

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.  
Biologiske Meddelelser **XIII**, 6.

---

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

II. *CENTROSPERMAE*

VON

O. HAGERUP



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

EJNAR MUNKSGAARD

1936



Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende  
Publikationer:

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

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

---

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser **XIII**, 6.

---

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

II. *CENTROSPERMAE*

VON

O. HAGERUP



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

EJNAR MUNKSGAARD

1936

Printed in Denmark.  
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S.



## VORWORT

**D**ie hiermit vorliegende Abhandlung ist eine direkte Fortsetzung meiner zwei 1933 und 1934 erschienenen phylogenetischen Arbeiten. Wie ich dort mittels Serien von Mikrotomschnitten durch kontinuierliche Reihen von Entwicklungsstadien der Blüten die Koniferenzapfen und die *Gnetales*-Blüten untersuchte, so habe ich an dieser Stelle nach der nämlichen Methode die Centrospermen-Blüten untersucht. Auch die massgebenden Gesichtspunkte sind dieselben wie in den beiden vorhergehenden Arbeiten; besonders sei hervorgehoben, dass die Integumente + Funiculi als Makrosporophylle aufgefasst werden; die Begründung dieser Annahme liegt in der Abhandlung über die Koniferen (1933) S. 24—36 vor.

Das Untersuchungsmaterial sammelte ich selbst, teils in Tropisch-Afrika, teils in dem Botanischen Garten der Kopenhagener Universität. Wenn keine speziellen Angaben gemacht werden, stellen die Figuren keine Schemata dar, sondern sind mit Hilfe eines Zeichenapparates nach einem Präparat gezeichnet. Der Übersicht halber habe ich jedoch den verschiedenen Figuren eine gleichartige Schraffierung gegeben; es ist dadurch ein Subjektivismus eingeführt worden, der ebenfalls der kritischen Bewertung des Lesers unterzogen werden muss.

Ich erlaube mir, auf diesem Wege dem »Carlsberg-Fond«, dessen wertvolle Unterstützung die Durchführung meiner Arbeit erst ermöglichte, meinen verbindlichsten Dank abzustatten.

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

---



### 1. Einleitung: Die Probleme.

Die vorliegende Arbeit bezweckt, einen Beitrag zur Lösung der Frage, von welchen der niedrigeren Archegoniaten die heute auf der Erdkugel lebenden Angiospermen abstammen, zu liefern.

Dies wichtige phylogenetische Problem ist in jüngster Zeit wieder mit Nachdruck angeregt worden; es grenzt ja auch an die Diskussion über die Morphologie der Coniferenzapfen. Die heute noch herrschende Unsicherheit ist dadurch hervorgerufen, dass man nach Untersuchungen und Erörterungen, die über ein Jahrhundert umspannen, immer noch nicht weiss, was das Gynöceum der Angiospermen eigentlich ist. An dieser Stelle müssen neue Untersuchungen folglich einsetzen; denn Homologieschlüsse vom *Cycas*-Sporophyll führten nicht zu befriedigenden Ergebnissen; trotzdem herrschen in der modernen Botanik auf diesem Gebiete noch derartige Anschauungen vor. Mit dieser Arbeit wird der Versuch gemacht, zu beweisen, dass die *Cycas*-Homologien in gewissen Fällen falsch sind, und, dass der langwierige Stillstand in der Erforschung phylogenetischer Fragen in wesentlichem Masse durch sie hervorgerufen ist.

In jüngster Zeit haben jedoch eine Reihe von Forschern gewagt, die Allgemeingültigkeit der *Cycas*-Theorien zu bezweifeln. Unter diesen sind SAUNDERS, der von anatomischen Gesichtspunkten ausgeht, THOMAS, der das Problem

paläontologisch, GREGOIRE, der es organogenetisch angreift, u. a. m. Wenn man auch nicht die Anschauungen dieser Forscher in ihrer Gesamtheit billigen kann, so gebührt ihnen doch die Ehre, erstmalig an der unbedingten Gültigkeit der *Cycas*-Homologien gezweifelt zu haben. Die meiner Meinung nach besten Untersuchungen sind jedoch von J. M. THOMPSON ausgeführt worden; obwohl wir verschiedene Methoden benutzten, gelangten wir dennoch ungefähr zu denselben Schlussfolgerungen. THOMPSON untersuchte die Organogenie des Gynöceums und stellte fest, dass der Fruchtknoten von *Scitamineae* ein krugförmiger Stengel («crater») mit dazugehörigen Blättern ist.

Meine Untersuchungen begannen mit *Coniferae* und führten über *Gnetales* zu *Piperales* und *Juglandales*; es wurden vorwiegend organogenetische und teratologische Methoden benutzt. In folgenden werde ich die von den Koniferen ausgehende phylogenetische Linie wieder aufnehmen und untersuchen, ob sich dieselbe auch bei anderen Angiospermen fortsetzt. Als Ausgangspunkt für diese Untersuchung wähle ich eine der am höchsten organisierten Koniferen, und zwar *Juniperus*.

## 2. *Juniperus*.

Der phylogenetische Ausgangspunkt unserer Untersuchung wird am besten mit Hilfe einiger Schemata über die Organogenie des *Juniperus communis*-Gynöceums festgehalten, wie sie in den Hauptzügen in nebenstehenden Figuren 1—6 dargestellt ist. Ich habe sehr gründlich diese Entwicklung an allwöchentlich eingesammelten kontinuierlichen Serien von Entwicklungsstadien untersucht und gelangte zu folgenden sicheren Ergebnissen: der Same (in den Fig. ist das Integument getüpfelt, der Nuzellus schwarz



gezeichnet) wird nicht an der »Zapfenschuppe«, sondern als gewöhnliches Blatt an der (wagrecht schraffiert gezeichneten) Achse der Blüte angelegt. Die »Zapfenschuppe« ist also ein »falsches Fruchtblatt«, d. h. ein steriles Blatt,

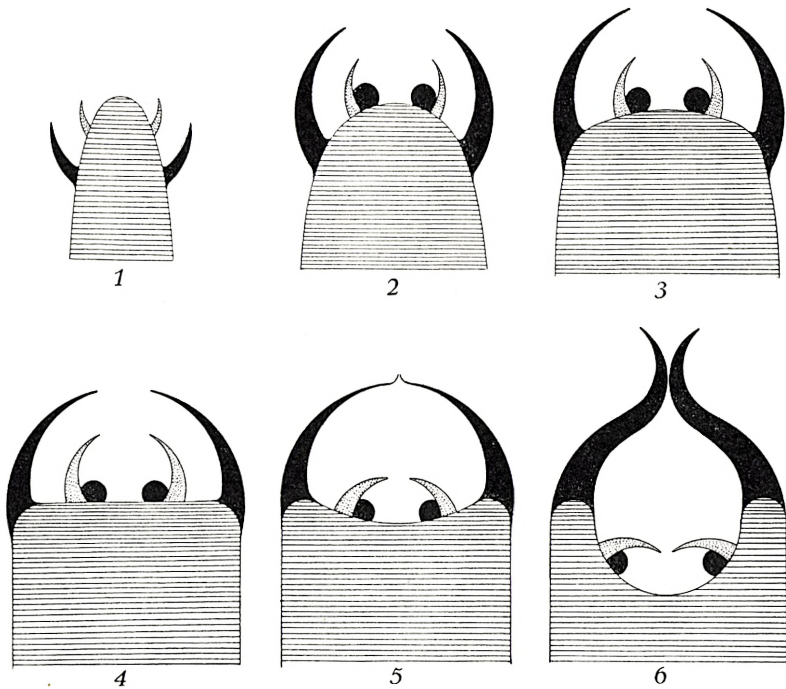


Fig. 1—6. *Juniperus communis*. Schemata über die Entwicklungsgeschichte des Gynöceums. Blütenachse wagerecht schraffiert; Integumente getüpfelt; falsche Fruchtblätter schwarz. Plazentation ursprünglich zentral, zuletzt parietal in einem Stengelkrug; die reife Frucht ist angiosperm (Fig. 6). Vgl. im übrigen den Text.

das den Samen umgibt und beschützt (Vergl. HAGERUP, 1933); es trägt denselben aber nicht (er sitzt z. B. nicht den Rändern des Blattes auf), wie mehrere der früheren Forscher angenommen haben.

Von ganz besonderem Interesse sind jedoch die Änderungen, denen die Form der Blütenachse unterzogen wird:

ursprünglich (Fig. 1) hat sie eine kegelförmige Spitze, ganz wie der Vegetationspunkt eines gewöhnlichen vegetativen Zweiges. Den oberhalb der falschen Fruchtblätter befindlichen Teil der Blütenachse müssen wir als Plazenta bezeichnen, da er die Samenanlagen trägt, genau wie die Plazenta bei *Caryophyllaceae* und *Primulales* z. B.

Sobald die Integumente angelegt sind, geschieht nun das Merkwürdige, dass die Blütenachse ihr Wachstum im axilen Teil der Spitze einstellt, dagegen aber nicht im peripherischen Teil des Vegetationspunktes («Toral growth» von M. L. THOMPSON). Am kräftigsten wird das Längenwachstum der Achse in der ringförmigen Zone, der die »Karpellen« ansitzen, fortgesetzt, welches die in Fig. 1—6 dargestellten interessanten Formänderungen veranlasst: der Stengel wird an der Spitze immer flacher (Fig. 1—3) und ist im Bestäubungsstadium (Fig. 4) fast wagerecht »abgeschnitten«. Zuletzt bewirkt die ringförmige Vegetationszone, dass die falschen Fruchtblätter auf den Rand des krugförmigen Stengels, der die Samen nun völlig umschliesst, emporgehoben werden (Fig. 5—6).

Mit anderen Worten: das *Juniperus*-Gynöceum besass anfänglich eine Zentral-Plazenta, die aber während der Ontogenie derartig umgestaltet wird, dass die Samen zuletzt eine parietale Stellung im Innern des krugförmigen Stengels einnehmen. Diese beiden Stellungen, die bei den höheren Phanerogamen wohlbekannt sind, bilden also nicht so scharfe Gegensätze, wie man annehmen könnte, sondern gehören eben zusammen, indem sie von einander entwickelt und abgeleitet werden können.

Fügt man dann noch hinzu, dass das *Juniperus*-Gynöceum bekanntlich nach beendigtem Blühen die Samen völlig umschliesst (Fig. 5—6), so leuchtet es ein, dass man mit



gutem Grund Angiosperm-Gynöceen nachforscht, die dem *Juniperus*-Gynöceum so nahe kämen, dass man auf eine nähere Verwandtschaft schliessen könnte.

Am günstigsten wäre es, wenn man eine grössere systematische Einheit von Phanerogamen finden könnte, die zweifellos mit einander verwandt wären, aber dennoch verschiedenartige Gynöceen hätten, so dass man in Erfahrung bringen könnte, wie dieselben teils von einander und teils von einer Zentral-Plazenta, die ja den ursprünglichsten Typus bei *Juniperus* bildete (Fig. 1—3), abgeleitet werden.

Auch Scheidewände gibt es im Gynöceum von *Juniperus*. Bei dieser in phylogenetischer Beziehung interessantesten aller Gymnospermen finden wir also mehrere entscheidende Merkmale, die auf gewisse Angiosperm-Gynöceen hindeuten. Unter letzteren wollen wir denn zunächst solchen nachforschen, die eine Zentral-Plazenta, die ja wie schon erwähnt bei *Juniperus* ursprünglich war, besitzen. Eine derartige Zentral-Plazenta findet sich typisch u. a. bei *Primulales* und *Centrospermae*. Da sie aber bei *Primulales* gleichgeartet ist, habe ich diese Reihe nicht zum Untersuchungsobjekt gewählt.

Innerhalb der *Centrospermae* gibt es dagegen fast alle möglichen Plazentationsverhältnisse. Da ferner die zahlreichen Typen untereinander nahe verwandt (v. WETTSTEIN 1935) — und auch zugleich mit *Cactales* verwandt sind, so werden wir typische Vertreter der hauptsächlichsten, zu den beiden genannten Reihen gehörigen Familien auswählen und zunächst die Entwicklungsgeschichte des Gynöceums betrachten, um darauf mit *Juniperus* Vergleiche anzustellen.

### 3. *Caryophyllaceae*.

Von den ca. 12 Familien, die gewöhnlich den *Centrospermae* zugezählt werden, sind nur die *Caryophyllaceae* hinsichtlich der Entwicklungsgeschichte der Blüten einigermaßen erforscht. Die besten Untersuchungen über diese Frage sind von PAYER (1857) und LISTER (1883) angestellt worden; die Arbeiten dieser Forscher sind von ROHRBACH (1868), SCHAEFER (1890), KRAFT u. a. ergänzt worden.

Aber die wertvollen klassischen Arbeiten des vorigen Jahrhunderts sind auf Grund der primitiven technischen Hilfsmittel jener Zeit so mangelhaft, dass man sich nicht mit Literaturstudien begnügen kann, wenn man sich ein befriedigendes Bild von z. B. den ersten Stadien in der Entwicklungsgeschichte der Plazenta und der Fruchtblätter oder der Ovula machen will. Deshalb kann man auch keine sichere Stellung einnehmen zu der in den meisten modernen Lehrbüchern allgemein angeführten Theorie, nach welcher die zentrale Plazenta (Fig. 28) aus den verwachsenen Rändern der »Fruchtblätter« gebildet sein sollte. Und diese Theorie sollte wiederum dazu dienen, die Homologien mit den *Cycas*-Fruchtblättern zu retten, die man dann als allgemeingültig auffassen könnte.

Falls die erwähnte Theorie richtig wäre, so müsste die Entwicklungsgeschichte zeigen, dass die Fruchtblätter zuerst angelegt würden; erst später solle dann die Plazenta als Abschnitt der Fruchtblätter entstehen. Die nebenstehenden Zeichnungen wollen die Angaben der älteren Literatur ergänzen und die Frage zu entscheiden suchen, ob die erwähnten *Cycas*-Homologien richtig oder falsch sind.

Als erstes Beispiel wähle ich *Tunica prolifera* (Fig. 7—13). Der Übersicht halber ist die Blütenachse in sämtlichen



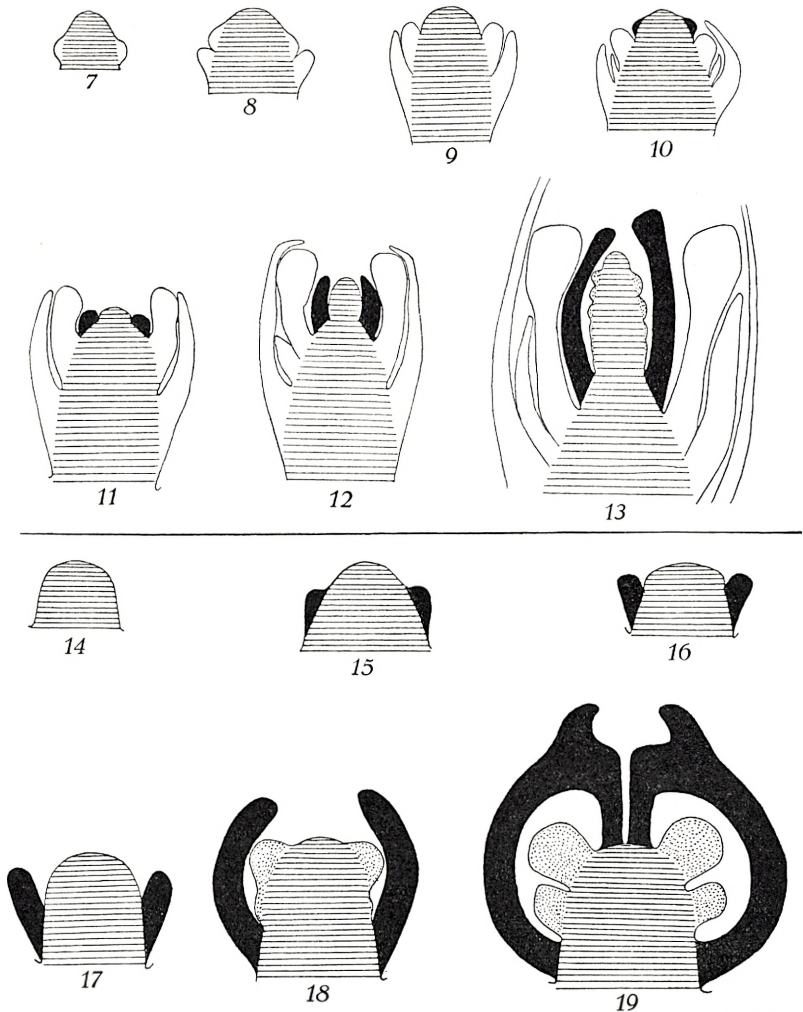


Fig. 7—19. *Caryophyllaceae*. Fig. 7—13. Entwicklungsgeschichte der Blüte (Längsschnitte) von *Tunica prolifera*.  $\times 75$ . Fig. 14—19. Entwicklungsgeschichte des Gynöceums von *Spergula arvensis*.  $\times 120$ . Wagerechte Schraffierung bezeichnet ungefähr den Verlauf des Stengels; Samenanlagen getüpfelt; Karpellen schwarz. Vgl. den Text.

