ÜBER DIE MORPHOLOGISCHE DEUTUNG DES FICHTENZAPFENS AUF GRUND EINES FERTILISATIONSFALLES

VILJO KUJALA

KUUSEN KÄVYN MORFOLOGISESTA TULKINNASTA ERÄÄN FERTILISOITUMISTAPAUKSEN PERUSTEELLA

SELOSTUS

HELSINKI 1942
SUOMALAISEN KIRJALLISUUDEN SEURAN KIRJAPAINON OY.

Über die morphologische Deutung des Fichtenzapfens auf Grund eines Fertilisationsfalles.

Früh im Jahre 1938 erhielt ich von Oberforstmeister A. Sandman neben anderen Proben auch den eigentümlich gestalteten Wipfel einer kleinen Fichte (*Picea excelsa* [Lam.] Lk.) von der zum Versuchsrevier Punkaharju gehörenden Insel Laukonsaari zur Untersuchung zugesandt. Die Eigentümlichkeit dieses Gebildes besteht darin,dass sich an der Hauptachse des Baumes zwei anormale Zapfengebilde entwickelt haben, m.a.W., die Hauptachse selbst hat sich an zwei Stellen auf einer bestimmten Strecke gleichsam zu einem Zapfen umgebildet. Diese Missbildung, die in unserer Abb. 1 wiedergegeben ist, verdient hier im Lichte der bekannten Zapfentheorien genauer beschrieben und erörtert zu werden.

Ehe ich zu der Analysierung dieses besonderen Falles schreite, wird es nötig, als Hintergrund für die Darstellung die wichtigsten heute vorliegenden morphologischen Deutungen des Zapfens in das Gedächtnis zurückzurufen.

Wie bekannt, befinden sich an der Zapfenachse zweierlei Schuppen: Deckschuppen und Zapfenschuppen. Jene entwickeln sich im Anfang rasch und übertreffen in der Zapfenanlage die letzteren an Länge, bleiben aber im Wachstum bald stehen und sind im ausgewachsenen Fichtenzapfen schliesslich nur noch als unbedeutende häutige Schuppe an der Unterseite des Zapfenschuppengrundes vorhanden. An der Oberseite der letzteren befinden sich wiederum die zwei geflügelten Samen.

Was sind die Deck- und die Zapfenschuppen morphologisch?

Nach der Auffassung der meisten Forscher (Braun, Örsted, Caspary, Stenzel, Wettstein u.a.) entsprechen die Deckschuppen den an der Sprossachse sitzenden Blättern. Die eigentlichen Zapfenschuppen haben sich ihrer Auffassung gemäss als das Verwachsungsprodukt zweier der in der Achsel der Deckschuppe sitzenden Knospe zugehörenden Blätter gebildet. Verschiedene Ansichten sind darüber geäussert worden, längs welchen Rändern die beiden Schup-

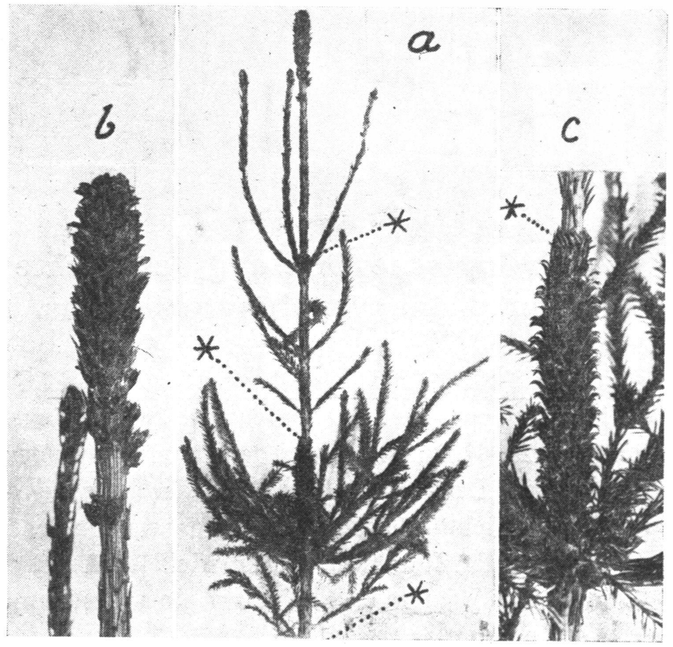

Abb. 1 Der Wipfel einer etwa 1.5 m hohen Fichte (a). Man bemerkt an der Sprossachse zwei Zapfengebilde, das eine ganz an der Spitze, das andere oberhalb einer dichten Astanhäufung am dritten Jahrestrieb von der Spitze gerechnet. b = das obere, c = das untere Zapfengebilde in Sonderansicht; * Grenze der Jahrestriebe.

