FLORA.

62. Jahrgang.

No. 17. **Regensburg, 11. Juni** **1879.**

Inhalt. Dr. Lad. Čelakovský: Zur Gymnospermie der Coniferen. — K. A. Henniger: Ueber Bastarderzeugung im Pflanzenreiche. (Fortsetzung.) — Personalnachrichten. — Einläufe zur Bibliothek und zum Herbar.

Zur Gymnospermie der *Coniferen*.

Von Dr. Lad. Čelakovský.

Durch die collegiale Freundlichkeit des Prof. Staatsrath Willkomm erhielt ich einen durchwachsenen Fichtenzapfen aus dem Glazer Revier bei Königswart in Böhmen zur Untersuchung und bin so in den Stand gesetzt worden, die von Dr. G. Stenzel vor drei Jahren publicirten teratologischen Beobachtungen[1]) aus Autopsie beurtheilen zu können. Prof. Willkomm hielt über diesen Fichtenzapfen zuvor einen Vortrag in einer der diesjährigen Sitzungen der kgl. böhm. Gesellschaft der Wissenschaften und hat auch eine mit Zeichnungen versehene Abhandlung über denselben an die kais. Leopold. Carol. Akademie eingesendet. Ohne seiner Darstellung irgendwie vorgreifen zu wollen, auf die ich demnach verweise, kann ich doch nicht umhin, die Ueberzeugung auszusprechen, die ich durch Beobachtung der genannten Zapfenabnormität gewonnen habe und die mit Stenzels Darlegungen im Wesentlichen conform ist. Ich habe dazu einen besonderen Grund, weil ich in meiner ersten Abhandlung über

[1]) Beobachtungen an durchwachsenen Fichtenzapfen. Mit 4 Tafeln. Nova Acta der Kais. Leop.-Carol. Akademie. Bd. 38. Nr. 3. 1876. — Siehe auch das Referat von Eichler in Flora 1876.

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0259-6

das pflanzliche Eichen im J. 1874 in dieser Zeitschrift gegen die Gymnospermie mich erklärt hatte, für welche ich nun in Folge besserer Einsicht Zeugniss ablege.

Die Rachis des durchwachsenen Fichtenzapfens, der in Rede steht, geht in einen terminalen Trieb aus, dessen Stengelglieder ziemlich verlängert, dessen Fruchtschuppen weit kleiner sind als am eigentlichen gedrungenen Zapfen und im Allgemeinen jene Uebergänge in Achselknospen zeigen, die Stenzel sehr klar beschrieben und abgebildet hat. Während jedoch dieser als äusserste Umbildung Knospen beobachtete, welche nur aus wenigen decussirten Blattpaaren bestanden, so besitzt die mir vorliegende durchwachsene Zapfenaxe nahe der Spitze einen dichten Kranz von recht grossen, reichblättrigen und mehrzeilig spiraligen Knospen. Ueber diesen stehen dann einige Umläufe von sterilen Nadelblättern und schliesslich eine viel- und spiralblättrige Terminalknospe aus gewimperten Niederblättern.

In allen Knospen waren die aus der Theilung der Fruchtschuppe hervorgegangenen Blätter, durch ihre abweichende harte, fast hornartige Textur und die wulstig aufgetriebene Basis kenntlich, als laterale Vorblätter vorhanden, in den obersten reichsten Knospen sogar nach vorn, nicht wie an den der Fruchtschuppe näheren Knospengebilden nach hinten, convergirend. Sie liegen daselbst theilweise noch den Schuppenblättern der Knospe in gewöhnlicher Weise seitlich an; in anderen jedoch wenden sich ihre vorderen (gegen das Deckblatt schauenden) Ränder von der Knospe weg nach auswärts, gleichsam sich umrollend, wobei sie in ihrer hinteren Hälfte immer noch mit der Innenseite der Knospe anliegen. So stehen denn besonders an den der Fruchtschuppe näheren Mittelformen die beiden Vorblätter gleich zwei Flügeln von der Knospe rechts und links ab.