Figuren wagerecht schraffiert. Wie man sieht, ist diese Achse überall kegelförmig, sie bildet neue Blätter unterhalb

der Spitze und erinnert durchaus an den Vegetationspunkt eines gewöhnlichen vegetativen Zweiges.

Es gibt jedoch eine Eigenschaft, die für die Morphologie der Blüten von sowohl dieser als vieler anderer Caryophyllaceen von entscheidender Bedeutung ist, und zwar die, dass beinahe alle Internodien kraft einer interkalaren Vegetationszone durch ihre Basen wachsen. Dieser Umstand ist oft ganz unmittelbar an den älteren vegetativen Teilen der Pflanzen wahrzunehmen (z. B. bei *Cerastium* und *Stellaria*); in den Blüten veranlasst ein derartiges sonderbares Wachstum, dass z. B. der jüngste Wirtel von Staubblättern innerhalb der Vegetationszone des Internodiums unter den ältesten Staubblättern angelegt wird (Obdiplostemonie). In entsprechender Weise wird oft die Krone später als die Staubblätter angelegt (Fig. 9—10).

Fig. 7 zeigt uns eine ganz junge Blüte (von *Tunica*), die aus einer Achse besteht, die nur Kelchblätter trägt. Darauf werden (Fig. 8) Staubblätter entwickelt; das Achsenende setzt sein Wachstum fort und ragt weit über die Staubblätter empor (Fig. 9), bevor die Fruchtblätter noch angelegt sind. Verfolgt man die Entwicklung weiter, so sieht man, dass es das oberste Ende des Stengels (o: der Blütenachse) ist, welches sich zur Plazenta entwickelt. Die Plazenta ist vor den Fruchtblättern da und kann daher nicht aus den »verwachsenen Rändern« derselben gebildet sein; denn die Plazenta kann doch nicht ein Teil von noch nicht existierenden Blättern (Fruchtblättern) sein. Wie man sieht, widersprechen die *Cycas*-Homologien hier den tatsächlichen Verhältnissen und sind daher falsch.

Die folgenden Figuren (14—41) zeigen uns, dass auch die Gynöceen anderer Gattungen ungefähr dieselbe Entwicklungsgeschichte durchmachen. Besonders bei *Spergula*



(Fig. 15), *Arenaria* (Fig. 21), *Cerastium* (Fig. 25) und *Stellaria* (Fig. 29, 30) ist es deutlich erkennbar, dass die Fruchtblätter unterhalb der Spitze der Plazenta, die wiederum die Spitze der Blütenachse bildet, angelegt werden.

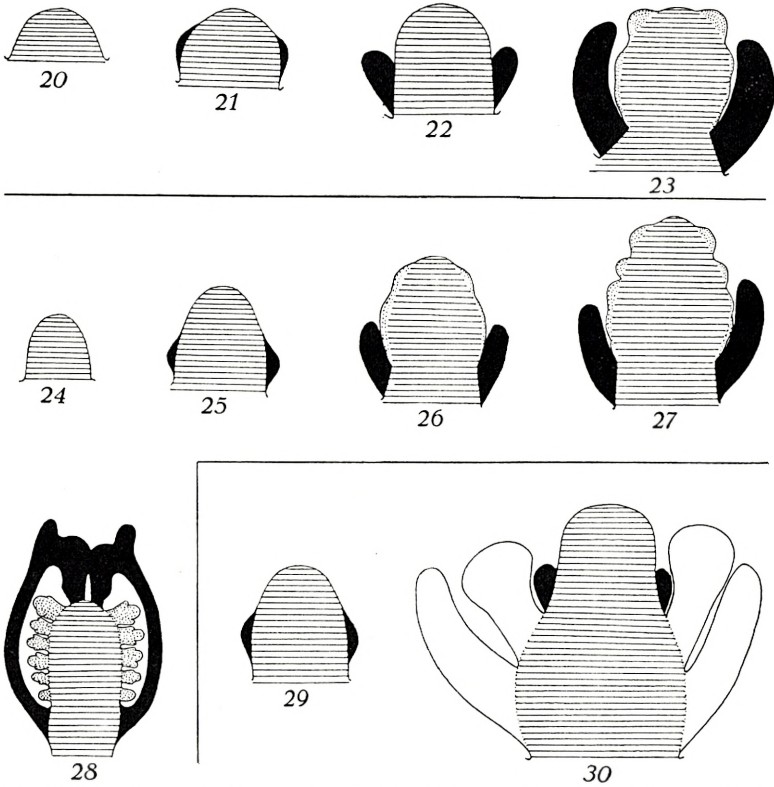


Fig. 20—30. *Caryophyllaceae*. Entwicklungsgeschichte von Gynöceen (Längsschnitte). Karpellen schwarz; Samenanlagen getüpfelt; Stengel schraffiert. Fig. 20—23. *Arenaria serpyllifolia*.  $\times 180$ . Fig. 24—28. *Cerastium semidecandrum*.  $\times 100$  (Fig. 28,  $\times 50$ ). Fig. 29—30. *Stellaria media*.  $\times 180$ . Vgl. Text.

Verfolgen wir sodann das Schicksal der Vegetationspunkte der Blüten, indem wir den Blick über die Figuren (7—41) gleiten lassen, so sehen wir, dass der Vegetationspunkt noch eine Weile die Bildung von Blattanlagen fort-

setzt. Aber die Stellung derselben nimmt sich sonderbar aus, indem sie dadurch bedingt ist, dass auch die Internodien der Plazenta interkalar an der Basis wachsen. Deshalb entsteht an der Plazenta eine ähnliche »Obdiplostemonie« wie bei den Staubblättern; und die Längsschnitte lassen deutlich erkennen, dass die Blätter der Plazenta so angelegt werden, dass die ältesten oben und die jüngsten unten zu stehen kommen. Die Anzahl der Orthostichen an der Plazenta ist meistens doppelt so gross wie die der Fruchtblätter; sind z. B. 5 Karpellen vorhanden, so werden oft 10 senkrechte Reihen von Blattanlagen an der Plazenta gebildet, wie entsprechendermassen auch die weiter unten stehenden Blätter der Blüte 10 senkrechte Reihen bilden. Die Blattanlagen an der Plazenta entwickeln sich auch hier später zu Samenanlagen.

Unter der kräftigen Nahrungszuführung zu den jungen Samenanlagen werden senkrechte Leitbündel in der Plazenta entwickelt, die längs den Orthostichen anschwellen. Die Samen stehen deshalb später auf ähnlichen erhöhten Leisten (Samenleisten) wie z. B. die Dornen an einem kugelförmigen Kaktus. Diese senkrechten Wülste sind es, die man als die Ränder der Fruchtblätter aufgefasst hat; eine Auffassung, die deshalb sehr naheliegend ist, weil die Ränder der Fruchtblätter längs der erhöhten Leisten an die Plazenta befestigt sind. Die Entwicklungsgeschichte — und Querschnitte — beweisen aber, dass die Samenleisten von den Plazenten und nicht von den Fruchtblättern gebildet sind.

Schliesslich veranschaulichen uns die Fig. 38—43 die Entwicklung des Gynöceums bei zwei Arten (*Scleranthus*, *Paronychia*), wo jede Blüte nur einen Samen besitzt. Auch hier werden die Fruchtblätter als laterale Organe an der

Spitze der Blütenachse angelegt. Diese Plazenta entwickelt nur einen pseudoterminalen Samen; übrigens weisen diese Pflanzen nichts prinzipiell Neues auf; sie sind nur der Verallgemeinerung wegen in die Untersuchung mit einbe-

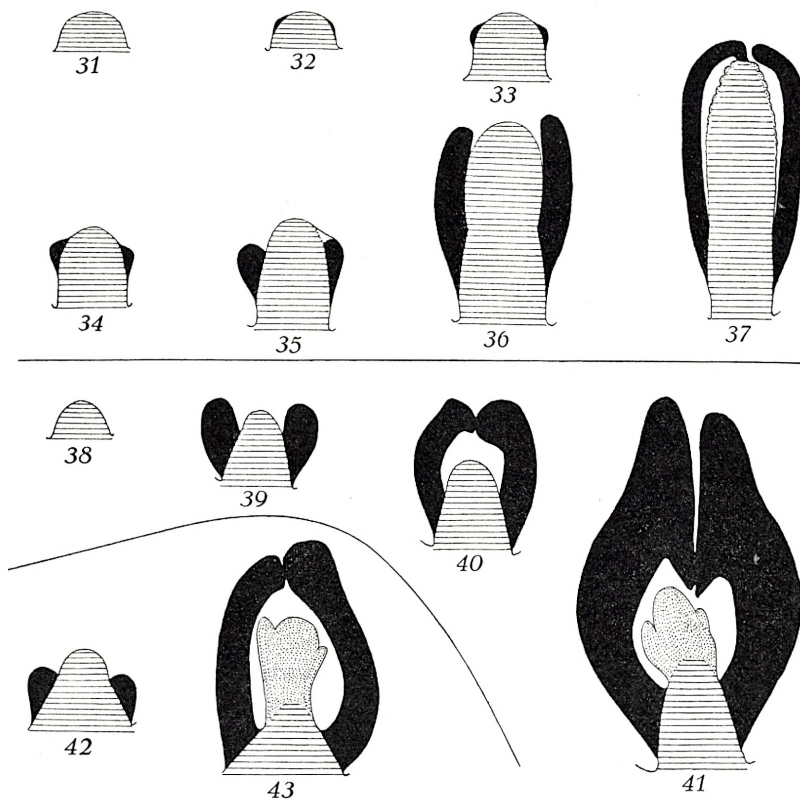


Fig. 31—43. *Caryophyllaceae*. Entwicklungsgeschichte von Gynöceen (Längsschnitte). Blütenachse schraffiert; Samenanlagen getüpfelt; Karpellen schwarz. Fig. 31—37. *Spergularia media*.  $\times 100$ . Fig. 38—41. *Schleranthus perennis*.  $\times 180$ . Fig. 42—43. *Paronychia polygonifolia* Dv.  $\times 180$ . Vgl. den Text.

zogen. Wir haben nämlich jetzt Vertreter der verschiedenen Hauptgruppen der Caryophyllaceen untersucht und eine solche Übereinstimmung zwischen den Gynöceen der verschiedenen Gattungen festgestellt, dass wir uns schon be-



rechtigt glauben dürfen, die Auswahl für hinreichend umfangreich anzusehen, um eine Generalisierung der Ergebnisse vorzunehmen. Der Übersicht halber werden die Resultate in zwei schematische Figuren (161, 162) zusammengefasst. Die Erörterung des morphologischen Wertes der Samenanlage wird auf später verschoben; vorläufig fassen wir sie als ein Blatt (Makrosporophyll) auf.

#### 4. *Chenopodiaceae*.

Schon PAYER hat einige wenige Stadien der Entwicklungsgeschichte des Gynöceums dieser Familie untersucht. Wir begnügen uns damit, seine Untersuchungen durch ein paar Typen zu ergänzen; denn der Bau des Gynöceums ist offenbar innerhalb der gesamten Familie sehr gleichartet, und es schliesst sich ausserdem den schon im obigen beschriebenen einsamigen Caryophyllaceen ganz nahe an.

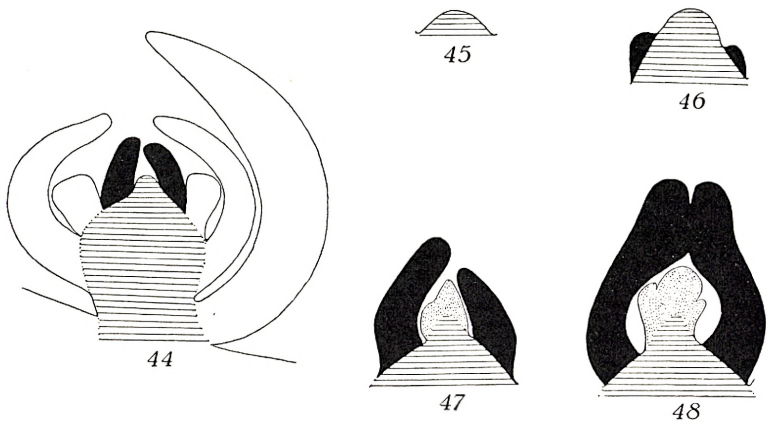


Fig. 44—48. *Chenopodiaceae*. Karpellen schwarz; Schraffierung bezeichnet die Blütenachse; Samenanlagen getüpfelt. Fig. 44. Blüte von *Chenopodium nitriaceum* F. Muell (Längsschnitt).  $\times 30$ . Fig. 45—48. Entwicklungsgeschichte des Gynöceums von *Rhagodia nutans* R. Br.  $\times 100$ . Vgl. im übrigen den Text.

Fig. 44 stellt einen axilen Längsschnitt durch eine ganze Blüte von *Chenopodium* dar (Deckblatt rechts). Die näheren Einzelheiten in der Entwicklung des Gynöceums (bei *Rhago-dia*) zeigen uns die Fig. 45—48. Die Karpellen werden auch hier (Fig. 46) als laterale Blätter unmittelbar unter dem Vegetationspunkt der Blütenachse (Fig. 45) angelegt. Bald darauf wird der Same als pseudoterminales Blatt am Stengel — und nicht an einem der »nach innen gebogenen Ränder der Fruchtblätter« — angelegt. Es gibt nämlich gar keine Scheidewände im Fruchtknoten, und der Same kann folglich nicht derartigen Scheidewänden ansitzen. Es wird also auch hier durch die Entwicklungsgeschichte bewiesen, dass die Plazenta nicht aus den Rändern der Fruchtblätter gebildet ist, — und auch nicht mit Teilen von Fruchtblättern bekleidet ist, die die Stengelspitze hinauf-»verschoben« wären. Auch bei den Chenopodiaceen lassen sich die *Cycas*-Homologien demnach nicht aufrechterhalten.

### 5. *Amaranthaceae*.

PAYER hat eine zu dieser Familie gehörende Art (*Celosia margaritacea*) untersucht, eine der wenigen Amaranthaceen, deren Fruchtknoten mehrere Samen besitzen. Dieselben sitzen einer zentralen Plazenta, die PAYER richtig als einen Stengel auffasst, an. Ich habe eine *Celocia*-Art (*C. nitida* VAHL) untersucht; sie ist wie die von PAYER untersuchte gebaut. Abbildungen waren deshalb überflüssig, zumal da sich schon bei PAYER sehr schöne Illustrationen finden.

