + 2-zählige complexe Cyclus ist aber derjenige eines 5-zähligen Perigons. Wenn ferner in einer

Beobachtungen PAYER's bestätigt. Diese für EICHLER so unglaubliche Ueberschreitung der phyllotaktischen Vorschrift wird aber verständlich, wenn man die Einsicht erlangt, dass das adossirte zweikielige Vorblatt ein Doppelblatt ist, aus zwei ursprünglichen seitlichen Vorblättern entstanden, wie das sowohl die Entwicklungsgeschichte als auch die Erscheinungen abnormer Doppelblätter erweisen. Für 2 transversale Vorblätter ist die Succession der äusseren Perigonblätter so wie sie bei den Irideen vorkommt, durchaus normal, auch wenn die zwei lateralen Vorblätter, wie bei Amaryllideen und Alismaceen, zu einem Doppelblatt verwachsen, was EICHLER zwar für die zwei genannten Familien zugab, für die Irideen aber bestritt, weil er die erst von mir studirten Erscheinungen an Doppelblättern, welche bald zwei Achselsprosse erzeugen, bald nur einen, nicht kannte. Wir sahen bereits, dass auch die 2-nervige Vorspelze der Gräser ein Doppelblatt ist und neuestens (in Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. XI. 1893) hat SCHUMANN gezeigt dass das Vorblatt am Blüthenschaft der Parideen (*Paris* und *Trillium*) ebenfalls mit 2 Primordien anhebt, zwischen denen das erste Blatt des 3- oder 4-zähligen Quirls auftritt, indem die Anlage des Laubblattquirls nicht simultan, sondern in Folge einer in manchen Blüthen ebenfalls vorkommenden Förderung der Hinterseite absteigend erfolgt. EICHLER war in einer rein mechanischen Erklärung der zweikieligen Vorblätter durch den Druck der Mutteraxe befangen und derartige Erklärungen haben in den neueren mechanischen Blattstellungstheorien eine grosse Rolle gespielt.

Blüthe wie HEINRICHER's Fig. 13 vom inneren Staminalkreise nur die 2 vorderen paarigen Glieder, progressiv in Griffel metamorphosirt, entwickelt werden, so entspricht das ebenfalls dem Reductionsgesetze, da in der „pseudodimeren“ Blüthe diese 2 Glieder transversal stehen. Uebrigens gebrauche ich den Ausdruck pseudodimer nur der Kürze halber, denn es ist hier echte, nur unvollkommene Dimerie der zweiten Variation vorhanden.

Während in den angeführten und ihnen ähnlichen Fällen Niemand daran zweifeln kann, dass die zweispaltigen Doppelblätter dort nicht durch Spaltung ursprünglich einfacher Phyllome, sondern durch Vereinigung von je zwei ursprünglichen getrennten Blättern entstanden, so hat man im Androeceum paarige, bisweilen entwicklungsgeschichtlich durch Theilung eines Primordiums entstehende Staubblätter auch durch phylogenetische Theilung, durch positives phylogenetisches Dedoublement erklären wollen. Dies gilt besonders von einigen Helobiae: Alismaceen, Butomaceen, Hydrocharideen, deren äusserer Staminalkreis 6-zählig ist, während die inneren 1 bis mehrere Kreise, wenn solche vorhanden, wie gewöhnlich sonst 3-zählig sind.

Von EICHLER und vielen Neueren ist das phylogenetische Verhältniss in dem Sinne aufgefasst worden, dass in diesem Kreise an Stelle einzelner Staubgefässe zwei aufgetreten sind. Da dieselben bisweilen, z. B. bei *Butomus*, auch paarweise über den Sepalen etwas näher bei einander stehen, und auch näher bei einander entstehen,<sup>48)</sup> so hat EICHLER darin ein congenitales Dedoublement gesehen, MICHELI und HEINRICHER aber erklären das nach mechanischem Princip damit, dass die Bildung zweier Staubblätter statt eines einzigen durch die Vergrößerung der Lücken oberhalb der Sepalen bedingt sei. Dass in so vielen anderen Familien die Vergrößerung der Lücken diesen Effekt nicht hat, dessen Ursache erblickt ENGLER darin, dass bei diesen die Zahl der Glieder durch die Erbllichkeit fixirt ist, während bei den Butomaceen, Alismaceen etc. noch ein Wechsel möglich ist. Ich habe dagegen in meinem „Reductionsgesetz“ den ersten Staminalkreis als schon ursprünglich 6-zählig angenommen, die paarweise Näherung der Staubblätter vor den Sepalen von *Butomus* aber damit erklärt, dass sich die Paare jener Stellung nähern, welche nach Reduction des