Dass diese beiden, derart nach auswärts abstehenden Vorblätter mit denjenigen Rändern, welche an der reichblättrigen Knospe nach hinten schauen, verschmelzend die ganze Fruchtschuppe bilden, ist durch den Vergleich der Mittelbildungen ganz bestimmt und sicher festzustellen. Allerdings ist in manchen Uebergangsformen noch ein mittlerer ebenfalls hornartig ausgebildeter Lappen zwischen den beiden seitlichen Vorblättern sichtbar, der von einem vorderen oder häufig auch von mehreren verschmolzenen nach vorn stehenden Knospenblättern gebildet wird. Dieser Mittellappen tritt aber erst in der Abnormität auf, eben in Folge der fruchtschuppenartigen Umbildung weiterer

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0260-7

vorderer Knospenblätter, welche in der normalen Fruchtschuppe gar nicht ausgebildet sind.

Die Frage, ob die Knospe auf der inneren Seite der Fruchtschuppe auftritt, und die, ob die beiden Blätter, aus denen letztere besteht, mit den vorderen oder hinteren Rändern verwachsen, müssen gesondert beantwortet werden. Was die Ränder betrifft, welche zur Bildung der Fruchtschuppe mit einander verschmelzen, so ist Stenzel entschieden im Rechte gegen Caspary; es sind die beiden hinteren Ränder, welche verschmelzen, die vorderen sind ja nach aussen umgerollt und bilden die Ränder der ganzen Fruchtschuppe; diese kehrt ganz gewiss ihre morphologische Oberseite gegen das Deckblatt, ihre Unterseite gegen die Zapfenspindel, daher auch die von Van Tieghem zuerst erforschte Verkehrung der Gefässbündel. Die Stellung der Knospe zur Fruchtschuppe oder deren Halbirungsaequivalenten ist aber von untergeordneter Bedeutung, kann sich auch verschieden darstellen. Die beiden Vorblätter stehen ja eigentlich weder vorn noch hinten, sondern seitlich zur entwickelten Knospe. Wenn sie sich, während die Knospe verkümmert, hinten nähern und sogar zusammenstossen, so steht die übrige Knospe natürlich nach auswärts gegen das Deckblatt zu, wenn sie aber mit einem nach vorn stehenden Knospenblatt zu einer Schuppe mehr oder minder verschmelzen, so trifft man die letzten Reste der Knospe, namentlich ein hinteres Blättchen, auf der Innenseite der Schuppe, was auch Stenzel dargestellt hat.

Die Beschreibung, welche Strasburger von den durchwachsenen Zapfen der *Pinus Brunoniana* gegeben hat, ist, soweit sie das Thatsächliche betrifft, auch im Vergleiche mit den Erscheinungen des durchwachsenen Fichtenzapfens vollkommen richtig zu nennen, die Metamorphose der Achselknospe des Deckblattes zur Fruchtschuppe vollzieht sich offenbar bei beiden *Pinus*-Arten in ähnlicher Weise und ist von ähnlichen Gestaltbildungen begleitet. Allein Strasburger's Deutung der Abnormität ist von den Vorstellungen beeinflusst, welche sich dieser Forscher auf Grund der Entwicklungsgeschichte zurechtgelegt hatte. Er wiederholt ausdrücklich auf S. 166 seines Werkes über die Coniferen und Gnetaceen die entwicklungsgeschichtlichen Resultate, mit deren Hilfe er die Neubildungen zu beurtheilen unternimmt. Desshalb geht er auch von der noch ungetheilten Fruchtschuppe aus, die er als discoides Gebilde betrachtet, lässt sie sich spalten, die inneren Ränder der Theile sich verdoppeln u. s. w. Diese

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0261-3

Methode ist aber von Nachtheil für den Forscher selbst und für den Leser, der sich belehren lassen will; ersterer geht nicht unbefangen genug an die Untersuchung der Abnormität, für letzteren wird aber die Darstellung schwer verständlich. Von der Fruchtschuppe ausgehend stiess Strasburger auf eine Verdoppelung der (im Verhältniss zur anderen Fruchtschuppenhälfte) inneren Ränder der halben Fruchtschuppe — ein morphologisch unverständlicher Vorgang —; häufig komme aber nur ein Rand der Verdoppelung zur Entwickelung und wenn er der der Rachis zugekehrte ist, so entstehe der Anschein, als stände die Knospe auf der Aussenseite der Schuppe, doch könne diese Stellung auch daher rühren, dass die beiden durch einfache Spaltung der Fruchtschuppe (ohne Verdoppelung der Ränder) entstandenen Lappen ihre inneren Ränder nach der Rachis zu drehen. Geht man dagegen umgekehrt von der normalen Achselknospe des Zapfendeckblattes aus, so findet man, dass sich durch verschiedene Mittelstufen verfolgbar die vorderen Ränder der Vorblätter nach auswärts drehen, ein Vorgang, für den Strasburger nach seiner Methode eine doppelte Deutung gibt, während die eine entgegengesetzte vollständig genügt; man hat keinen Anlass, eine sonderbare Ränderverdoppelung in seine Deutung aufzunehmen, sondern sieht nur eine Verschmelzung der lateralen Vorblätter untereinander und mit anderen Blättern der Achselknospe.