Das Gynöceum von *Celocia* gleicht also stark denjenigen der Caryophyllaceen, unterscheidet sich von ihnen aber dadurch, dass (wie bei den Primulaceen) Scheidewände fehlen. Man ersieht folglich, dass das Vorhandensein der

zentralen Plazenta nicht durch die Existenz von Scheidewänden bedingt ist; und die Entwicklungsgeschichte beweist

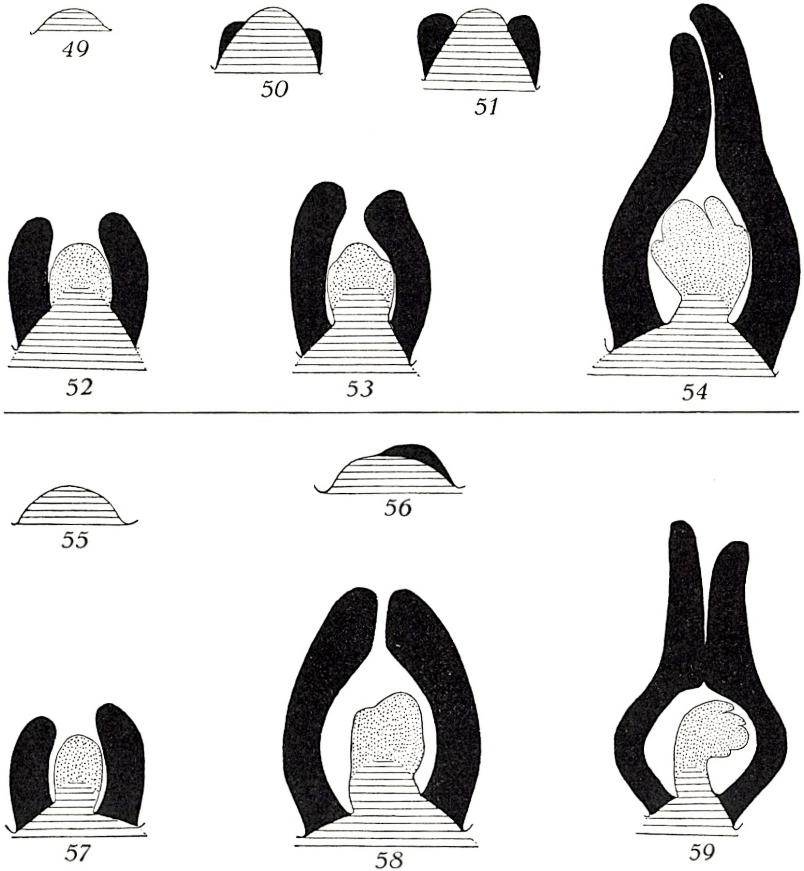


Fig. 49—59. *Amaranthaceae*. Entwicklungsgeschichte des Gynöceums (in Längsschnitten). Karpellen schwarz; Stengel schraffiert; Samenanlagen getüpfelt. Fig. 49—54. *Amaranthus blitum*.  $\times 100$ . Fig. 55—59. *Aerva tomentosa*.  $\times 100$ . Vgl. im übrigen den Text.

auch hier (vgl. z. B. die Figuren bei PAYER), dass die Plazenta keinen hinzugewachsenen Teil der Karpellen umfasst.

Die meisten anderen der zu dieser Familie gehörigen Gattungen besitzen nur einen Samen im Fruchtknoten. Eine Untersuchung der Entwicklungsgeschichte (vgl. Fig. 49—59)



ergibt, dass das Gynöceum in ähnlicher Weise wie bei den einsamigen Caryophyllaceen und Chenopodiaceen gebaut ist: die Fruchtblätter werden auch hier in der Nähe der Spitze der Blütenachse angelegt (Fig. 49—50). Das letzte Blatt, welches dem Vegetationsscheitel entspiesst, wird zur Samenanlage, die also auch hier nicht dem Rande irgendwelchen Fruchtblattes aufsitzt.

PAYER hat noch andere der einsamigen Arten untersucht und eine Entwicklungsgeschichte festgestellt, die derjenigen vollständig analog ist, die die nebenstehenden Figuren (49—59) veranschaulichen, und deren Hauptzüge schematisch auf Fig. 161 dargestellt sind.

### 6. *Phytolaccaceae*.

Diese Familie ist von besonderem Interesse, weil sie Arten umfasst, deren Fruchtblätter frei sind (Apocarpie), während wiederum die Karpellen anderer Arten völlig oder teilweise verschmolzen sein können, wie es bei den Caryophyllaceen der Fall ist. Dass alle diese verschiedenen Gynöceen demselben nahen Verwandtschaftskreis — sogar derselben Gattung (*Phytolacca*) — angehören, berechtigt uns zu der Erwartung, dass sie auch morphologisch von einander abzuleiten sind. Die nebenstehenden Figuren zeigen, dass dies auch tatsächlich zutrifft.

Schon PAYER untersuchte zwei Arten *Phytolacca*, die mehrere unter sich freie Fruchtblätter besitzen; und ferner zwei Vertreter für Gattungen, deren Gynöceum nur ein Karpell hat. Wir begnügen uns deshalb an dieser Stelle mit einer ähnlichen Auswahl von Untersuchungsobjekten, die die Beobachtungen PAYERS ergänzen sollen.

Fig. 60 zeigt uns denjenigen Teil der Blütenachse, der

sich oberhalb der jungen Anlagen zu Staubblättern (die auf Fig. 60 nicht gezeichnet sind) befindet. An diesem Achsenende treten bald die ersten zarten Anlagen zu einem Karpell auf (Fig. 61), und bald umgibt ein ganzer Wirtel

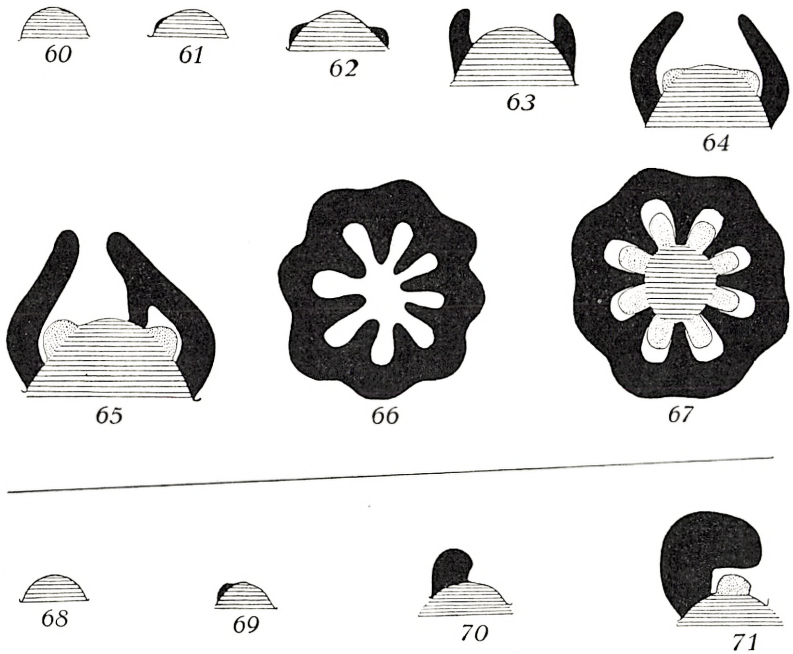


Fig. 60—71. *Phytolaccaceae*. Entwicklungsgeschichte des Gynöceums.  $\times 75$ .  
 Fig. 60—67. *Phytolacca octandra* in Längsschnitten (Fig. 60—65) und Querschnitten durch Spitze (Fig. 66) und Basis (Fig. 67). Fig. 68—71. *Trichostigma peruvianum*; Längsschnitte. Stengel wagerecht schraffiert; Samenanlagen getüpfelt; Karpellen schwarz. Vgl. Text.

von Karpellen die Spitze der Blütenachse. In der Literatur (z. B. bei GOEBEL) findet man oft die Angabe, dass der Vegetationspunkt von den Karpellanlagen ganz »verbraucht« und zugedeckt wird, so dass er seine Funktion als Vegetationspunkt einbüsst. Dass dies für *Phytolacca* nicht zutrifft, erhellt aus den Fig. 62—65. Ein grosser Teil der zentralen Teile des Vegetationspunktes liegt zwischen den

jungen Karpellen (Fig. 62—63), und der Vegetationspunkt setzt sein Wachstum noch ein Weilchen fort und bildet sogar noch einen ganzen Wirtel von Blattanlagen (auf Fig. 64 getüpfelt). Auch diese Blätter »verbrauchen« nicht den gesamten Vegetationspunkt; merkwürdigerweise alternieren sie nicht mit den Karpellen, sondern stehen gerade über denselben (Fig. 67). Während der Weiterentwicklung der Blüte (Fig. 65—67) geschieht nun das Sonderbare, dass die Karpellen ihre Ränder zu kahnförmigen Deckblättern zusammenbiegen, die je eine der unmittelbar drüber stehenden Samenanlagen umschliessen. Die so eingeschlossenen Blätter entwickeln sich zu Samenanlagen, und dieselben sitzen folglich nicht den Karpellen, sondern dem Stengel als ganze, selbständige Blätter an.

Die Figuren 68—71 zeigen uns, dass die Entwicklung des Gynöceums der einsamigen Arten in entsprechender Weise vor sich geht, wie es oben für ein Karpell von *Phytolacca* beschrieben wurde. Ferner untersuchte ich noch *Rivinia humilis*, die auch von PAYER abgebildet wurde. Seine Beobachtungen entsprechen wieder völlig den meinen.

Wir werden also zu der Auffassung geführt, dass sowohl in apokarpen als synkarpen Centrosperm-Gynöceen die Karpellen nur als sterile Blätter zu betrachten sind, die die Samen weder »tragen« noch hervorbringen, sondern nur umgeben und beschützen.

### 7. *Nyctaginaceae*.

Die Entwicklung des Gynöceums ist von PAYER bei nur einer *Oxybaphus*-Art untersucht worden. Ich habe eine Untersuchung von *Bougainvillea spectabilis* und von zwei



*Boerhaavia*-Arten angestellt; die untenstehenden Fig. 72—80 stellen einige der wichtigsten Stadien in der Entwicklungsgeschichte ihres Gynöceums dar. Die untersuchten Gattungen erinnern teils stark an einander und teils auch an die einsamigen Phytolaccaceen. Und systematischen Beschreibungen zufolge gibt es innerhalb der Familie kaum mehr als einen Gynöceum-Typus.

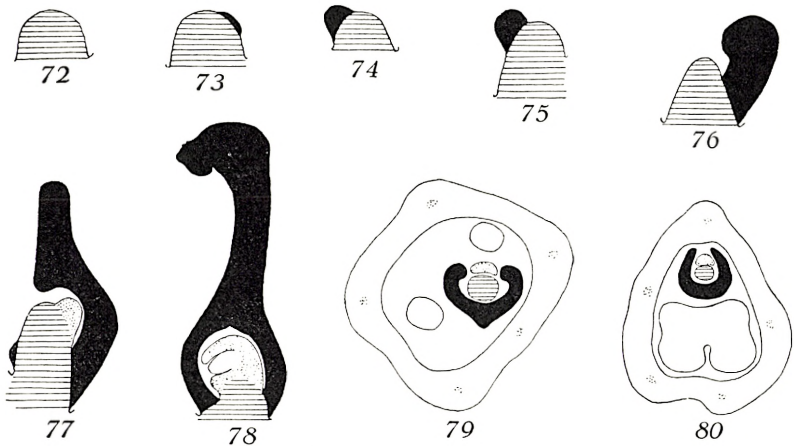


Fig. 72—80. *Nyctaginaceae. Boerhaavia*. Entwicklungsgeschichte des Gynöceums. Fig. 72—78. *B. repens*; Längsschnitte.  $\times 150$ . (Fig. 78,  $\times 75$ ). Fig. 79. Querschnitt durch Blüte von *B. verticillata*.  $\times 70$ . Fig. 80. Querschnitt durch Blüte von *B. repens*.  $\times 80$ . Karpellen schwarz; Samenanlagen getüpfelt; Stengel schraffiert. Vgl. übrigens den Text.

Fig. 72 stellt eine Zeichnung des über dem Androeceum sitzenden Teiles der Blütenachse dar. An demselben kommt später das Fruchtblatt zur Anlage (Fig. 73), welches im Laufe seines fortgesetzten Wachstums das Achsenende kappchenförmig umschliesst (Fig. 79—80). Der so eingeschlossene Vegetationspunkt bringt noch ein Blatt zur Entwicklung (Fig. 77, 79, 80), welches zu einer Samenanlage wird, die einer zentralen Plazenta vom selben morphologischen Wert wie z. B. bei den Caryophyllaceen aufsitzt.

### 8. *Aizoaceae*.

Zur Lösung der in Frage stehenden Aufgabe ist diese Familie von ganz besonderer Bedeutung, weil sie Formen mit scheinbar ganz verschiedenen Gynöceen enthält. Diese Pflanzen sind jedoch zweifellos nahe mit einander verwandt und haben ferner auch deutliche Beziehungen zu anderen Familien innerhalb der Gruppe der Centrospermen. Wir müssen daher auch mit sowohl phylogenetischer als »morphologischer Verwandtschaft« zwischen den verschiedengebauten Gynöceen rechnen, welches denn auch durch die Entwicklungsgeschichte bewiesen wird; dies verdeutlichen die umstehenden Figuren (81—103).

Erstens gibt es eine Gattung, *Gisekia*, deren Fruchtblätter nicht verwachsen sind; sie bildet eine deutliche Brücke zu den Phytolaccaceen (denen sie auch oft zugezählt wird); und die Entwicklungsgeschichte ihres Gynöceums (Fig. 153—157) erinnert völlig an diejenige des Gynöceums von *Phytolacca* (Fig. 60—65): bei beiden Pflanzen bilden die Karpellen nur ein Involucrum von sterilen Bracteen, die die darüber stehenden Sporophylle (Samenanlagen) umgeben.

Bei der Mehrzahl der übrigen Gattungen der Familie ist das Gynöceum wie bei den Caryophyllaceen gebaut: es findet sich nämlich eine zentrale, aus der Spitze der Blütenachse gebildete Plazenta.

Schon PAYER hat die Entwicklungsgeschichte des Gynöceums bei 3 Gattungen (*Mollugo*, *Trianthema*, *Mesembryanthemum*) verfolgt; später hat auch EICHLER in seiner kurzen, knappen Art den Bau des Gynöceums von *Mesembryanthemum* beschrieben. Wir begnügen uns deshalb mit den nebenstehenden Typen, die die auf primitiver Technik beruhenden Mängel in den Beobachtungen der älteren Forscher ergänzen wollen.

Die Figuren 81—87 zeigen die Entwicklung des Gynöceums bei zwei der Arten mit zentraler Plazenta. Wie bei den im vorhergehenden besprochenen Familien ist auch

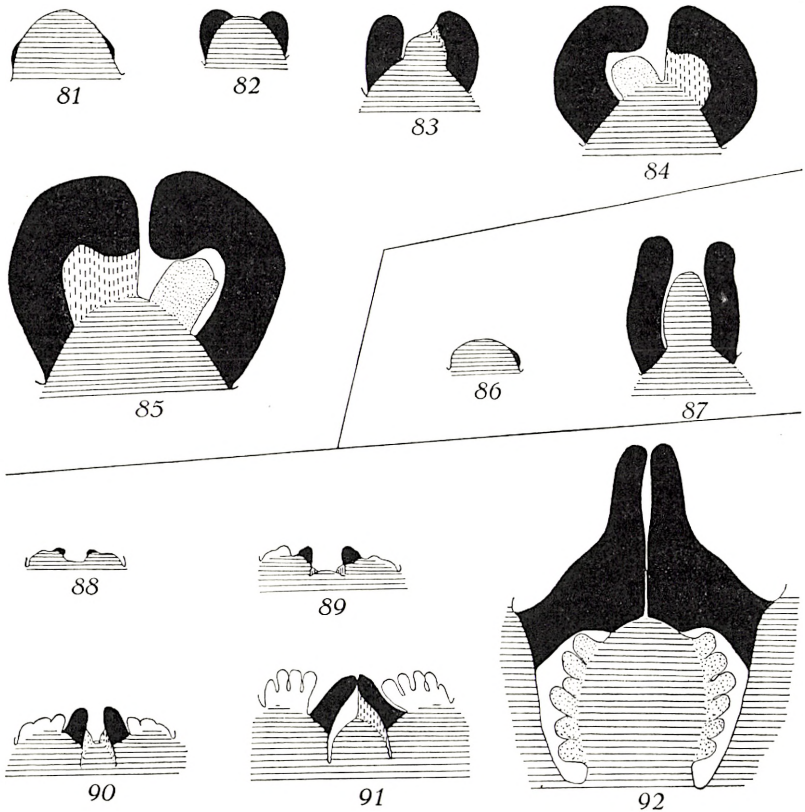


Fig. 81—92. *Aizoaceae*. Entwicklungsgeschichte von Gynöceen. Stengel wagerecht schraffiert; Karpellen schwarz; Scheidewände senkrecht schraffiert; Samenanlagen getüpfelt. Fig. 81—85. *Limeum pterocarpum* (GAY).  $\times 120$ . Fig. 86—87. *Trianthesma crystallina* (FORSK.).  $\times 120$ . Fig. 88—92. *Mesembryanthemum cordifolium*.  $\times 45$ . Vgl. Text.

hier die Plazenta aus dem obersten Achsenende und nicht aus den ein Stückchen unterhalb desselben angelegten Fruchtblättern gebildet (Fig. 81, 86). Die Samenanlagen werden als die obersten Blätter am Achsenende entwickelt.



Die interessanteste sämtlicher Gattungen ist jedoch *Mesembryanthemum*, weil sie bekanntlich sowohl Arten mit zentraler Plazenta als auch solche mit parietaler Plazenta umfasst.