penblätter miteinander zusammengewachsen sind. In der Zapfenschuppe liegt nämlich der Siebteil nach oben, während er sich im gewöhnlichen Blatt auf der Unterseite befindet. Man müsste darum anzunehmen,dass sich die Blätter zuerst um 180° gedreht haben und danach längs ihren Aussenrändern zusammengewachsen sind (Stenzel, Willkomm). Andere Forscher (Braun, Caspary) haben angenommen, dass die Verwachsung trotz allem auf der der Deckschuppe zugekehrten Seite stattgefunden hat, oder dass die Schuppenanlage unpaar ist und sich schon von Anfang an in ihrer endgültigen Lage, also der Siebteil der Zapfenachse zugekehrt, befunden hat (van Tieghem 1869). Strasburger hat seinerzeit die Ansicht vertreten, dass die Zapfenschuppe Sprossteilen und nicht Blättern entspräche. Nach diesen Forschern trüge der Zapfen in seiner Gänze den Charakter eines verzweigten Sprosses und wäre demnach eher einem Blütenstand als einer Blüte an die Seite zu stellen.

Sachs hat die Auffassung geäussert, dass die Zapfenschuppe lediglich einen Anhang der Deckschuppe darstelle und also nicht einem selb-

ständigen Blatt oder ihrer mehreren entspreche. Zu diesem Schlusse kommt er von der Beobachtung ausgehend, dass die Zapfen- und die Deckschuppe am Grunde zusammengewachsen sind, sowie zweitens auf Grund dessen, dass ja ein Blatt nicht in der Achsel eines anderen stehen kann. Auch die Zapfenschuppe gehörte demnach der Zapfenachse und nicht einer Seitenknospe an und der Zapfen wäre somit in seiner Gänze als einer Blüte und nicht einem Blütenstand homolog aufzufassen.

Auch Eichler hat zwar in der Achsel der Deckschuppe eine Knospe festgestellt, dennoch spricht auch er die Zapfenschuppe als einen Teil der Deckschuppe an. Die Knospe wäre nach ihm die Achselknospe eines in drei Lappen aufgeteilten Blattes. »Ohne jene Abnormitäten wäre sicher niemand auf den Gedanken gekommen, die Fruchtschuppen der Abietineen für ein zusammengesetztes Organ zu behalten, und es wären uns dann auch die complizierten Theorien, wenigstens theilweise, erspart geblieben, welche so lange Zeit das Verständnis des Blüthenbaues eines der wichtigsten Pflanzengruppen verdunkelt haben», schliesst Eichler seine Darstellung.

Auch Delfino sieht die Zapfenschuppe nicht als ein getrenntes Gebilde an, sondern äussert die Auffassung, dass es sich um ein dreilappiges Blatt handele, dessen Mittellappen sich zur Deckschuppe umbildet, während die Seitenlappen miteinander zur Zapfenschuppe verwachsen. Dieser Hypothese schliesst sich auch Penzig an.