Darum hat Stenzel gewiss den richtigen umgekehrten Weg eingeschlagen, indem er ohne entwicklungsgeschichtliche Voraussetzungen mit der morphologisch klar verständlichen Achselknospe begann und von hier aus die Veränderungen bis zur Bildung der Fruchtschuppe verfolgte. Seine Arbeit ist eine vortreffliche „Vergrünungsgeschichte“ des Fichtenzapfens, seine Methode ist dieselbe, welche ich zum Zwecke der richtigen Deutung des Ovulums mehrfach in Anwendung gebracht habe und welche allein im Stande ist, uns die morphologische Natur eines bis zur Unkenntlichkeit metamorphosirten Organes zu enthüllen. Auch phylogenetisch genommen, ist das der richtigste Weg, denn gewiss ist die Fruchtschuppe aus der Knospe (und das Ovulum aus dem sporangientragenden Ovularblättchen) durch Metamorphose und Reduction hervorgegangen und nicht umgekehrt.

Die Ursache der Drehung, welche die beiden lateralen Vorblätter der Achselknospe zum Behufe der Fruchtschuppenbildung

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0262-8

erfahren, ist aber ohne Zweifel die Reduction der Knospe auf die zwei Blätter, also auf zwei Sprossglieder, welche, indem sie ein blattbildendes Axencentrum entbehren, ihre Abhängigkeit vom Mutterblatte dadurch kundgeben, dass sie ihre morphologische Oberseite gegen die Oberseite ihres Tragblattes kehren. Das Gesetz der Spreitenverkehrung gilt hier ebenso für die in der Fruchtschuppe enthaltenen beiden Sprossglieder, wie sonst für blosse blattartige Dependenzen oder Emersionen (Emergenzen A. Braun) der Blattfläche, womit auch die gleiche Stellung der Gefässbündel in der Fruchtschuppe wie in wahren Emersionen zusammenhängt. Diese Analogie von beiderlei Gebilden hat Sachs bestimmt, die Fruchtschuppe für eine placentale Emersion des Deckblattes zu halten; aber jene Analogie ist doch keine vollständige Homologie, wie das die Zapfendurchwachsungen unwiderleglich beweisen.

Ich bespreche die abweichenden Auffassungen der Fruchtschuppe bei Strasburger und Sachs nur in der wohlgemeinten Absicht, um es klar zu machen, woher die so verschiedenartigen Deutungen von Seite verschiedener ausgezeichneter Botaniker stammen, und um alle Missverständnisse zu beseitigen. Ich muss es rühmend hervorheben, dass Strasburger zum Unterschiede von vielen anderen Ontogenetikern die Bildungsabweichungen nicht verschmäht oder geringschätzt; doch hatte er ihre volle Bedeutung noch nicht erkannt, da er sie nur im Hinblick auf die Entwicklungsgeschichte zu deuten strebte. So kam es, dass er trotz den Bildungsabweichungen die wahre Natur der *Abietineen*-Fruchtschuppe ebenso wie die des Eichens verkennen musste. So wie er das Verhältniss der Entwicklungsgeschichte zu den Abnormitäten auffasste, wären letztere denn doch für das morphologische Verständniss überflüssig, ja sogar in manchen Fällen ein Hinderniss desselben, welches durch eine mehr oder weniger gewaltsame Anpassung an die aus der Entwicklungsgeschichte geschöpfte Deutung hinweggeräumt werden müsste. Aehnlich lehrte Schleiden, die Bildungsabweichungen müssten selbst erst durch die normale Entwicklungsgeschichte aufgeklärt werden, nicht aber könnten sie das Verständniss der letzteren fördern. Dagegen hat sich bei mir immer mehr die Ueberzeugung befestigt, dass vielmehr die Entwicklungsgeschichte, an sich oft wenig klar und nicht unzweideutig, oft erst durch die Bildungsabweichungen dem richtigen Verständniss zugeführt werden könne.