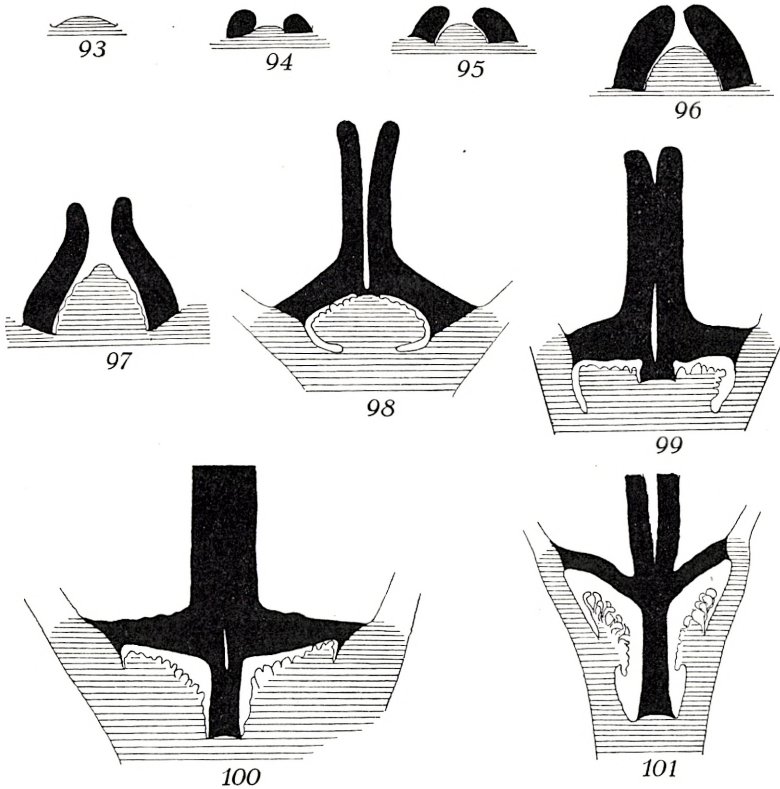


Fig. 93—101. *Mesembryanthemum hispidum*. Entwicklungsgeschichte des Gynöceums. Plazentation ursprünglich zentral, später — nach Bildung des Stengelkrugs — parietal. Karpellen schwarz; Stengel wagerecht schraffiert.  $\times 45$  (Fig. 101,  $\times 15$ ). Vgl. im übrigen den Text.

Das Ovarium ist bei den untersuchten Arten unterständig und besitzt Scheidewände (die in den Fig. durch senkrechte Schraffierung gekennzeichnet sind). Auf Fig. 88—92 verfolgen wir die Entwicklung bei *M. cordifolium*; beobachtet man das Achsenende, so sieht man, dass es ähn-

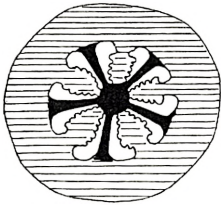
liche Formänderungen durchmacht wie oben (Fig. 1—6) für *Juniperus* beschrieben und zuletzt krugförmig wird. Am Rande des Kruges stehen Blütenhülle und Staubblätter, an der Innenseite die Karpellen, die gleichsam einen Deckel bilden und den Krug oben zuschliessen. Die oberste Spitze der Achse setzt indessen das Wachstum fort und bildet eine zentrale Plazenta, die in der Mitte des Stengelkrugs emporragt (Fig. 89—91); und an dieser Sprossspitze werden zahlreiche Blätter angelegt, die sich zu Samenanlagen entwickeln (Fig. 92).

Fig. 101 zeigt uns den anderen Gynöceentyp, der durch seine parietalen Samenanlagen von den Arten mit zentraler Plazenta prinzipiell verschieden zu sein scheint. Aber die Entwicklungsgeschichte deckt auf, wie dies sonderbare Verhältnis entstanden ist: die ersten Stadien in der Entwicklung der Blüte sind genau dieselben wie z. B. bei den Caryophyllaceen und den oben abgebildeten Aizoaceen. Das Achsenende wird zur Plazenta, die also da ist (Fig. 93), bevor die Fruchtblätter angelegt werden (Fig. 94). Die Spitze der Blütenachse wächst weiter und nimmt eine krugförmige Gestalt an, ganz wie es bei der vorigen Art und bei *Juniperus* der Fall war.

Wenn die Samenanlagen zum Vorschein kommen, ist die Plazenta kegelförmig wie bei den Caryophyllaceen; bald beginnt sie aber die Form zu ändern, u. zw. auf die sonderbare Weise, die auf den Fig. 97—101 dargestellt ist: das Längenwachstum wird eingestellt, statt dessen tritt eine Verdickung ein; besonders die Ränder wachsen stark. Dies bewirkt, dass die Vegetationszone der Plazenta in einem gewissen Stadium der Entwicklung (Fig. 99) ungefähr wagenrecht ist; darauf erfolgt eine Versenkung (Fig. 100) und zuletzt nimmt sie eine krugförmige Gestalt an (Fig. 101).

Das Gynöceum besteht also im unteren Teil aus einem krugförmigen Stengel, der sowohl am Rande (Perianthium und Staubblätter) als an der Innenseite (Ovula) Blätter trägt.

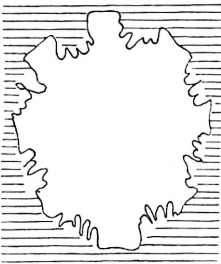
Diese sonderbare parietale Plazentation lässt sich auch



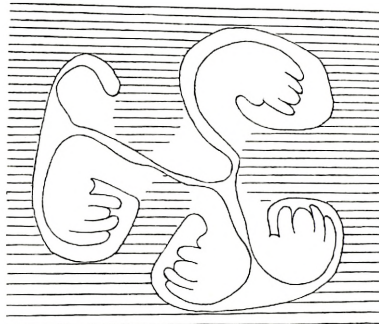
102



103



104



105

Fig. 102—103. *Mesembryanthemum hispidum*. Querschnitte durch älteres Gynöceum in der Nähe der Basis (Fig. 102) und der Spitze (Fig. 103).  $\times 15$ . Karpellenränder (Scheidewände) schwarz. Fig. 104. *Phyllocactus* sp. Querschnitt. Parietale Plazentation im Stengelkrug.  $\times 15$ . Fig. 105. *Rhipsalis capillariformis*. Querschnitt. Die Samen sitzen Wülsten an, die von der Innenseite des Stengelkrugs gebildet sind.  $\times 65$ . Stengel wagerecht schraffiert. Vgl. Text.

durch Querschnitte durch Basis (Fig. 102) und Spitze (Fig. 103) des Ovariums veranschaulichen. Man sieht deutlich, dass die Samenleisten den Rändern falscher Scheidewände ansitzen, die erhöhte Teile der Innenseite des Stengelkrugs, und also nicht aus Teilen der Fruchtblätter ge-



bildet sind. Die Figuren 104 u. 105 zeigen, dass genau dasselbe bei den dargestellten Vertretern für *Cactaceae* der Fall ist.

### 9. *Cactaceae*.

Wir haben im vorhergehenden gesehen, dass es innerhalb der Aizoaceen Formen mit einer zentralen Plazenta gab; in der Gattung *Mesembryanthemum* änderte sich das Gynöceum während der Organogenie der Blüte so, dass die Samenleisten zuletzt der Innenseite eines Stengelkruges ansitzen. Im folgenden werden wir nachweisen, dass das Gynöceum bei den Cactaceen in den Hauptzügen wie bei *Mesembryanthemum* gebaut ist, weshalb wir mit v. WETTSTEIN *Cactaceae* zu den Centrospermen zählen und sie nicht als selbständige Ordnung aufrechterhalten. Bei v. WETTSTEIN (S. 663) finden wir sogar eine *Peireskia* abgebildet, die eine zentrale Plazenta wie die übrigen Centrospermen hat.

Die Entwicklung des Gynöceums bei *Opuntia vulgaris* hat PAYER schon untersucht. Wir wählen zwei andere Gattungen, um die Untersuchungen PAYERS zu ergänzen. Auf den Figuren 106—114 (*Rhipsalis*) ist die Entwicklung der ganzen Blüte von den jüngsten Stadien an in Längsschnitten dargestellt; um einen Überblick über die Organogenie zu gewinnen, ist es von besonderer Bedeutung, die Formänderungen, die die Blütenachse durchmacht, zu verfolgen. In sämtlichen Figuren ist die Blütenachse wagerecht schraffiert, während die Karpellen schwarz gezeichnet sind.

Während der jüngsten Entwicklungsstadien (Fig. 106) besteht die Blüte nur aus einer Achse; unter dem Achsenende werden allmählich Blätter angelegt, aus denen sich später Perianthium und Andröceum entwickeln. Ursprünglich war

das Achsenende kegelförmig, wird aber — unmittelbar vor der Anlage des Andröceums — ungefähr wagrecht »abge-

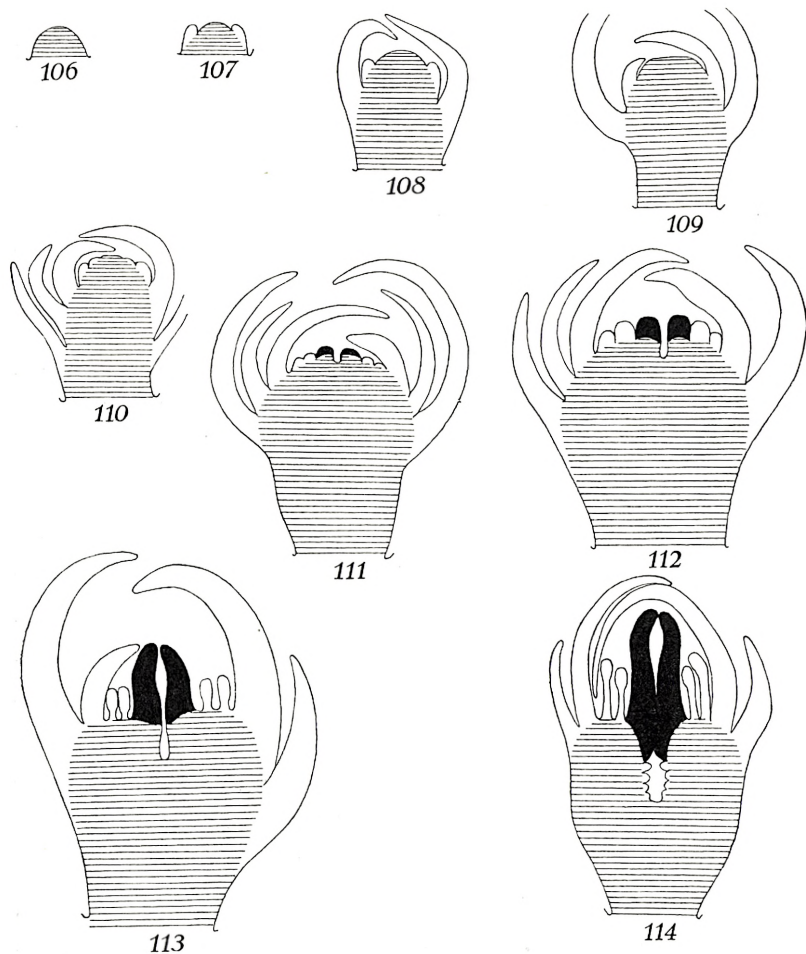


Fig. 106—114. *Rhipsalis capillariformis*. Entwicklungsgeschichte der Blüte (in Längsschnitten). Stengel wagerecht schraffiert; Karpellen schwarz. Bildung des Stengelkrugs zu bemerken.  $\times 75$ . Vgl. Text.

schnitten« (Fig. 109). Sobald die Karpellen zutage treten, stellt der axile Teil des Vegetationspunktes das Wachstum ein; dagegen wächst das Achsenende stark an den Rändern,

und zwar an den Stellen, wo die ältesten Blütenblätter befestigt sind (Fig. 111—114). In entsprechender Weise wie oben für *Juniperus* und *Mesembryanthemum* nachgewiesen ist die ältere Blüte (Fig. 114) aus einem Stengelkrug (= dem »crater« J. M. THOMPSONS) gebildet, dessen Rand Perianthium und Andröceum ansitzen, und der oben von den gegen einander gebogenen und mit einander verwachsenen Griffeln zugeschlossen wird.

Der am Boden des Stengelkruges befindliche Vegetationspunkt der Blüte fährt fort, Blätter zu bilden, die sich an der Innenseite des Stengelkruges in senkrechten Reihen (Samenleisten, Fig. 104—105) anordnen, so dass die jüngsten dem Vegetationspunkt am nächsten und folglich zuunterst stehen.

Bei *Rhipsalis* ist das Lumen des Stengelkruges ganz eng, und ein Blick auf die Figuren macht es begreiflich, dass ältere Forscher haben annehmen können, dass die Samen an der Innenseite des Kruges an den »abwärtsgewachsenen Rändern« der Karpellen sässen. Oder der Krug könnte aus den unten verwachsenen Karpellen gebildet sein, wodurch die *Cycas*-Homologien »gerettet« wären.

Dass derartige Annahmen falsch sind, zeigt uns wieder die Entwicklungsgeschichte der *Epiphyllum*-Blüte (Fig. 115—122): denn hier ist deutlicherweise der Stengelkrug schon gebildet, bevor die Karpellen noch da sind, und sogar, bevor das Andröceum angelegt ist (Fig. 118—119); und logischerweise kann der Krug nicht aus Organen aufgebaut sein, die noch nicht existieren. Dass die zentralen Teile der Blüte ein Stengel sind, geht aus den Fig. 115—117 hervor; diese zeigen uns eine Achse mit einem kegelförmigen Vegetationspunkt, an deren Seiten Blätter entstehen. Wie üblich wird jetzt ein Stengelkrug mit versenktem Vegetations-



punkt gebildet, dessen eingespernte Blattanlagen zu Samenanlagen werden (Fig. 122, 126), die durch die Karpellen, die an der Innenseite des Krugrandes entstehen, von der Umwelt abgesondert werden (Fig. 120, 121).

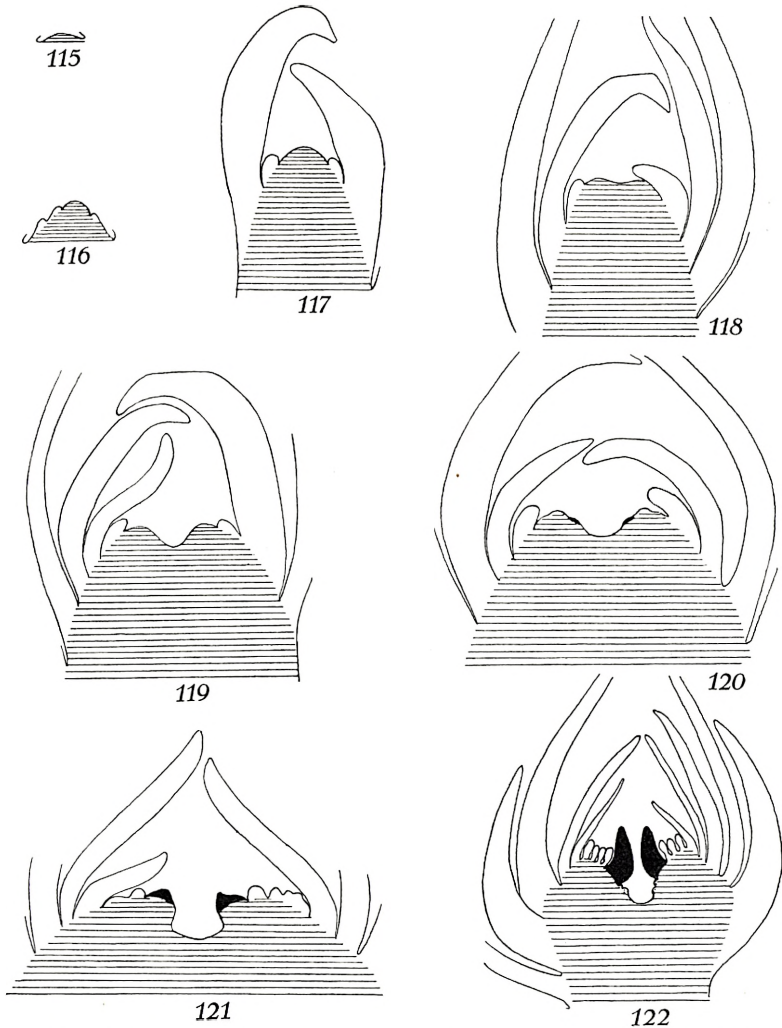


Fig. 115—122. *Epiphyllum truncatum*. Entwicklungsgeschichte der Blüte. Längsschnitte zeigen die Bildung des Stengelkrugs. Karpellen schwarz; Samenanlagen getüpfelt; Stengel schraffiert. Fig. 115—121,  $\times 50$ . Fig. 122,  $\times 15$ . Vgl. übrigens den Text.