<sup>48)</sup> Siehe PAYER Organogénie de la fleur, tab. 141.

6-zähligen Kreises auf einen 3-zähligen die einzelnen episepalen Stamina einnehmen würden. Wenn man das als *Dedoublement* bezeichnet, sagte ich, so muss dasselbe negativ genannt werden, weil es nicht Spaltung dreier ursprünglichen Staubblätter, also den Übergang eines 3-zähligen Kreises in einen 6-zähligen, sondern umgekehrt den Übergang aus einem 6-zähligen zu einem 3-zähligen episepalen Kreis bedeutet. Dass bei den Alismaceen kein positives *Dedoublement* dreier ursprünglichen Staubblattanlagen stattfindet, sondern dass ein echt sechszähliger Kreis vorliegt, beweist die vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Butomus* und *Alisma* ganz deutlich, nicht so sehr dadurch, dass bei *Butomus*, wo die Stamina paarweise über den Sepalen genähert auftreten, dieselben von Anfang an als gesonderte Höcker erscheinen (denn es könnte hier immerhin congenitales *Dedoublement* vorliegen), sondern weil dieselben 6 Staubgefässe nach BUCHENAU<sup>49)</sup> bei *Alisma* vielmehr über den Petalen paarweise näher beisammen stehen. Die Kronblätter von *Alisma* sind nämlich anfangs sehr klein, die Kelchblätter zur selben Zeit viel breiter, die 6 Anlagen des ersten Staubblattkreises treten aber in Alternation mit Kelch und Krone zugleich auf, müssen daher durch die breiten Kelchblätter von einander mehr entfernt stehen. Dies ist wohl auch die nächste Ursache, wesshalb der zweite epipetale 3-gliedrige Staminalkreis geschwunden ist. Auch gibt HEINRICHER<sup>50)</sup> einen Durchschnitt durch eine Blütenknospe von *Alisma plantago*, in welchem die 6 Filamentquerschnitte sehr schön mit dem Perianth im Ganzen alterniren. Die Art der paarweisen Gruppierung der Staminalanlagen von *Butomus* ist eine zunächst durch die abweichenden räumlichen Verhältnisse gegebene Modification im 6-zähligen Kreise. Es sind nämlich hier die Kronblätter von Anfang an viel breiter und grösser als bei *Alisma*, entstehen auch so hoch über den Sepalen, dass nur über diesen für die 6 äusseren Staubblätter Platz ist,<sup>51)</sup> die 3 nachfolgenden, ungehindert über den Kronblättern sich bildenden Staubblätter können nachher mit denen des ersten Kreises in einen complexen Kreis zusammenrücken. Das paarweise Zusammenrücken über den Sepalen könnte freilich schliesslich zu einem entwicklungsgeschichtlichen *Dedoublement* führen; denn würden die Anlagen von Anfang an noch über ihren Berührungspunkt hinaus zusammengerückt sich

<sup>49)</sup> Blütenentwicklung von *Alisma* und *Butomus*. Flora 1857.

<sup>50)</sup> Beiträge zur Pflanzenteratologie und Blütenmorphologie. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien 1883. Taf. I. Fig. 2.