In Finnland hat sich Rainio (1927) auf Grund von Intersexualfällen bei der Kiefer mit den Zapfentheorien beschäftigt. Er ist dabei zu der Auffassung gekommen, dass die Deck- und die Zapfenschuppe, wie es die Blütentheorien von Delfino und anderen voraussetzen, Teile ein und desselben Organs sind, zieht aber gleichzeitig einen weittragenden Schluss bei der Annahme, dass die Deck- und die Zapfenschuppe zusammen dem Fruchtblatt der Angiospermen entsprächen. Zu dieser Auffassung ist Rainio hauptsächlich durch zwei Umstände gelenkt worden. Einmal entstehen bei Intersexualfällen, wo sich der Zapfen zweigeschlechtlich, also ebenfalls zu einem pollenerzeugenden Organ ausbildet, Pollenkammern nur an der Deckschuppe, Samenanlagen nur an der Zapfenschuppe (vgl. Rainio 1926). Zweitens sind auch bei den Angiospermen sowohl im Staubblatt als im Fruchtblatt zwei Teile zusammengewachsen: ein paariger Staubblatteil und ein paariger Fruchtblatteil, von denen also normalerweise beim Fruchtblatt die Staubblatteile und beim Staubblatt die Fruchtblatteile unentwickelt bleiben, während in Fällen von Intersexualität diese beiden, verschiedengeschlechtigen Teile gleichzeitig fertil, ja, sogar in vier

selbständige Lappen aufgeteilt sein können. Vergleicht man diese Verhältnisse bei den Gymnospermen und den Angiospermen, so erscheint die von Rainio vorgenommene Koordination, nach welcher die Deckschuppe dem männlichen Teil, die Zapfenschuppe wiederum dem weiblichen Teil im Fruchtblatt bzw. im Staubblatt der Angiospermen entspräche, gewiss verlockend. Die Auffassung Rainios wird weiterhin durch den Umstand gestützt, dass die Zapfen in Fällen intersexualer Zapfensucht unmittelbar in den Blattwinkeln der Hauptachse sitzen und eine männliche Blüte demnach über eine Reihe von Zwischenformen einem Zapfen entspräche.

Weiter mögen noch die an Hand paläontologischer Befunde unternommenen Versuche zur Klärung der Zapfenfrage, die ja in der Systematik der Gymnospermen eine so überaus wichtige Stellung eingenommen hat, erwähnt werden. Diesbezüglich sei aus der letzteren Zeit die i.J. 1936 erschienene Untersuchung von Stefanoff genannt. Stefanoff hebt hervor, dass das vegetative und das fruktifikative Organsystem der Pflanzen phylogenetisch gleich alt und in ihrer Entwicklung wohl kaum aneinander gebunden sind; m.a.W., die Entwicklung der Blütenorgane der Pflanzen kann sich ganz unabhängig von derjenigen ihrer grünen Teile abgespielt haben können, die Koordination der Staub- sowie der Fruchtblätter mit den grünen Laubblättern entbehre daher jeglichen Grundes. Die Morphologie des fruktifikativen und des vegetativen Organsystems müssten daher unabhängig voneinander und auf paläontologischer Grundlage studiert werden. Hierzu ergeben sich Möglichkeiten insbesondere bei den zumal in letzter Zeit eingehender geklärten uralten silurischen und devonischen *Psilophytales*-Formen, den primitivsten bekannten Gefässpflanzen. Diese hatten noch weder Blätter noch Wurzeln, sondern besassen lediglich einen dichotomisch verzweigten prothalliumartigen Stamm, ein Thelom, an dessen Spitzen sich die dickwandigen Sporangien bildeten. Die Blätter der Gefässpflanzen sind nach Stefanoff und einigen anderen Forschern aus den Thelomzweigen oder Zweiggruppen durch gegenseitige Verschmelzung hervorgegangen. Nur so haben die Sporangien von den Thelomspitzen auf die Blätter übergehen können. Die Blätter der Farne und Cycadinen, ebenso diejenigen von *Ginkgo* und den Nadelbäumen sind gerade solche Thelomverschmelzungen. Bei einer derartigen Herleitung des Blattes können ähnliche Verschmelzungen auch zwischen Achsenteilen und Blättern und damit auch zwischen Teilen benachbarter Sprossverzweigungen wohl für möglich gehalten werden; die Grenze zwischen Blatt und Stamm, Stützblatt und Achselknospe sänke demnach zu einer untergeordneten

Bedeutung herab. Dadurch eröffnen sich neue Möglichkeiten auch für die morphologische Deutung der einzelnen Teile des Zapfens. Stefanoff hält auch seinen Gedanken für revolutionierend. Er kommt übrigens bei seinen Überlegungen zu einem ziemlich ähnlichen Endresultat wie Rainio. Er homologisiert die Zapfenschuppe und die anschliessende Deckschuppe der Koniferen ganz wie Rainio mit dem Fruchtblatt der Angiospermen. Bei der Untersuchung der Leitungsstränge im Fruchtblatt von *Helleborus* kommt er nämlich zu einem ähnlichen Ergebnis bezüglich der Zweiteiligkeit des Angiospermenfruchtblattes wie Rainio auf Grund der Intersexualfälle und zieht — ganz in Unkenntnis der Arbeiten Rainios — aus seinen Befunden ganz ähnliche Schlüsse wie dieser.