Der Verallgemeinerung halber geben uns die Fig. 123—125 noch einige Stadien der Blütenentwicklung bei *Phyllocactus*. Auch hier wird ein geräumiger Stengelkrug ge-

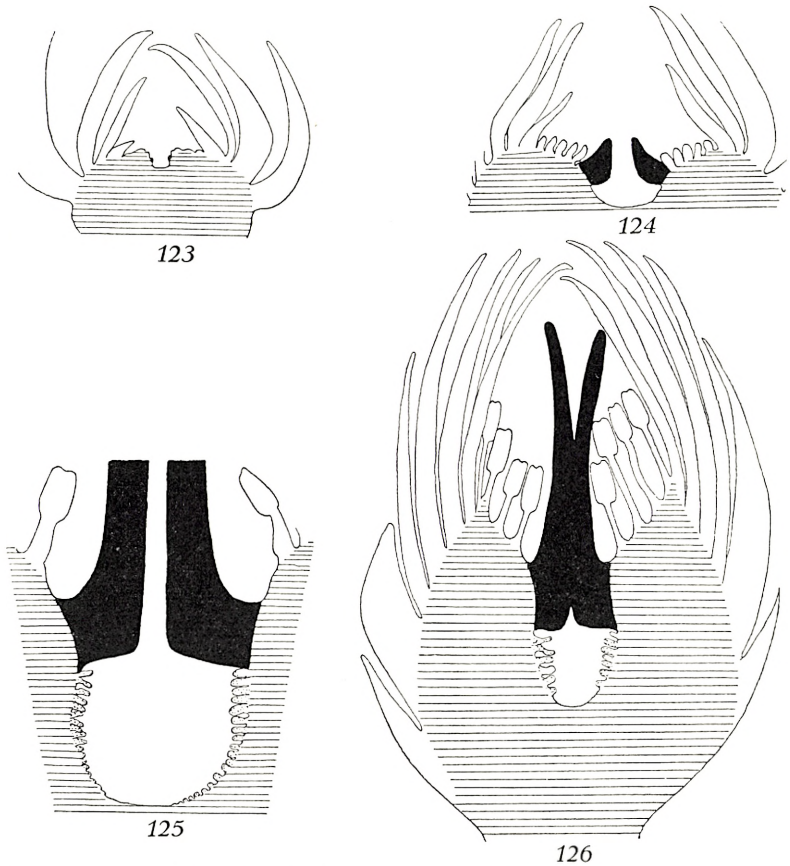


Fig. 123—125. *Phyllocactus* sp. Entwicklungsgeschichte der Blüte in Längsschnitten. Karpellen schwarz; Samenanlagen getüpfelt; Stengel schraffiert.  $\times 15$ . Fig. 126. *Epiphyllum truncatum*. Längsschnitt durch junge Blüte.  $\times 15$ . Vgl. Text.

bildet, der an seinem Rande das Andröceum und einige Blätter des Perianthiums trägt; an der Aussenseite des Kruges stehen auch Perianthium-Blätter. Die Karpellen

sind auch hier nur sterile Blätter, die den Blättern (Samenanlagen) an der Innenseite des Kruges als Hülle dienen.

Die merkwürdige Kaktus-Blüte (Fig. 127, 128) weist in den Hauptzügen also denselben Bau, wie wir ihn bei *Mesembry-*

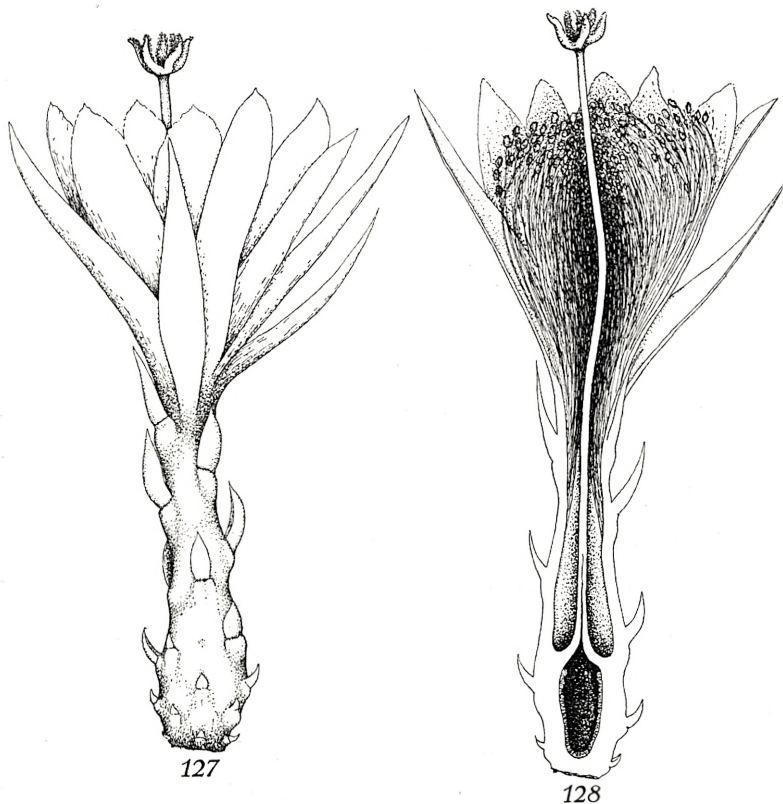


Fig. 127—128. *Phyllocactus* sp. Blüte. Fig. 128. Längsschnitt, zeigt den röhrenförmigen Stengelkrug mit schuppenförmigen Blättern an der Aussen-  
seite, Perianthium am Rande und Staubblättern, Karpellen und darunter Makrosporophyllen (= Samenanlagen) im Innern. Vgl. Fig. 165 u. den Text.

*anthemum* vorfinden, auf; aber bei der abgebildeten *Phyllo-*  
*cactus* z. B. ist der Stengelkrug so tief, dass er röhrenförmig  
genannt werden muss. Dass diese Röhre nicht aus verwach-



ausser der Entwicklungsgeschichte — auch der Umstand, dass er Blätter trägt (Fig. 127—128), und zwar sowohl an der Aussenseite (wo sie schuppenförmig sind) als auch an der Innenseite, wo sie oben als Staubblätter, darunter als Griffel und ganz unten als Samenanlagen entwickelt sind.

Es ist ferner noch an den oft wiederholten Versuch zu erinnern, wo man den Fruchtknoten als Steckling benutzt; aus demselben kann sich dann eine neue Pflanze entwickeln. Das Schema Fig. 165 veranschaulicht uns also den Bau der Kaktusblüte.

### 10. *Portulaccaceae*.

Die im obigen besprochenen Familien gaben namentlich zu Untersuchungen von Gynöceen mit zentraler oder parietaler Plazentation Anlass; und es wurde dadurch nachgewiesen, dass diese beiden Stellungen von einander abzuleiten sind. Bei den *Portulaccaceen* gibt es noch einen Gynöceen-Typus, der zugleich innerhalb anderer Gattungen der höheren Phanerogamen weit verbreitet ist, und der deshalb besonderes Interesse beanspruchen darf, wenn es den Versuch gilt, die an dieser Stelle nur innerhalb einer Reihe gemachten Beobachtungen zu generalisieren.

Dieser neue Gynöceentyp (den *Portulacca* aufweisen kann), zeichnet sich dadurch aus, dass zwar ein Stengelkrug da ist, dass es aber nur die äusserste Spitze der zentralen Plazenta ist, die eine krugförmige Gestalt besitzt. Bei der Untersuchung des Gynöceums von *Portulacca* ist es zunächst von Wichtigkeit festzustellen, dass alle anderen untersuchten Vertreter der Familie wie die *Caryophyllaceen* gebaut sind; das Gynöceum hat eine einfache zentrale Plazenta, woran die Scheidewände befestigt sind. Von diesem gewöhnlichen Typus lässt sich nun das Gynöceum von

*Portulacca* ableiten, wie es aus einer Untersuchung der Entwicklungsgeschichte erhellt.

Wir fangen mit der Untersuchung des einfachsten Typus von Gynöceen an, und auch hier können wir uns wieder

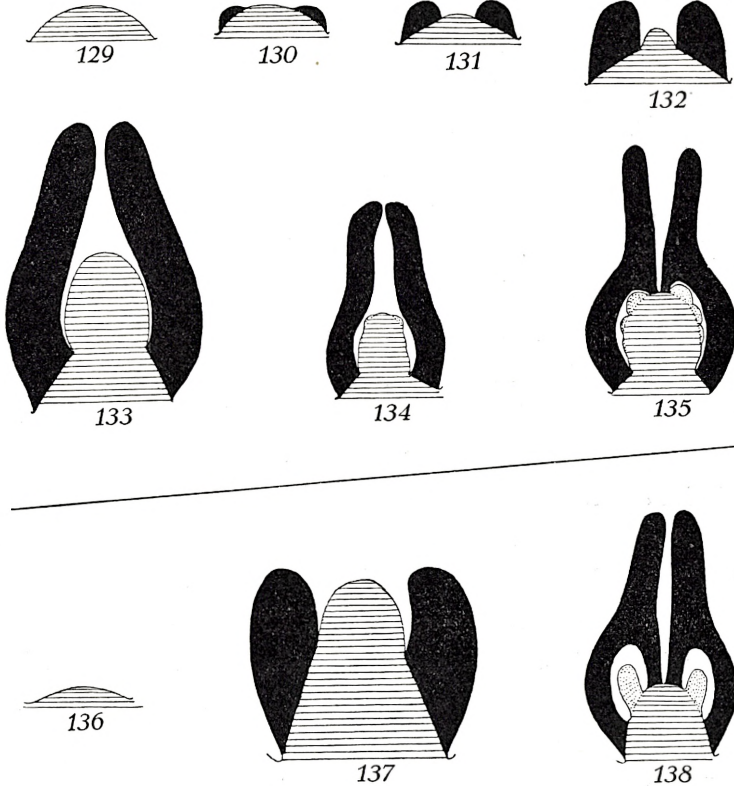


Fig. 129—138. *Portulaccaceae*. Entwicklungsgeschichte des Gynöceums. Stengel schraffiert; Karpellen schwarz; Samenanlagen getüpfelt. Fig. 129—135. *Talinum cuneifolium* WILLD. Fig. 129—133,  $\times 160$ ; Fig. 134—135,  $\times 80$ . Fig. 136—138. *Claytonia sibirica* L. Fig. 136—137,  $\times 200$ ; Fig. 138,  $\times 75$ . Vgl. den Text.

mit ganz wenigen Typen begnügen, die nur dazu dienen sollen, die schönen Beobachtungen PAYERs zu ergänzen. PAYER untersuchte *Portulacca*, *Calandrinia*, *Montia* und *Talinum*. Aber auch diese Untersuchungen — wie die schon

früher erwähnten — sind mit Fehlern behaftet, die dadurch hervorgerufen sind, dass er die Entwicklung der innerhalb der geschlossenen Karpellen befindlichen Teile nicht genau hat verfolgen können; namentlich trifft dies für die ersten Entwicklungsstadien der Samenanlagen und deren Platz ein, wo nur gute Schnittserien befriedigende Resultate ergeben.

Die Fig. 129—138 zeigen uns einige der wichtigsten Entwicklungsstadien von zwei Arten mit einfacher zentraler Plazenta. Wie gewöhnlich innerhalb der Centrospermen ist die Plazenta der zuerst angelegte Teil des Gynöceums (Fig. 129, 136). Die Karpellen werden unmittelbar unterhalb der Plazenta angelegt (Fig. 130), die ihr Wachstum zwischen die Karpellen hinauf fortsetzt (Fig. 132, 133). Die jüngsten Blattanlagen entwickeln sich zu Samenanlagen, die von den Karpellen umschlossen werden.

Bei *Portulacca* sind die ersten Entwicklungsstadien des Gynöceums genau wie bei den anderen untersuchten Portulaccaceen: die Fruchtblätter decken nicht das Achsenende zu (Fig. 139, 140), sondern dasselbe ragt frei zwischen ihnen empor (Fig. 141). In einem frühen Zeitpunkt der Entwicklung macht aber die junge Plazenta ähnliche sonderbare Formänderungen (Fig. 142—146) durch, wie oben für die Gynöceen von *Juniperus* (Fig. 1—6), *Mesembryanthemum* und *Cactaceae* beschrieben, Änderungen, die zur Bildung eines Stengelkrugs an der Spitze der Plazenta führen. Das Lumen dieses Krugs ist jedoch keine einfache Röhre, sondern ein tiefer, enger Spalt (Fig. 146), von wo nach jedem Hohlraum des Fruchtknotens noch je ein Spalt führt. Die Form dieser Plazenta lässt sich am besten an einer Serie von Querschnitten durch eine Blüte untersuchen, wie die Fig. 147—149 es veranschaulichen. Fig. 147 zeigt uns einen



Schnitt durch das Gynöceum unmittelbar über der Plazenta; man bemerke, dass die (senkrecht schraffierten) Ränder der Fruchtblätter nicht an einander heranreichen und nicht an der Innenseite verdickt sind.

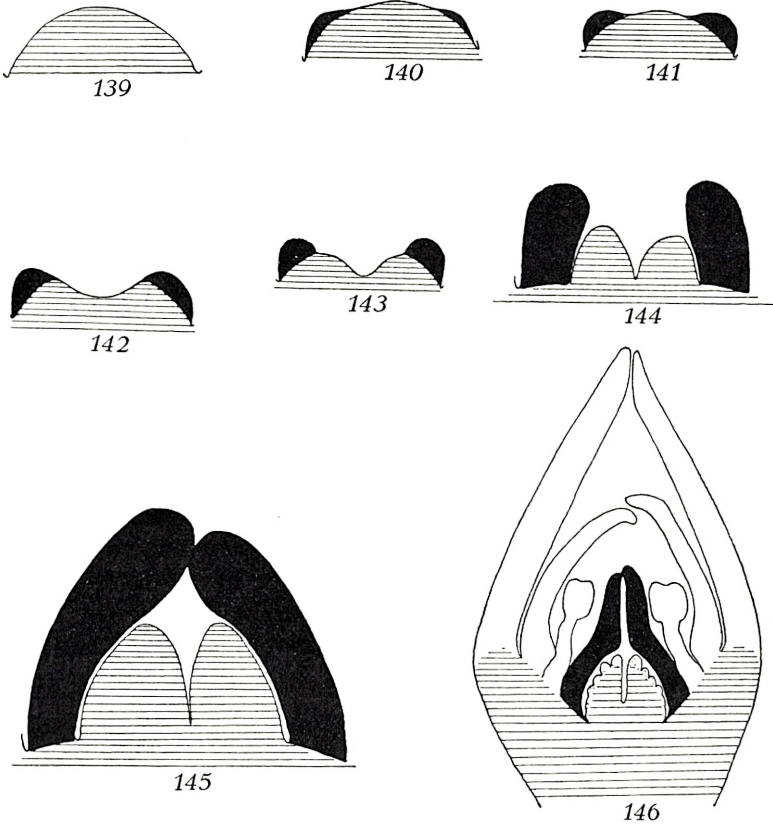


Fig. 139—146. *Portulacca oleracea*. Entwicklungsgeschichte des Gynöceums (in Längsschnitten). Stengel schraffiert; Karpellen schwarz; Samenanlagen getüpfelt.  $\times 250$ . Fig. 146. Längsschnitt durch eine junge Blüte. Spitze der Plazenta gespalten. Vgl. Fig. 164 u. den Text.

Unterhalb der Spalte in der Plazenta ist der Querschnitt derselben ungefähr zirkulär (Fig. 149), und an ihrer Oberfläche sieht man die ersten zarten Anlagen zu Blättern (= Samenanlagen, getüpfelt). Trifft der Schnitt dagegen

den oberen Teil der Plazenta (Fig. 148), so zeigt es sich, dass ihre Spitze in der Längsrichtung in mehrere Lappchen gespalten ist. Vergleicht man die Längs- und Querschnitte, wird man einsehen, dass die Plazenta eine ähnliche Gestalt besitzt wie der Stengel (Cupula), der bei *Fagus* die Früchte umgibt.