Universität Regensburg UNIVERSITÄTSBIBLIOTHEK urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0263-4

Die durchwachsenen Fichtenzapfen lassen denn auch auf das Bestimmteste erkennen, dass die Fruchtschuppe durchaus nichts Discoidales an sich hat. Ein vergleichendes Studium der verschiedenen Mittelformen lehrt, dass die zwei lateralen Knospenblätter, die zwei flügelartig von der Hauptknospe abstehenden Spaltungsprodukte der Fruchtschuppe und endlich die ganze, noch ungetheilte, aber häufig an der Spitze 2-zähnig ausgerandete Fruchtschuppe ganz und gar homologe Dinge sind. Die lateralen Knospenblätter besitzen im unteren Theile Niederblattcharakter, mehr weniger gewimperten, öfter jederseits oder einerseits einöhrigen Rand, im oberen Theile zeigen sie allmählich die Beschaffenheit der Nadel, indem sie aussen einen mittleren Kiel bekommen und 3-kantig werden. Strasburger kann freilich nicht bestreiten, dass die lateralen Schuppen wirklich Vorblätter der Knospe sind, er glaubt aber, sie träten in der Abnormität erst mit der „Verdoppelung der inneren Ränder" der halben Fruchtschuppen auf, und hält sie für ganz verschieden von der normalen Fruchtschuppe. Ich muss aber Stenzel unbedingt darin beistimmen, dass Fruchtschuppe und Vorblätter der Knospe identisch sind und ein discoidaler Auswuchs der Achse neben den Vorblättern bestimmt nicht existirt. Aus der Betrachtung der Abnormitäten allein könnte Niemand auf einen Discus verfallen; dieser ist ein Kind der Entwicklungsgeschichte.

Was nun die wichtige Frage nach der Stellung der Ovula auf der Fruchtschuppe, resp. auf den beiden Vorblättern der Knospe betrifft, so zeigen die abnormen Bildungen ganz evident, dass die Ovula auf der Rückseite oder Unterseite der Vorblätter entspringen. Strasburger hat das selbst auch schon gesehen, allein er meinte, diese Stellung werde scheinbar dadurch hervorgebracht, dass jede halbe Fruchtschuppe ihren inneren Rand gegen die Rachis rolle. Da jedoch umgekehrt die beiden Vorblätter ihre vorderen Ränder seitlich auswärts drehen, so ist die Stellung der Ovula auf ihrer Rückseite nicht bloss scheinbar, sondern in Wahrheit so beschaffen.

Zwar glaubte ich anfangs annehmen zu können, dass diese rückseitige Stellung durch ein Umbiegen des äusseren Randes stattfinde, und schloss diess daraus, dass sowohl die flügelförmig abstehenden getrennten Vorblätter diesen Rand häufig ganz nach der Rückseite herumrollen, als auch die ganze Fruchtschuppe aus dem oberen Theile des dichten Zapfens häufig einen

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0264-0

Lappen ihrer beiden Ränder nach innen gerollt und sogar der Innenseite (resp. Rückseite) fest angewachsen zeigt. Allein die genauere Untersuchung zeigte, dass die noch ganz deutliche Anlage des Eichens in der rinnenförmigen Vertiefung zwischen diesem umgerollten Rande und der Mediane der ganzen Fruchtschuppe liegt.