Es verdient in diesem Zusammenhang erwähnt zu werden, dass die Thelomhypothese Stefanoffs gewissermassen auch bei Goebel eine Stütze findet. Nach Goebel sind allerdings die Deck- und die Zapfenschuppe aus verschiedenen Blättern hervorgegangen, von irgendeiner Seitenknospe ist aber nicht die Rede. Er schreibt (1923, III, p. 1750): »— — — wir können gar nicht wissen, ob die Blütenbildung bei den Coniferen nicht aus einer Zeit stammt, in welcher Blatt und Sprossachse weniger scharf von einander geschieden waren als jetzt, und ob z.B. der Satz, dass ein 'Blatt' nicht in der Achsel eines anderen stehen kann, auch für Blütenformen, wie wir sie bei fossilen Gymnospermen finden, zutrifft.» — Möglicherweise haben Goebel dabei ähnliche Thelome wie Stefanoff vorgeschwebt.

Diese neuen, auf die *Psilophytales* basierenden Deutungen können mit ihren weitläufigen Erklärungsmöglichkeiten wohl verlockend erscheinen. Solche Deutungen können aber ebenso leicht auch wohlfeil werden. Es kann in ihnen die Bedeutung der Tatsache unterschätzt werden, dass sämtliche Zellen der Pflanze — abgesehen von gewissen Ausnahmen — potentiell gleichwertig, mit den gleichen Genen und Kräften geladen sind, sowie dass der Spross einer Pflanze auch sonst durchweg aus homonomen Teilen aufgebaut ist. Der Vegetationspunkt, der die Einzelentwicklung der Pflanze leitet, erzeugt ein Zellgewebe, aus welchem sich als homonome Teile abwechselnd Internodien und Knoten mit zugehörigen Seitenorganen — Blättern und Achselknospen — herausdifferenzieren, und irgendetwas anderes scheint aus ihm zunächst auch gar nicht hervorgehen zu können. In die gleiche Reihe gehören auch die verschiedenen Teile des Blütensprosses und der Blüte: die Kelchblätter, Kronblätter, Staubblätter und Fruchtblätter. Sie können nicht gerne ursprünglich was anderes sein, als es die Seitenorgane der unteren Knoten sind. Wenn insbesondere die Blüten-

blätter sehr verschiedengestaltig und von den Laubblättern abweichend beschaffen sind, so hängt dies von einer später eingetretenen Differenzierung ab, davon, dass bestimmte, die Weiterentwicklung der Anlage hemmende oder in ihr auf eine besondere Art wirkende Gene nur unter Verhältnissen und bei speziellen Korrelationen, die einem bestimmten Allgemeinzustand der Pflanze entsprechen, Wirkungskraft erhalten, und nicht etwa davon, dass die Anlagen der Blütenblätter etwas anderes als gewöhnliche Blattanlagen wären. Dafür bilden die häufigen Vergrünungserscheinungen der Blütenblätter, wo sich also Staub- und Fruchtblätter zu gewöhnlichen grünen Laubblättern umbilden, einen hinreichend überzeugenden Beweis. Es kann natürlich nicht angenommen werden, dass die Laubblätter etwa phylogenetisch älter als die Blütenblätter vären — das Grün des Blattes und seine Fertilität sind offenbar gleich alte Grundeigenschaften bei ihm. So viel darf man aber annehmen, dass diese Eigenschaften früher allen Blättern gleichzeitig und gemeinsam eigen gewesen sind, wie dies mitunter auch heute noch bei vielen Farnen vorkommt, sowie dass es sich dabei um eine phylogenetisch primitive Eigenschaft handelt. Die Annahme, dass sich die Blätter, wie u.a. Stefanoff darlegt, aus Thelomen gebildet hätten, scheint dagegen schlecht auf das allgemeine bauliche und ontogenetische Schema der Gefässpflanzen einzupassen und wirkt daher wenig glaubhaft.