Bildungen wie z. B. die auf Fig. 148 dargestellten machen die allgemein angeführte Theorie verständlich, nach welcher die Samenanlagen den geschwollenen Rändern der Frucht-

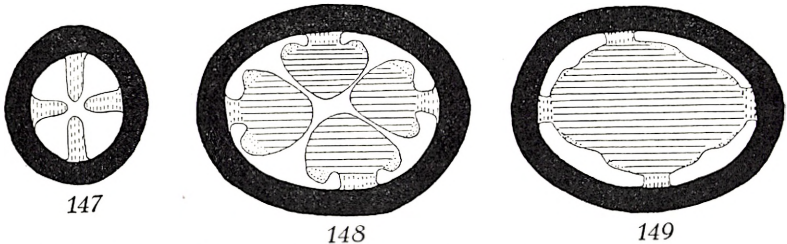


Fig. 147—149. *Portulacca oleracea*. Querschnitte durch junges Gynöceum: in der Nähe der Spitze (Fig. 147), durch den gespaltenen Teil der Plazenta (Fig. 148) und an der Basis (Fig. 149). Karpellen schwarz; Scheidewände senkrecht schraffiert; Stengel wagrecht schraffiert; Samenanlagen getüpfelt.  $\times 75$ . Vgl. im übrigen die Fig. 146 u. 164 und den Text.

blätter ansitzen sollten. Dass auch diese *Cycas*-Homologie falsch ist, zeigen sowohl die Entwicklungsgeschichte als auch ein Vergleich mit den übrigen Mitgliedern der Familie und der Gattung. (Dass die Spalte der Plazenta dazu dienen können, die Pollenröhren zu den Samenanlagen hinzuleiten, habe ich mit Sicherheit bei einigen *Bicornes* festgestellt, deren Plazenta bei sämtlichen untersuchten 35 Arten in ganz entsprechender Weise wie bei *Portulacca* gespalten ist.)

Die Lappchen, die die Samenanlagen tragen (Fig. 148), könnten auch den Anschein erwecken, als wären sie selbständige Blätter (vgl. z. B. Fig. 145), aber die Fig. 139—143

zeigen, dass sie aus der Vegetationszone selber entstehen, deren gesamte Masse als direkte Fortsetzung des Stengels in sie aufgeht; sie sind demnach mit der Spitze der zentralen Plazenta bei den übrigen Portulaccaceen und Caryophyllaceen homolog. Dass zwischen der Basis und der gespaltenen Spitze der Plazenta kein grösserer morphologischer Unterschied besteht, kommt auch dadurch zum Vorschein, dass die Samen oben und unten an der Plazenta in derselben Weise angelegt werden. Das merkwürdige Gynöceum von *Portulacca* ist von grosser Bedeutung für die phylogenetische Auffassung der Blüte bei vielen anderen Angiospermen, die eine ähnliche, an der Spitze gespaltene und mit den Scheidewänden des Fruchtknotens verwachsene Plazenta besitzen und die deshalb das Aussehen gewinnen, als ob sie »geschwollene Ränder« hätten, die die Samenanlagen tragen.

## 11. Kritische Zusammenfassung.

### 1. Plazenta und Karpellen.

Mit Hinblick auf den phylogenetischen Endzweck unserer Aufgabe wollen wir jetzt versuchen, die im obigen gegebene bunte Sammlung von Beobachtungen so kurz und übersichtlich wie möglich zusammenzufassen. Wir lassen deshalb alle Fragen, die nicht von direkt phylogenetischer Bedeutung sind, fort; so sind z. B. die Scheidewände des Gynöceums im vorhergehenden nur oberflächlich behandelt worden, weil die Samen ihnen nicht ansitzen (Fig. 151); sie finden sich jedoch z. B. (senkrecht schraffiert) auf den Fig. 83—91 u. 147—149. Der Einfachheit halber haben wir in der Regel auch nicht die Blütenteile unterhalb des Gynöceums gezeichnet. Die Fig. 7—13, 106—114 u. 115—122



stellen jedoch Zeichnungen von ganzen Blüten dar, um uns zu zeigen, dass die Blütenachse sich durch das Gynöceum fortsetzt und die Plazenta bildet. Dass die Plazenta nichts von den Fruchtblättern enthält, geht —

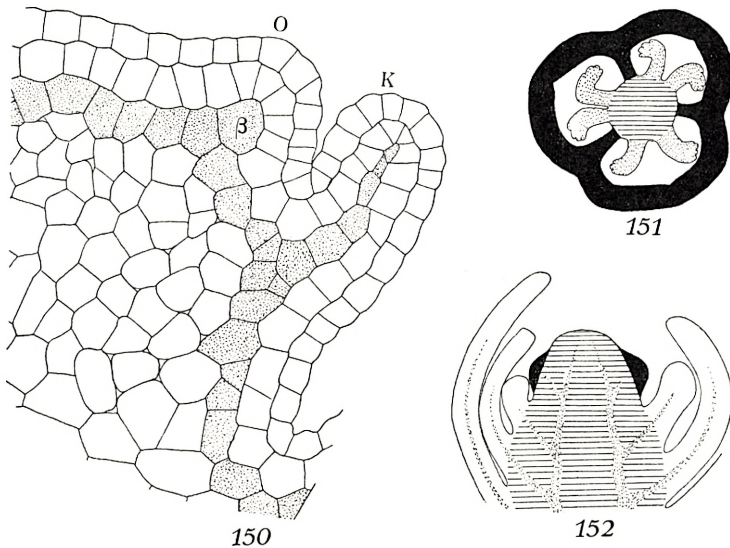


Fig. 150. *Gisekia pharnaceoides* L. Rechte Hälfte der Vegetationszone eines jungen Gynöceums mit junger Samenanlage (O). Dieselbe entsteht nicht am Karpell (K), sondern in der drittäussersten (getüpfelten) Schicht des Stengels, deren Zellen (bei  $\beta$ ) in O eindringen. Die Samen werden also als selbständige Blätter (Sporophylle) am Stengel angelegt.  $\times 600$ . Fig. 151. *Talinum cuneifolium* WILLD. Querschnitt durch Fruchtknoten, welcher zeigt, dass die Samen (getüpfelt) nicht den Karpellen (schwarz), sondern dem Stengel (schraffiert) aufsitzen.  $\times 50$ . Fig. 152. *Arenaria serpyllifolia*. Längsschnitt durch eine ganze Blüte zeigt, dass die Plazenta eine direkte Fortsetzung des Stengels bildet. Gefässbündel getüpfelt; Karpellen schwarz.  $\times 270$ . Vgl. Text.

ausser aus der Entwicklungsgeschichte (Fig. 153—157) — auch daraus hervor, dass sie ihre Leitbündel nicht aus den Karpellen empfängt (Fig. 152); das Leitbündelsystem setzt sich ununterbrochen von der Blütenachse durch die Plazenta weiter fort.

Wie schon von GOEBEL und anderen Forschern betont und bewiesen, muss man jedoch mit Schlussfolgerungen aus dem Verlauf der Leitbündel sehr vorsichtig sein, da derselbe physiologisch und nicht morphologisch bedingt sein kann. (Vergl. SAUNDERS und EAMES).

Die Hauptergebnisse der Entwicklungsgeschichte sind am kürzesten mit Hilfe der umstehenden Figuren (153—157), die die Organogenie des Gynöceums bei einem typischen Vertreter der Centrospermen (*Gisekia*) darstellen, zusammenzufassen: die Spitze der Blütenachse ist es, die zur Plazenta wird; und da diese vor den Karpellen (Fig. 153) da ist, kann die Plazenta folglich nicht — wie gewöhnlich angenommen wird — Teile der Karpellenränder enthalten.

Der Vegetationspunkt wird nicht ganz von den Karpellen zugedeckt (Fig. 154) und auch nicht »verbraucht«; die Karpellen sind laterale Organe (Blätter), zwischen denen das Achsenende (= Plazenta) hervorragt und sein Wachstum sowohl in Länge als Breite fortsetzt. Auch die Karpellen wachsen weiter und werden zu einem Involuerum von sterilen, kahnförmigen Blättern (Fig. 156, 157), das die darüber sitzenden Samenanlagen, die nicht den Rändern der sterilen Karpellen, sondern der Plazenta (d. h. der Blütenachse) ansitzen, umgibt.

Um das Verhältnis zwischen Karpell und Samenanlagen noch eingehender zu veranschaulichen, zeigt uns Fig. 150 einen stark vergrösserten Schnitt durch eine junge Samenanlage (O) von *Gisekia*. Links auf Fig. 150 sieht man die obere rechte Hälfte der Vegetationszone der Plazenta. Der Schnitt hat ferner noch ein Karpell (K) getroffen, und man sieht, dass dieses Blatt (K) aus den drei äussersten Zellen-

schichten des Stengels (von denen auf Fig. 150 die innerste getüpfelt ist) gebildet ist. Diese dritte Zellschicht lässt sich leicht den ganzen Schnitttrand herum verfolgen, und sie erstreckt sich schon mitten ins Karpell (K) hinein und wird mit Hilfe der Zelle  $\beta$ , die die beiden davor liegenden Zellschichten schon gleichsam emporgehoben hat, in die

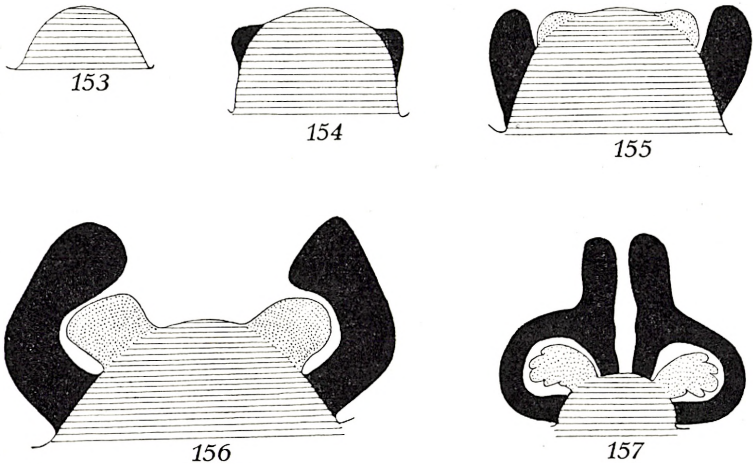


Fig. 153—157. *Gisekia pharnaceoides*. Entwicklungsgeschichte eines typischen Centrosperm-Gynöceums: Plazenta = Achsenende (schraffiert). Die Karpellen (schwarz) tragen nicht die (getüpfelten) Samenanlagen, welche selbständige, Karpellen und Laubblättern homologe Blätter (Makrosporphylle) sind. Fig. 153—156,  $\times 200$ . Fig. 157,  $\times 70$ . Vgl. im übrigen den Text u. Fig. 162.

Samenanlage (O) hineinwachsen. Der Same (O) wird also am Stengel (d. h. an der Plazenta) angelegt, genau wie das Karpell. Das will folglich heißen: als ein selbständiges Blatt, das deutlicherweise nicht am Karpell entsteht. Dies trifft auch für alle anderen, an dieser Stelle untersuchten Centrospermen zu.



## 2. Die Samenanlagen.

Was die Samenanlagen morphologisch gesehen eigentlich sind, ist die nächste Hauptfrage, wenn es gilt, die Abstammung der Angiospermen aufzudecken. Dieses Problem wurde schon im vorigen Jahrhundert eifrig diskutiert, und alle denkbaren Möglichkeiten wurden erwogen. Zum grossen Teil war es die Unvollkommenheit der Technik, die die grossen Morphologen der Vergangenheit das eigentliche Wesen der Samenanlagen nicht erkennen liess. Heutzutage begnügt man sich oft mit den bekannten *Cycas*-Homologien, und diese treffen, wie es aus den obigen Ausführungen hervorgeht, jedenfalls für die Centrospermen nicht zu. Die ältere Literatur ist indessen so oft und ausgiebig besprochen worden, z. B. von EICHLER (1875), WORSDELL (1904), DE HAAN (1920) u. a. m., dass eine nochmalige Darstellung nur eine Wiederholung bedeuten würde; wir begnügen uns deshalb mit einem Hinweis auf die Arbeiten der genannten Forscher.

Die besten der älteren Untersuchungen (z. B. die von CRAMER, 1864) fussen auf Studien über Vergrünungen; jedoch auch diese Untersuchungen sind recht unzuverlässig, da es schwierig sein kann, ein missgebildetes Organ mit einem normalen zu homologisieren.

Das wichtigste Hilfsmittel zur Beseitigung dieser Unsicherheit bietet uns die moderne Paläontologie, indem sie nachgewiesen hat, dass mindestens innerhalb zweier verschiedener Gruppen von Archegoniaten Samen entstanden sind. Von diesen gibt es in den rezenten Cycadeen Nachkommen der Pteridospermen. Ferner habe ich schon in früheren Arbeiten nachzuweisen versucht, dass *Coniferae* und *Gnetales* von den *Lycopodiinae* (*Lepidospermae*) abstammen.

Hieraus folgt, dass nicht sämtliche Samenanlagen unter sich homolog sind, und dass die Gymnospermen polyphyletisch sind; da die Angiospermen von den letzteren abstammen, sind sie also ebenfalls polyphyletisch. Dies beweist wiederum, dass man nur nach gründlichen Untersuchungen und mit grösster Vorsicht von einer Gruppe von Angiospermen verallgemeinernde Schlüsse auf andere Gruppen ziehen darf. Und man darf auch nicht ohne weiteres von den Centrospermen z. B. auf andere Pflanzen schliessen.

Dass die meisten Samenanlagen dennoch ungefähr gleich aussehen, mag darauf beruhen, dass sie denselben Aussehenbedingungen unterworfen sind, indem sie sich bei schlechten Raumverhältnissen im Dunkeln eingesperrt entwickeln. Und wie z. B. fliegende oder schwimmende Geschöpfe oft an den Organen, die am meisten vom Aufenthaltsmedium des Tieres beeinflusst sind, einander ähnlich werden, so ergeht es auch den im Fruchtknoten eingesperrten Organen. Ferner ist auch noch zu bedenken, dass die genannten Ahnen der Angiospermen (als Archegoniaten) untereinander verwandt sind, welches wiederum in gewissen Übereinstimmungen im Bau der Fortpflanzungsorgane zum Ausdruck kommt.

Wir können deshalb die von M. L. THOMPSON benutzte Ausdrucksweise: »The state of flowering known as angiospermy« zur unsrigen machen; auch Gymnospermie bezeichnet, genau wie Angiospermie es tut, nur ein Stadium in der phylogenetischen Entwicklung verschiedener Pflanzengruppen. Wir müssen also damit rechnen, dass einige Angiospermen von den Cycadeen abstammen, während andere Nachkommen von *Coniferae* und *Gnetales* sind.

Dass mehrere Forscher festgestellt haben, dass bei gewissen Pflanzen die Samenanlagen Stengeln, bei anderen

wiederum Blättern (Karpellen) ansassen, kann uns deshalb auch nicht überraschen. Diese anscheinend scharfen Widersprüche werden demnach ausgeglichen: beide Möglichkeiten sind vorhanden, und die eifrigen Diskussionen wurzelten in dem Dogma, dass alle Samenanlagen homolog sein sollten (ČELAKOVSKÝ, STRASBURGER, EICHLER); dass dies falsch ist, haben also erst paläontologische Forschungen der jüngsten Zeit bewiesen.

Vielleicht gehören *Rosales* und *Saxifragales* zu dem Phylum, welches die Cycadeen fortsetzt? M. L. THOMPSON fasst das Karpell der Leguminosen als ein Phyllocladium auf, was jedoch anderseits von NEWMAN in Frage gestellt wird. Besonders sei hier auf die schönen Untersuchungen von TROLL und EBER hingewiesen. TROLL u. EBER haben u. a. mit Gruppen von Monocotyledonen (*Helobiae*) gearbeitet, die »laminale Plazentation« aufweisen können. Man könnte annehmen, dass solche Karpellen vom *Cycas*-Sporophyll abgeleitet werden könnten, wenn nicht andere *Helobiae* Samenanlagen besitzen, die der Blütenachse ansitzen (EBER) und deshalb selbständige Blätter wie bei den Centrospermen sind. Es ist deshalb zu untersuchen, ob nicht einige der Gynöceen von *Helobiae* in entsprechender Weise wie bei *Phytolacca* gebaut sind, wo das Karpell nur ein steriles kahnförmiges Blatt ist, welches die Samen nicht trägt, sondern nur zudeckt.

Nur das von den Coniferen ausgehende Phylum ist der Gegenstand der Untersuchungen gewesen, die in sowohl dieser als in meinen beiden früheren Arbeiten mitgeteilt sind. Unser phylogenetischer Ausgangspunkt ist hier *Juniperus*, diejenige unter den Koniferen, die den Angiospermen am nächsten steht; sie besitzt nach der Bestäubung ein geschlossenes Gynöceum, das in den Hauptzügen wie die Gynöceen



von *Gnetales*, *Juglandales* und *Piperales* gebaut ist. Den obigen Ausführungen zufolge gehören auch die Centrospermen diesem Formenkreis an.