<sup>51)</sup> PAYER, Organogénie de la fleur. Tab. 141. Fig. 4, 5.

bilden, so müssten sie sich hemmen und in ein breiteres Primordium vereinigt als Doppelblatt auftreten, um erst später wieder durch dichotome Theilung des Primordiums sich zu trennen. Dieser Vorgang kommt denn auch wirklich nach ROHRBACH<sup>52)</sup> bei den verwandten Hydrocharitaceen vor, denn bei *Hydrocharis* dedoubliren in dieser Weise die 3 Primordien des äusseren Staminalkreises der männlichen Blüthe und die Anlagen der episepalen Staminodien in der weiblichen Blüthe. Der letzte Schritt in dieser phylogenetischen Reihe besteht darin, dass die 3 Primordien einfach bleiben und einzelne Staubblätter aus sich entwickeln, womit das typische monocotyle Androeceum erreicht wird. Dies findet bei den Juncagineen statt; dann auch bei einer Form des *Alisma* (*Caldesia*) *parnassifolium* nach MICHELI und HEINRICHER. Wenn bei dieser Form statt des 6-zähligen Kreises drei episepale Stamina auftreten, so zeigt sich darin eine progressive Variation, ein Fortschritt zu der bei den Monocotylen typischen durchgängigen Trimerie. Darin aber, dass diese Form wie *Butomus* auch noch den zweiten epipetalen Staubblattkreis besitzt, hat sie einen älteren Charakter bewahrt, der der Hauptform mit hexamerem äusseren Staminalkreise verloren ging. Dafür, dass der sechszählige Kreis älter ist als der dreizählige, spricht ausser dem allgemeinen Reductionsprincip (welches ja bisher nicht überall Anerkennung fand) noch der Umstand, dass in sehr alten, spiralig und spirocyklisch gebauten und solchen nahestehenden cyklischen Blüthen die Polymerie der Spiralcyklen oder Quirle im Androeceum ansteigt, um dann gegen das Gynaeceum oder in demselben herabzusinken. Diese Erscheinung lässt sich unter den Dicotyledoneen bei Ranunculaceen und Papaveraceen constatiren und ist schon unter den Gymnospermen bei den Gnetaceen hervorgehoben worden. Die Isomerie in den Staminal- und Perianthkreisen stellt sich erst bei fortgeschrittenen und dem entsprechend auch weniger variablen Pflanzentypen ein. Die Alismaceen — gleichsam die Ranunculaceen der Monocotylen — sind ja nach ihrer grossen Variabilität in der Phyllotaxie der Blüthe und den bislang noch erhaltenen Spuren einer spiraligen Anordnung eine solche alte Pflanzenfamilie; es ist darum ganz natürlich, wenn auf die 2 trimeren Perianthkreise ein hexamerer Staminalkreis folgt, während der folgende Staminalkreis, wenn er nicht etwa geschwunden ist, zur Trimerie wieder herabsinkt. Deshalb kann man nicht sagen, dass im hexameren Kreise

<sup>52)</sup> ROHRBACH, Beiträge zur Kenntniss einiger Hydrocharideen. Abhandl. d. naturf. Ges. zu Halle XII. 1871.

ein Ersatz einzelner Stamina des trimeren Kreises durch Staubblattpaare stattgefunden hat, sondern umgekehrt muss im trimeren Kreise ein Ersatz von episepalen Staminalpaaren durch einzelne Staubgefässe anerkannt werden.

Nach HEINRICHER kommt ein, von ihm mechanisch durch die Raumverhältnisse erklärtes „Dedoublement“ auch im Gynoeceum des *Alisma parnassifolium* vor; Diagrammquerschnitte zeigten ihm, dass die Trimerie auch im Gynoeceum fortgesetzt wird, dass jedoch statt eines, zweier oder aller 3 Glieder des äusseren Carpidenkreises je 2 gebildet werden können, also wie im äusseren Staminalkreise. Dieser Autor nimmt auch hier eine Vermehrung der Glieder im ursprünglich trimeren Kreise an.

Ich halte dagegen die höhere Gliederzahl in den Carpellkreisen wieder für die ursprüngliche und erblicke eine Progression im Abnehmen der Gliederzahl bis auf die gewöhnliche Trimerie. Die Glieder werden nicht vermehrt, weil die Räume auf der Blütenaxe grösser werden, sondern letztere werden grösser, weil die Blüthe auf einen früheren Zustand zurückgreifend, mehr Anlagen von Carpellin in sich enthält. Für noch älter halte ich die Vielzahl der Carpiden in wahrscheinlich noch spiraliger Anordnung bei *Sagittaria*.