Die rückenständige Lage des Ovulum auf dem Knospenvorblatt beweist, dasselbe könne unmöglich ein Achselspross des Vorblattes sein. Damit aber entfällt ein Hauptgrund, wesshalb das Eichen für eine Blüthe gehalten worden ist. Eine Blüthenknospe aus der Rückseite des Tragblattes ist so ganz gegen alle Analogie bei allen Gefässpflanzen, dass sie jedermann als ganz unwahrscheinlich abweisen wird. Das Argument Strasburger's, dass wohl auch einmal Blüthenknospen auf Blättern gefunden werden könnten, da blattbürtige Samenknospen ganz allgemein, beide aber zuletzt Knospen sind, kann ich natürlich noch weniger gelten lassen als Stenzel, welcher doch die Knospennatur der Ovula zugibt. Dazu kommt dann noch die Stellung der Eichen bei *Cycas*, die der Stellung einer seitlichen Blattfieder entspricht. Wenn ich vordem der Ansicht war, sie könnten trotzdem auch Blüthenknospen sein, weil blattbürtige Knospen allerdings auch sonst, namentlich bei den Farnen vorkommen, so stützte ich mich dabei doch auf den Vergleich mit den *Coniferen*, zumal den *Abietineen*, die mir (sowie auch A. Braun, Strasburger, Eichler) der Entwicklungsgeschichte nach in der Achsel des Deckblattes eine 2-blüthige Inflorescenz zu besitzen schienen, wobei ich aber nicht mit Braun und Eichler Blüthe und Ovulum identifiziren konnte. Nachdem jene Stütze durch die abnormen Zapfenbildungen für gänzlich hinfällig erkannt ist, so entfällt für mich jeder Grund zu zweifeln, dass die Ovula der *Cycadeen* wirklich nur Ovula sind.

Ein Umstand fällt noch recht schwer in die Wagschale zu Gunsten der Ovulartheorie und Gymnospermie bei den *Coniferen*, nämlich der, dass die Ovula in den rückschreitenden Metamorphosen, so viel ihrer bisher beobachtet worden sind, niemals zu Sprossen auswachsen, sondern mit dem Beginne des morphologischen Rückschrittes zu schwinden anfangen. An den ungetheilten Fruchtschuppen finden sich, wie bemerkt, noch Eichenanlagen, die zwar angelegt aber nicht weiter entwickelt worden sind: ein glänzender, etwas wulstig gerunzelter Höcker, wohl die Nucleusanlage, umgeben und bedeckt von einer häutigen

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0265-6

Kreisfalte als Anlage des Integumentes. In fortgeschrittenen Rückbildungen der Fruchtschuppe in die Knospe werden die Höcker, welche die Lage des Eichens haben, immer undeutlicher und schwinden an den lateralen Vorblättern zuletzt gänzlich. Wären die Ovula Blüthenknospen, so müsste man erwarten, dass sie wenigstens zeitweilig ebenso vegetativ sich ausbilden, wie die Fruchtschuppenknospe. Selbst Ovular-Blattzipfel sollten sich doch dann und wann als randständige Lappen ausbilden. Da dies Alles nicht geschieht, so sind die Ovula als Emersionen (Emergenzen Braun's) der Rückseite ihres Fruchtblattes zu betrachten, ähnlich den Indusien und Sori der Farne. Die analogen Ovularemersionen aus der Oberseite der Fruchtblätter der Angiospermen (z. B. bei *Papaver*) schwinden ebenfalls, ohne jemals anderweitige Aequivalente zu hinterlassen.

Das ersatzlose Schwinden der Ovula bemühte sich Strasburger damit zu erklären und als Einwand gegen seine Auffassung zu entkräften, dass er sagte, die Ovula (bei ihm Blüthen) schwänden desshalb, weil in der Achsel ihrer Tragblätter normal keine vegetativen Knospen angelegt und ausgebildet werden. Gegen den Einwand, dass dann überhaupt die Blüthenmetamorphose einer vegetativ nie existirenden Knospe nicht möglich wäre, hielt er die phylogenetische Hypothese entgegen, dass bei den Vorfahren allerdings derartige Achselknospen existiren mussten, die nun als vegetative Knospen geschwunden sind und nur in der Blüthenmetamorphose sich bilden. Dies Alles verliert aber jeden Schein von Giltigkeit, nachdem die Ovula gar nicht in der Achsel ihrer Tragblätter entstehen. Man müsste also annehmen, die Vorfahren der *Coniferen* besassen wie viele Farne blattbürtige Adventivknospen, die sich bei den *Coniferen* nur in der reproductiven Sphäre erhalten haben. Aber auch mit dieser Hypothese liesse sich zwar vorstellen, wesshalb in völlig vegetativ gewordenen Zapfentrieben keine blattbürtigen Knospen mehr gefunden werden, aber keineswegs erklärt sich damit das Fehlen solcher vegetativer Knospen in den Uebergangsformen.

(Schluss folgt.)

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0266-2

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1879

Band/Volume: 62

Autor(en)/Author(s): Celakovsky Ladislav Josef

Artikel/Article: Zur Gymnospermie der Coniferen 257-264