Dass das Integument der Koniferen ein selbständiges Blatt (Sporophyll) ist, haben wir schon früher zu beweisen versucht (1933, S. 24—36); diese Auffassung fusste auf organogenetischen und teratologischen Untersuchungen. Da ferner auch LANFER zahlreiche Missbildungen abgebildet hat, werden wir uns mit nebenstehenden Figuren von *Juniperus communis* begnügen, die Übergänge zwischen röhrenförmigen Integumenten und sterilen, nadelförmigen Blättern darstellen.

Die Blütenachse trägt über den drei (auf den Fig. schwarz gezeichneten) »Karpellen« drei Samenanlagen (fein getüpfelt), die also — wie u. a. die Entwicklungsgeschichte es beweist — nicht den Karpellen aufsitzen. Ausnahmsweise trägt die zentrale Plazenta über den normalen 3 Samenanlagen noch 2—3 Blätter (grob getüpfelt). In dem auf Fig. 158 gezeichneten Gynöceum sind die drei überzähligen Blätter alle als sterile Laubblätter entwickelt; aber Fig. 159 zeigt, dass eines von ihnen (a) einen rudimentären Nuzellus haben kann, der von einem röhrenförmigen, dem nadelförmigen sterilen Blatte a auf Fig. 158 homologen Integument umgeben ist. Und schliesslich zeigt uns Fig. 160 ein Gynöceum, wo das eine Blatt, b, welches normal (Fig. 159) als Integument (Megasporophyll) entwickelt ist, zu einem sterilen, nadelförmigen Blatt geworden ist. Es gibt bei den Koniferen alle möglichen Übergänge zwischen röhrenförmigen Integumenten und schuppen- oder nadelförmigen sterilen Blättern, worüber z. B. LANFER nähere Aufschlüsse gibt.

Es sind bei den Centrospermen viele Vergrünungen

gefunden worden, und zwar besonders innerhalb der Caryophyllaceen und da wiederum am häufigsten bei *Stellaria media*, *Agrostemma githago*, *Dianthus caryophyllus* u. a. Auch das Gynöceum ist oft in sehr verschiedenartiger Weise missgebildet; z. B. kann die Plazenta durch den Fruchtknoten hindurchwachsen und zu einem kürzeren oder längeren Zweig werden. Die auf diese Weise in die Luft hinausgeführten Samenanlagen machen verschiedene

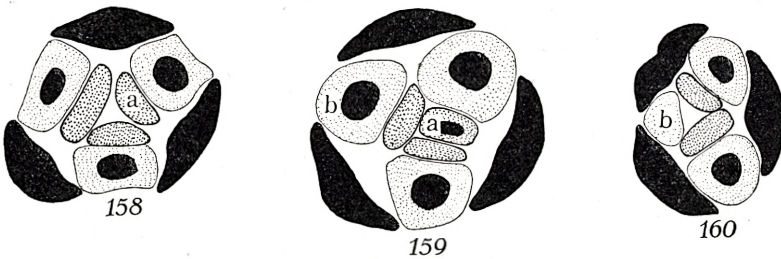


Fig. 158—160. *Juniperus communis*. Querschnitte durch Gynöceen, die Übergänge (Vergrünungen) zwischen Samenanlagen (Makrosporophyllen) und Blättern (a u. b) veranschaulichen. Innerhalb der 3 Karpellen (schwarz) stehen ein äusserer (fein getüpfelter) und ein innerer (grob getüpfelter) Wirtel von Blättern, die bald fertil (Integumente), bald steril und nadelförmig sind. Vgl. im übrigen den Text.

sonderbare Änderungen (»Oolysen«) durch; sie können z. B. eine Ähnlichkeit mit Karpellen annehmen (vgl. MASTERS Fig. 179, 180). In anderen Fällen können die umgebildeten Samenanlagen solchermassen gestaltet sein, dass sie Petalen oder grünen Laubblättern ähneln. Die meisten in Gärten gezogenen Nelken weisen ja solche missgebildeten Blüten auf, wo die meisten Blätter Petalen ähneln. Die reichhaltige Literatur über diese Missbildungen ist von PENZIG zusammengestellt und so gut bearbeitet worden, dass ein Hinweis auf seine Arbeit und auf die Figuren bei MASTERS genügen wird.

Was den Funiculus betrifft, ist nur zu erwähnen, dass

er bei *Coniferae*, *Gnetales*, *Juglandales* und *Piperales* (samt *Polygonales*) fehlt; bei diesen ist das Integument (= Megasporophyll) sitzend, und der Nuzellus steht an dessen Basis. Bei den Centrospermen und den meisten anderen Angiospermen gibt es dagegen einen deutlichen Funiculus, welches nur besagen will, dass das Sporophyll gestielt ist, und dass der Nuzellus an dessen Spitze steht. Im Vergleiche hierzu sei noch erwähnt, dass auch das Mikrosporophyll bei den Coniferen meistens ungestielt, bei den Angiospermen aber gestielt ist.

Das äussere Integument war bei *Gnetum* ein selbständiges Blatt, wogegen es bei *Taxus* kein Blatt, sondern ein Organ »sui generis« war. Wir müssen deshalb die Möglichkeit in Betracht ziehen, dass nicht alle Integumente der Angiospermen unter sich homolog sind. Diese Frage greift jedoch über den Rahmen dieser Untersuchung hinaus, und wir verweisen auf DE HAAN. Der Übersicht halber unterlassen wir ebenfalls Untersuchungen über die vielen anderen Einzelheiten im Bau des Gynöceums (z. B. ob das innere oder das äussere Integument die Lamina des Sporophylls ist).

Wir betonen deshalb noch einmal in aller Kürze, dass wir das Makrosporophyll (= Funiculus + Integument) als ein schildförmiges Blatt (Schlauchblatt) auffassen, wie es von TROLL meisterhaft beschrieben worden ist.

### 3. Phylogenie des Gynöceums.

Im obigen haben wir versucht, die Aufschlüsse über den Bau des Centrosperm-Gynöceums, die für dessen Verständnis notwendig sind, zu geben; wir werden dieselben nun phylogenetisch verwerten, indem wir Vergleiche mit den



Gynöceen von *Coniferae* und *Gnetales* anstellen. Die Tatsachen haben uns gezwungen, die üblichen *Cycas*-Homologien aufzugeben; sie sind für sämtliche besprochenen Pflanzen falsch. Wir ersetzen sie durch die neue Auffassung vom Centrosperm-Gynöceum, die in ne-

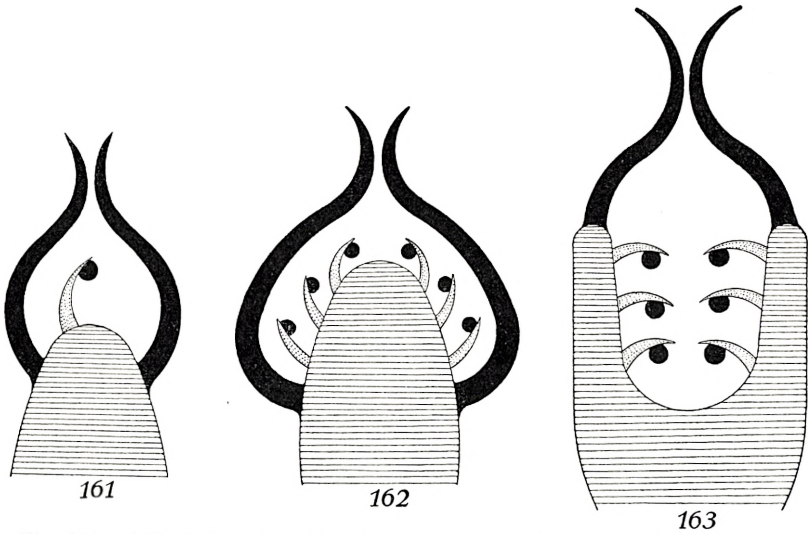


Fig. 161—163. Schemata über die Gynöceen bei den *Centrospermae*. Die Karpellen (schwarz) sind sterile Blätter, die die Makrosporophylle (= Samenanlagen, getüpfelt) umgeben. Plazenta (wagerecht schraffiert) ist die Spitze der Blütenachse. Nuzellus (schwarz) = Makrosporangium. Fig. 161. Die einsamige Zentral-Plazenta ist in sämtlichen Familien (z. B. *Chenopodiaceae*) vertreten. Fig. 162. Die mehrsamige Zentral-Plazenta gibt es nur in wenigen Familien (*Caryophyllaceae*, *Portulaccaceae*, *Aizoaceae* und *Amaranthaceae*). Fig. 163. Parietale Plazentation in einem Stengelkrug (dessen Bildung auf Fig. 1—6 dargestellt ist) gibt es bei *Mesembryanthemum*, *Cactales* (vgl. Fig. 165) und *Juniperus* (Fig. 6). Vgl. den Text.

benstehenden Schemas (Fig. 161—165) zum Ausdruck kommt. Es ist ferner leicht ersichtlich, wie sehr diese Centrosperm-Gynöceen an den *Juniperus*-Fruchtknoten erinnern, so wie dieser in den Schemas (Fig. 1—6) dargestellt ist, indem wir daran festhalten, dass eine Samenanlage

einem Makrosporophyll von ähnlichem Typus wie das der *Lycopodiinae* homolog ist.

Die erwähnten Gynöceen bestehen sämtlich aus einem kurzen Achsenende mit Blättern. Ursprünglich war die Achse des Gynöceums kegelförmig; behält sie diese Form, so bildet sie eine zentrale Plazenta (Fig. 162), ganz wie im jungen *Juniperus*-Fruchtknoten (Fig. 2), bei den Caryophyllaceen, vielen Aizoaceen, Portulaccaceen usw.

Wenn die zentrale Plazenta nur einen Samen entwickelt, erhalten wir das auf Fig. 161 dargestellte Gynöceum, welches sich bei den vielen einsamigen *Juniperus*-Arten, *Taxus*, samt bei einigen Caryophyllaceen, vielen Amaranthaceen, Nyctaginaceen, Chenopodiaceen, vielen Phytolaccaceen u. a. m. vorfindet.

Schliesslich kann das Ende der Blütenachse die Gestalt wechseln, so dass es infolge eigentümlicher Wuchsprozesse (Fig. 1—6) krugförmig — wie ein eingestülpter Handschuhfinger — wird (Fig. 6, 163, 165). Da die Blätter des Achsenendes (= Samenanlagen) in Übereinstimmung mit den erwähnten Formänderungen ihre Stellung ändern müssen, erhält das Gynöceum in diesem Falle parietale Plazentation. Dies ist bei *Juniperus communis* (Fig. 6), *Cactaceae* (Fig. 165) und vielen *Mesembryanthemum*-Arten der Fall.

Bei *Portulacca* (Fig. 164) gibt es eine spezielle Form von zentraler Plazenta, die sich dadurch auszeichnet, dass sie an der Spitze gelappt ist; und jedes Läppchen ist an eine der Scheidewände (auf Fig. 164 senkrecht schraffiert) festgewachsen. Ein Querschnitt durch ein solches Gynöceum (Fig. 148) könnte den Eindruck erwecken, als sässen die Samen »den geschwollenen Rändern der Fruchtblätter« an. Sowohl die Entwicklungsgeschichte als auch ein Vergleich mit den übrigen Portulaccaceen zeigen aber, dass diese

»geschwollenen Ränder« Teile der Blütenachse sind. Dieses Gynöceum ist von ganz besonderer Bedeutung, wenn man verstehen will, wie man die *Cycas*-Homologien als für sowohl *Centrospermae* als auch viele andere Pflan-

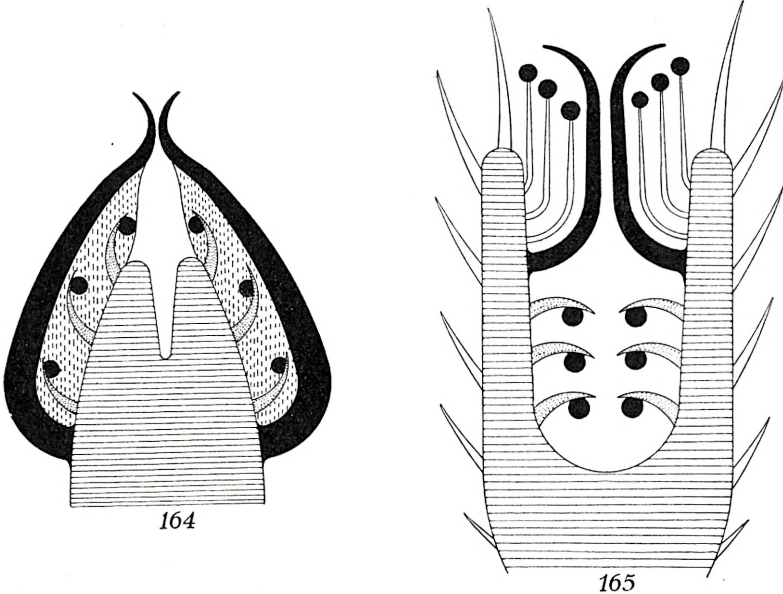


Fig. 164. *Portulacca*. Schema über den Bau des Gynöceums. Plazenta an der Spitze gespalten; im übrigen wie bei den *Caryophyllaceae* (Fig. 162). Scheidewände senkrecht schraffiert. Vgl. den Text. Fig. 165. *Cactaceae*. Schema über den Bau der Blüte. Der Stengelkrug (wagrecht schraffiert) trägt sowohl aussen als innen Blätter. Die Karpellen (schwarz) sind neutrale Blätter, die Makrosporophylle (= Integumente, getüpfelt) und Mikrosporophylle (schwarze Spitze) von einander trennen. Der Stengelkrug trägt am Rande Perianthium und an der Aussenseite Schuppenblätter. Vgl. den Text.

zengruppen mit ähnlichen Gynöceen zutreffend hat generalisieren können.

Wir warnen energisch vor der Annahme, dass das Gynöceum aller anderen Angiospermen in ähnlicher Weise wie bei *Centrospermae* (und *Juniperus*) gebaut sei. Eine derartige Generalisierung ist nur nach einer gründlichen Untersuchung jeder Reihe für sich vorzunehmen. Zum Zweck



einer vorläufigen Orientierung habe ich einzelne Stichproben verschiedener anderer Ordnungen untersucht, wie z. B. *Fagales*, *Juglandales*, *Primulales*, *Personatae*, *Ericales*, *Rubiales*, *Myrtales*, *Columniferae*, *Tricoccae*, *Polygonales*, *Synandreae* u. a. m., die mit noch anderen von J. M. THOMPSON, TROLL, PAYER u. a. untersuchten Typen zusammen vermuten lassen, dass das von *Coniferae* ausgehende Phylum

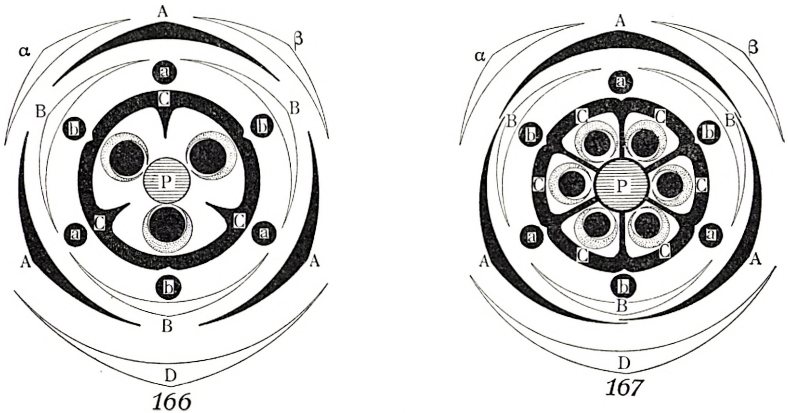


Fig. 166—167. Diagramme, die die Ähnlichkeit der Blüten von *Juniperus communis* (Fig. 166, nach RENNERS Angaben zwittrig gezeichnet) und eines Vertreters der Angiospermen (Fig. 167, *Empetrum hermaphroditum*) veranschaulichen. Bei beiden Pflanzen ist die Plazenta die Spitze der Blütenachse (P), deren oberste Blätter Makrosporophylle (= Samenanlagen, getüpfelt), sind, die wiederum von sterilen Hochblättern (= Karpellen, C) umgeben werden. b, innerer Wirtel von Staubblättern; a, äussere Staubblätter, B, Krone; A, Kelch.  $\alpha$  u.  $\beta$ , Vorblätter. D, Deckblätter.

noch zahlreiche andere grosse Gruppen von Angiospermen umfasst.