Die Gattung *Vellozia* zeigt unter den Monocotylen ein besonders ausgezeichnetes Dedoublement der Staubblätter, da sich mit grösster Wahrscheinlichkeit erwarten lässt, dass die in 2 dreizähligen alternirenden Kreisen stehenden Bündel von am Grunde vereinigten Staubgefässen auch entwicklungsgeschichtlich aus ebensoviel einfachen Primordien entstehen werden. Es thut mir leid, dass ich diesen Fall des Dedoublements in meiner Schrift über das Reductionsgesetz und das Dedoublement übergangen habe; so will ich das Versäumte hier nachholen. Die Zahl der Staubgefässe in jedem Bündel ist häufig 3, doch steigt sie bis 11 (bei *V. breviscapa* Mart.). Das Basalstück eines triandrischen Bündels theilt sich entweder am Gipfel in 3 Staubfäden oder es trägt einen Staubfaden terminal und 2 tiefer auf der Innenseite eingefügt. Nach der herrschenden Ansicht vom Dedoublement wäre dasselbe hier wie anderwärts positiv, nämlich eine wirkliche Spaltung eines ursprünglich einfachen Staubblatts in 3 antherentragende Theile. In ontogenetischem Sinne ist das auch richtig, wenn man die Primordien als ursprüngliche Staubblätter bezeichnet; aber im phylogenetischen Sinne, welcher besagt, dass bei den Vorfahren einfache Staubblätter in gleicher Anzahl vorhanden waren, welche sich bei *Vellozia* erst getheilt haben, halte ich jene Ansicht für irrig. Aus

dem Vorhandensein zahlreicherer Staubblätter bei *Smilax*arten aus der Section *Pleiosmilax* (8—12—18—20), sowie in der Gattung *Pleea*, wo 9—12 Staubblätter verzeichnet werden, lässt sich unzweifelhaft urtheilen, dass die ältesten Liliifloren zahlreiche Staubgefäße besessen haben. Auch ENGLER pflichtet der Ansicht bei, dass in jenen Fällen Formen vorliegen, welche noch etwas von der bei Monocotyledonen ursprünglich häufigeren Polyandrie bewahrt haben. Die Anordnung der zahlreicheren Staubblätter von *Pleiosmilax* scheint nicht bekannt zu sein, doch sind da offenbar oft mehr als 2 Kreise ausgebildet; bei *Pleea* gehören nach ENGLER von 9 Staubblättern 6 einem äusseren Kreise an, welche (wie bei *Butomus*) paarweise vor den äusseren Perigonblättern stehen.

Bei der Velloziacee *Barbacenia* hat sich das Androeceum bereits auf 2 dreizählige Kreise, wie bei anderen Liliifloren, reducirt, dagegen zeigt *Vellozia* noch die ursprüngliche Vielzahl der Staubblätter, jedoch bereits im Übergange in die zwei trimeren Kreise von *Barbacenia*. Die phylogenetische Entwicklungstendenz der Monocotylen geht von der Polymerie und Polycyklië zur Hexamerie und Dicyklië; letztere ist auch bei *Vellozia* bereits eingetreten, aber nicht vollkommen; die ältere erbliche Anlage zur Polymerie, die von der jüngeren durch Reduction erworbenen Anlage zur Hexamerie des Androeceums noch nicht völlig verdrängt ist, combinirt sich mit letzterer, und diese Combination ist wieder erblich geworden. Sie besteht darin, dass sich Gruppen des polymeren Androeceums zu 3 episepalen und 3 epipetalen Bündeln vereinigen, und dass diese Vereinigung, weil anfangs die jüngere Tendenz oder Anlage überwiegt, von Anbeginn der Entwicklung (muthmasslich, da die Entwicklungsgeschichte noch nicht studirt worden) 6 Primordien hervorbringt, welche sich nachher in so viele Zweige theilen, als nach der älteren Anlage ursprüngliche Staubblätter vorhanden waren. Darin besteht überhaupt das Räthsel der étamines composées PAYER's.