*Juniperus* schliesst sich *Gnetales* eng an, wo die Samen wie bei den Angiospermen am Boden eines aus den stark zusammengewachsenen »falschen Fruchtblättern« (= Karpellen) gebildeten Kruges sitzen, der oben nur eine ganz enge Öffnung besitzt. Der Unterschied zwischen diesen Gymnospermen und z. B. *Myrica* ist nur der rein morphologi-

sche, von welchem Blatt das Pollen aufgefangen wird. Nach der Bestäubung sind sowohl *Juniperus* als *Gnetales* angiosperm, und ihre reifen Samen sind ganz umgeben von zusammengewachsenen »falschen Fruchtblättern«, d. h. sterilen Blättern (= Karpellen), die die Samen nicht tragen, sondern nur als ein beschützendes Involucrum dieselben umgeben.

Wir haben in dieser Arbeit ferner den Nachweis zu führen versucht, dass das Gynöceum der Centrospermen (Fig. 161—165) in den Hauptzügen wie der Fruchtknoten von *Juniperus* (Fig. 2, 6) gebaut ist, eine Ähnlichkeit, die auch durch die Diagramme Fig. 166—167 veranschaulicht wird. Und man darf mit gutem Recht annehmen, dass diese neue Auffassung der genannten Gynöceen uns allmählich ermöglichen wird, den Ausgangspunkt für die phylogenetische Entwicklung eines erheblichen Teiles der jetzigen höheren Pflanzenwelt unserer Erde zu finden.

## 12. Resumé.

1. Die vorliegende Arbeit bezweckt, die Organogenie und Morphologie des Gynöceums der Centrospermen (und Kakteen) klarzulegen, um darauf die ermittelten Resultate phylogenetisch zu verwerten.
2. Die Haupttypen von Gynöceen innerhalb der Gruppe der Centrospermen wurden mit Hilfe von Schnittserien durch kontinuierliche Reihen von Entwicklungsstadien untersucht. Obige Figuren (161—167) veranschaulichen die wichtigsten Ergebnisse dieser Untersuchungen, und zwar kurz gefasst folgende:
3. Der zuerst angelegte Teil des Gynöceums ist die Plazenta (Fig. 153), die nur aus der Spitze der Blü-

tenachse gebildet ist; die Samen sitzen keineswegs irgendwelchem angewachsenen Teil der Karpellenränder an.

4. Erst später werden die Karpellen (Fig. 154) als laterale Blätter an der Plazenta angelegt; und bald entwickeln sie sich zu kahnförmigen sterilen Blättern, die nur die Samen umgeben und beschützen, sie aber nicht tragen. Die Karpellen sind deshalb am richtigsten als falsche Fruchtblätter zu bezeichnen, indem sie nicht den *Cycas*-Sporophyllen homolog sind.
5. Durch merkwürdige Wuchsprozesse (vgl. Fig. 1—6) gewinnt der Stengelteil des Gynöceums (bei *Mesembryanthemum* und *Cactaceae*) die Gestalt eines eingestülpten Handschuhfingers. Die ursprünglich zentrale Plazenta (Fig. 162) wird dadurch in einen Stengelkrug mit parietalem Samen verwandelt (Fig. 163).
6. Bei *Portulacca* (Fig. 164) ist die zentrale Plazenta an der Spitze gespalten; die dadurch gebildeten Stengel-läppchen sehen aus, als stellten sie die »geschwollenen Ränder« der Karpellen dar.
7. Bei *Juniperus* (Fig. 1—6) und *Gnetales* ist das Gynöceum in den Hauptzügen ganz wie bei den Centrospermen gebaut: auch hier gibt es eine zentrale (oder parietale) Plazenta, und diese ist die Spitze der Blütenachse selbst. Unterhalb des Vegetationspunktes derselben werden falsche Fruchtblätter entwickelt, die die Samen nicht tragen, sondern sich nur zu einem Involucrum von sterilen Blättern entwickeln, die die Samen umgeben und beschützen.



8. Die Samen werden sowohl bei *Juniperus*, *Gnetales* als *Centrospermae* als selbständige Blätter (= Makrosporophylle) an den Seiten des Achsenendes (d. h. der Plazenta) angelegt (Fig. 155). Sie sind bei allen genannten Pflanzen unter einander und auch mit dem Sporophyll bei *Lycopodiinae* homolog.
9. Der wichtigste morphologische Unterschied zwischen den Gynöceen von z. B. *Juniperus* und den Angiospermen ist nur der, ob das Pollen an dem einen oder dem anderen Blatte keimt. Nach der Pollination werden sowohl *Juniperus* als *Gnetales* angiosperm. Bei *Gnetales* ist die Hauptmasse des Samens zwischen die ganz geschlossenen falschen Fruchtblätter versenkt. Bei *Myrica* und anderen Angiospermen besitzt das Gynöceum oben eine ähnliche winzige Öffnung wie bei *Gnetales* und ist also gewissermassen (vor der Blüte) gymnosperm.
10. Ein Vergleich zwischen den wichtigsten Hauptzügen der respektiven Gynöceen deckt, wie die Fig. 1—6 u. 161—167 uns zeigen, eine so grosse Ähnlichkeit auf, dass unserer Meinung nach auch die Centrospermen (mit *Juglandales* und *Piperales* zusammen) zum selben Phylum wie *Coniferae* und *Gnetales* gehören. Und unter den Centrospermen finden wir doch beinahe alle möglichen Gynöceen-Typen, sowohl oberständige als unterständige, sowohl zentrale als parietale Plazenta und ausserdem noch sowohl apocarpe als syncarpe Karpellen.
11. Einige der Hauptstadien der genannten Entwicklungslinie sind: *Lycopodiinae* (*Lepidospermae*) → *Coniferae* (*Juniperus*) → einige Angiospermen.

12. Für sämtliche erwähnten Pflanzen sind die *Cycas*-Homologien falsch. Wir ersetzen sie durch die in den Fig. 1—6 u. 161—167 ausgedrückte Auffassung vom Gynöceum. Diese Umwertung des Gynöceums wirft neues Licht auf die wichtigste und schwierigste phylogenetische Frage: die Abstammung der Angiospermen.
-

### 13. Literatur.

- BITZEK, E. (1928): Der Centrospermenast etc. Bot. Archiv XXII, S. 257.
- ČELAKOVSKÝ, L. J. (1874): Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen (*Anagallis*, *Dictamnus*). Flora, Bd. 57.
- ČELAKOVSKÝ, L. J. (1876): Vergleichende Darstellung der Plazenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen. Abh. d. Böhm. Ges. Wiss. 6 Folge. Prag.
- ČELAKOVSKÝ, L. J. (1899): Plazenten der Angiospermen etc. Sitz.-Ber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. I.
- CHAMBERLAIN, C. J. (1897): Contribution to the Life History of *Salix*. Bot. Gazette, Bd. 23, p. 147—179, pl. 18.
- CRAMER, C. (1864): Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies, Zürich.
- DE HAAN, H. R. M. (1920): Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments. Diss. Groningen.
- EAMES, A. J. (1931): Refutation of carpel polymorphism etc. Amer. Journ. Bot. XVIII, 147, 165, 180.
- EBER, ERNA (1934): Karpellbau und Plazentationsverhältnisse in der Reihe der *Helobiae*. Flora, Bd. 127, Hf. 4, S. 273.
- EICHLER, A. W. (1875—1878): Blüthendiagramme. Leipzig.
- GOEBEL, K. (1899): Die Placenten der Angiospermen. Sitz.-Ber. d. K. Böhm. Ges. d. Wiss., Mat.-Nat. Klasse.
- GOEBEL, K. (1933): Organographie d. Pflz. III, S. 1912.
- GRÉGOIRE, V. (1935): Sphorophylles et organes floraux, tige et axe floral. Recueil trav. bot. néerlandais, Vol. XXXII, Livr. II, p. 453.
- GRÉGOIRE M. V. (1935): Les anomalies florales des *Primula* et la valeur du placenta central. Ann. Soc. Sci. Bruxelles. Ser. B, t. LV, p. 297.
- HAGERUP, O. (1933): Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd. X, 7.
- HAGERUP, O. (1934): Zur Abstammung einiger Angiospermen durch *Gnetales* und *Coniferae*. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd. XI, 4.



- JANCHEN, ERWIN (1932): Entwurf eines Stammbaumes der Blütenpflanzen nach Richard Wettstein. Oesterr. Botan. Zeitschrift. Bd. 81, Hf. 3.
- KRAFT, E. (1917): Experimentelle und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Caryophyllaceenblüten. Flora, NF, IX, S. 283. Jena.
- LANFER, K. (1932): Androgyne Zapfen, etc. Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges., Nr. 44, S. 351—357.
- LANFER, K. F. (1933): Weibl. Blüten der Coniferen etc., Diss., München.
- LÍSTER, G. (1883): On the Origin of the Placentas in the tribe *Alsinae* of the Order *Caryophylleae*. Linn. Soc. Journ. Bot. Vol. XX, p. 423 ff.
- MASTERS, M. T. (1886): Pflanzenteratologie übertragen von U. DAMMER, p. 354, 355; Figg. 179—180.
- NEWMAN, J. V. (1936): Ontogeny of the Angiospermic Carpel. Nature, Vol. 137.
- NEWMAN, J. V. (1936): Studies in Australian Acacias. VI. Proc. Linn. Soc. of New South Wales. LXI, 1—2, p. 56.
- PAX, F. (1927): Zur Phylogenie d. *Caryophyllaceae*. ENGLERS Bot. Jahrb. LXI, S. 223.
- PAYER, J. (1857): Traité d'organogénie végétale. Paris.
- PENZIG, O. (1921): Blütenteratologie, 2 Aufl., S. 136.
- ROHRBACH, P. (1868): Monographie der Gattung *Silene*. Inaug.-Diss., S. 30. Leipzig.
- SAUNDERS, E. R. (1932): On Carpel Polymorphism. V. Ann. of Bot. XLVI, S. 239—260.
- SCHAEFER, B. (1890): Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Placenten. Flora, LXXIII, p. 62.
- SCHMID, W. (1925): *Mesembr. pseudotruncatellum* etc. Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich. 70.
- STRASBURGER, E. (1879): Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena.
- THOMAS, H. H. (1934): The Nature and Origin of the Stigma. New Phyt., Bd. 33, p. 173.
- THOMPSON, J. M. (1927): A Study in advancing Gigantism with Staminal Sterility. *Lecythideae*. Publ. Hartley Bot. Laboratories, No. 4.
- THOMPSON, J. M. (1929): Studies in advancing Sterility, IV. The Legume. Publ. Hartley Bot. Laboratories, No. 6.

- THOMPSON, J. M. (1933): Studies in advancing Sterility, VI. The Theory of Scitaminean Flowering. Publications Hartley Bot. Laboratories. No. 11.
- TROLL, W. (1928): Zur Auffassung des parakarpen Gynoeceums und des coenocarpen Gynoeceums überhaupt. *Planta* VI, 255.
- TROLL, W. (1931): Beiträge zur Morphologie des Gynoeceums, I. Hydrocharitaceen. *Planta* XIV, 1.
- TROLL, W. (1932): Beiträge zur Morphologie des Gynoeceums, II. *Limnocharis* etc. *Planta* XVII, 454.
- TROLL, W. (1932): Morphologie der schildförmigen Blätter, I—II. *Planta*, Bd. 17, Hf. 2, p. 153.
- WETTSTEIN, R. VON (1933): Handbuch d. systematischen Botanik. IV. Aufl. Wien.
- WORSDELL, W. C. (1904): The Structure and Morphology of the Ovule. *Ann. of Bot.*, Vol. 18, p. 57.
- ZIMMERMANN, WALTER (1930): Die Phylogenie der Pflanzen. Jena.
-

## INHALT.

	Seite
1. Einleitung: Die Probleme .....	5
2. <i>Juniperus</i> .....	7
3. <i>Caryophyllaceae</i> .....	10
4. <i>Chenopodiaceae</i> .....	16
5. <i>Amaranthaceae</i> .....	17
6. <i>Phytolaccaceae</i> .....	19
7. <i>Nyctaginaceae</i> .....	21
8. <i>Aizoaceae</i> .....	23
9. <i>Cactaceae</i> .....	28
10. <i>Portulaccaceae</i> .....	34
11. Kritische Zusammenfassung .....	39
1. Plazenta und Karpellen .....	39
2. Die Samenanlagen .....	43
3. Phylogenie des Gynöceums .....	48
12. Resumé .....	53
13. Literatur .....	57



# BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

BIND X (KR. 23,25):

Kr. ø.

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930 .....	1.00
2. KOLDERUP ROSENVINGE, L.: The Reproduction of <i>Ahnfeltia Plicata</i> . 1931 .....	1.75
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an English Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsoles. Med 2 Tavler. 1932 .....	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932 .....	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koerneriella</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932 .....	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933 .....	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933 .....	3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotaliaceæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933 .....	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>coccomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933 .....	0.50

BIND XI (KR. 23,50):

1. ASMUSSEN, ERLING und LINDHARD, J.: Potentialschwankungen bei direkter Reizung von motorischen Endplatten. 1933 ....	1.50
2. LIND, J. Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar Micromycetes. 1934 .....	4.50
3. BOAS, J. E. V.: Über die verwandtschaftliche Stellung der Gattung <i>Antilocapra</i> und der Giraffiden zu den übrigen Wiederkäuern. Mit 3 Tafeln. 1934 .....	2.40
4. O. HAGERUP: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch <i>Gnetales</i> und <i>Coniferæ</i> . 1934 .....	3.20
5. JENSEN, AD. S.: The Sacred Animal of the God Set. 1934 .....	1.00
6. BØRGESEN, F.: Some Marine Algæ from the northern part of the Arabian Sea with remarks on their geographical distribution. With 2 Plates. 1934 .....	3.50
7. MORTENSEN, TH. et KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une Algue Cyanophycée, <i>Dactylococcopsis Echini</i> n. sp., parasite dans un Oursin. 1934 .....	0.70
8. GABRIELSEN, E. K. und LARSEN, POUL: Über den Kohlenstoffhaushalt der terrestrischen Halophyten. 1935 .....	2.20
9. HAGERUP, O.: Zur Periodizität im Laubwechsel der Moose. Mit 4 Tafeln. 1935 .....	4.50



Bind XII (Kr. 23,55):

	Kr.Ø.
1. JESSEN, KNUD: The Composition of the Forests in Northern Europe in Epipalæolithic Time. With the assistance of H. JO-NASSEN. With 3 Plates. 1935.....	3.75
2. BØRGESEN, F.: A list of Marine Algæ from Bombay. With 10 Plates. 1935.....	4.25
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches embryologiques sur les organes pariétaux chez certains reptiles. Avec 19 planches. 1935....	7.00
4. NIELSEN, NIELS: Eine Methode zur exakten Sedimentationsmessung. Studien über die Marschbildung auf der Halbinsel Skalling. Mit 16 Tafeln. 1935.....	5.50
5. BØRGESEN, F. and FRÉMY, P.: Marine Algæ from the Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria. IV. Cyanophyceæ. 1936.....	1.80
6. SCHMIDT, S., OERSKOV, J. et STEENBERG, ELSE: Immunisation active contre la peste aviaire. Avec 1 planche. 1936.....	1.25

Bind XIII (under Pressen):

1. BOYSEN JENSEN, P.: Über die Verteilung des Wuchsstoffes in Keimstengeln und Wurzeln während der phototropischen und geotropischen Krümmung. 1936.....	1.50
2. FRIDERICIA, LOUIS SIGURD and GUDJÓNSSON, SKULI V.: The Effect of Vitamin A Deficiency on the Rate of Growth of the Incisors of Albino Rats. 1936.....	1.00
3. JENSEN, AD. S.: Den kinesiske Uldhaandskrabbe ( <i>Eriocheir sinensis</i> M.-Edw.) i Danmark. Med 3 Tavler. Deutsche Zusammenfassung. 1936.....	1.50
4. KROGH, AUGUST and SPÄRCK, R.: On a new Bottom-Sampler for Investigation of the Micro Fauna of the Sea Bottom with Remarks on the Quantity and Significance of the Benthonic Micro Fauna. 1936.....	0.75
5. SPÄRCK, R.: On the Relation between Metabolism and Temperature in some Marine Lamellibranches, and its Zoogeographical Significance. 1936.....	1.50
6. HAGERUP, O.: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch <i>Gnetales</i> und <i>Coniferae</i> . II. <i>Centrospermae</i> . 1936.....	3.00