Diese meine Auffassung entspricht einer einheitlichen phylogenetischen Entwicklung; wogegen die Annahme, dass vordem nur 6 einfache Staubblätter da waren (dass also das Androeceum von *Barbacenia* älter ist), welche sich zum Zwecke einer Vermehrung der Antheren getheilt haben, eine phylogenetische Ungereimtheit enthält, nämlich die, dass ein altes polymeres Androeceum auf 6 Antheren reducirt worden und nachher wiederum in eine Vielzahl zurückgegangen wäre. Sodann weist die Bildung der Phalangen, in welchen, wie bei *Vellozia graminea* Pohl, ein Stamen terminal und

zwei auf der Innenfläche der BasilarSchuppe entspringen, deutlich auf einen äusseren trimeren und einen inneren hexameren Kreis hin, durch deren gruppenweise Zusammenziehung ein trimerer Kreis mit dreispaltigen Gliedern entstanden ist. Es ist das etwas Ähnliches, wie wenn bei den Fumariaceen ein äusserer dimerer und ein innerer tetramerer Staminalkreis zusammen in zwei triandrische Phalangen sich gruppieren. (Siehe hierüber mein „Reductions-gesetz“). Das ganze Androeceum der *Vellozia graminea* ist also als ursprünglich tetracyklisch anzusehen; der erste (episepale) und der dritte (epipetale) Kreis trimer (letzterer wohl auch ursprünglich 6-zählig, aber durch

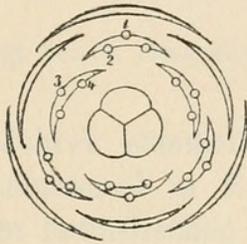


Fig. 4. Diagramme einer Blüthe von *Vellozia* mit 6 dreitheiligen Staubblättern, welche aus 18 in vier Kreisen stehenden Staubblättern entstanden, die in dreizählige Gruppen (Tripelblätter) contrahirt worden sind.

Schwinden der über den paarweise genäherten Gliedern des zweiten Kreises gelegenen Glieder — dem Reductionsgesetz gemäss — trimer reducirt), der zweite und vierte Kreis hexamer. Da ich in meiner Arbeit über das Reductionsgesetz *Vellozia* nicht berücksichtigt habe, so möge das umstehende Diagramm Fig. 4 jene Anordnung der Stamina erläutern, aus welcher die triandrischen Adelprien entstanden zu denken sind (1, 2, 3, 4 sind Glieder der vier Kreise). Wo die zwei seitlichen Stamina jeder Adelprie nicht deutlich nach Innen stehen (wie bei *Vellozia hemisphaerica* Seubert), da ist der zweite Kreis dem ersten mehr interpolirt. Wo die 6 Adelprien polyandrisch sind, da waren die ursprünglichen Kreise complicirter, vielleicht auch zahlreicher, doch ist es ohne genauere Kenntniss der Adelprien nicht möglich, hierüber Rechenschaft abzulegen.

Wenn man also vom Dedoublement der Staubgefässe von *Vellozia* reden will, so muss dasselbe als negativ nach meiner Ausdrucksweise bezeichnet werden.



BHL

Biodiversity Heritage Library

Celakovský, Ladislav Josef. 1896. "Über den phylogenetischen  
Entwicklungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone."

*Vě  
stni*

,

*k  
Kra*

,

*lovske*

,

*c*

✓

*eske*

,

*spolec*

✓

*nosti*

*na*

,

*uk.*

*Tr*

✓

*i*

da  
mathematicko-pr

i

rodove

decka

= Sitzungsberichte der

Ko

..

nigl.

Bo

..

hmischen Gesellschaft der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche  
Classe 1896, pt. 2, 1–91.

**View This Item Online:** <https://www.biodiversitylibrary.org/item/24817>

**Permalink:** <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/167572>

### **Holding Institution**

New York Botanical Garden, LuEsther T. Mertz Library

### **Sponsored by**

The LuEsther T Mertz Library, the New York Botanical Garden

### **Copyright & Reuse**

Copyright Status: NOT\_IN\_COPYRIGHT

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.