Es ist indessen nicht unsere Absicht, die über den Ursprung des Zapfens vorgebrachten Hypothesen hier weitläufiger zu erörtern. Das Obige dürfte als Hintergrund für die nachfolgende Darstellung des jetzt vorliegenden Sonderfalles wohl genügen, und zugleich erinnert es uns daran, dass wir es hier mit einer Frage zu tun haben, die schon lange zu den vieldiskutierten und schwerlöslichen Problemen der Morphologie gehört hat.

Die eingangs erwähnte, mir zur Untersuchung übersandte Probe, deren Totalansicht in unserer Abb. 1 wiedergegeben ist, entstammt dem Wipfel einer etwa 1.5 m hohen, auf einer Pflanzungsfläche aufgewachsenen Fichtenpflanze und umfasst die drei obersten Jahrestriebe mitsamt deren Verzweigungen. Die Stellen der Überwinterungsknospen sind mit einem Sternchen bezeichnet. Irgendwelche Anzeichen von Krankheitsbefall wurden beim Baum nicht beobachtet, abgesehen von ein paar *Chermes*-Gallen, die hier offenbar von keiner Bedeutung sind. Im oberen Teil zweier Jahrestriebe gewahrt man eine Anhäufung von harten Schuppen, die beim ersten Hinsehen den Gedanken sofort auf Zapfenschuppen bringen und uns dadurch auch in der Tat berechtigen, jene Teile der Jahrestriebe als eine

Art von Zapfen aufzufassen. Weiter wird die Aufmerksamkeit auf die unterhalb des unteren Zapfengebildes befindliche zusammengedrängte Astgruppe gelenkt.

Terminale, an der Sprossachse befindliche Zapfen sind bei der Fichte auch schon früher festgestellt worden, und Th. Fries hat jenen Missbildungen sogar einen wissenschaftlichen Namen: monstrositas acrocona, gegeben. Die von ihm beschriebenen Zapfen weichen indessen nicht dermassen stark wie die vorliegenden vom normalen Zapfen ab.

Untersucht man den »Zapfen» am Ende der Sprossachse näher, so sieht man, dass ihm als Bestandteile 1:o an der Sprossachse inserierte gewöhnliche Nadeln und 2:o in der Achsel einer jeden Nadel entweder eine Knospe oder anstelle dieser im Spitzenteil des Zapfens gebräunte und verhärtete Schuppen angehören. Jene Knospen hätten im folgenden Jahre normal austreiben können.

Der zweite Jahrestrieb von der Spitze gerechnet lässt nichts vom Gewöhnlichen abweichendes erkennen.

Das Zapfengebilde des dritten Jahrestriebes befindet sich ebenfalls ganz am oberen Ende desselben und ist in der gleichen Weise wie vorhin aus normalen Nadeln und in deren Achseln sitzenden eigentümlichen Schuppen aufgebaut. Ein Unterschied ergibt sich hauptsächlich nur darin, dass hier die Knospen des Zapfengrundes bereits zu einem dichten Astbüschel ausgetrieben sind. Die Zapfenschuppen sind bei diesem Zapfen ihres grösseren Alters wegen dunkler, aber die Nadeln, in deren Achseln sie stehen, sind wie alle anderen Nadeln des gleichen Jahrestriebes noch völlig frisch und grün.

Besondere Aufmerksamkeit erregen hier natürlich jene erwähnten Schuppengebilde. Ein Teil von ihnen scheint einer gewöhnlichen Zapfenschuppe gleichzukommen, ein anderer Teil hinwieder ist in mehrere, an der Spitze grüne Lappen aufgespalten; diese Schuppenformen scheinen durch eine Reihe von Zwischenformen ineinander überzugehen. Gleich beim ersten Blick hat es den Anschein, als handele es sich um eine allmähliche Umwandlung der in den Achseln der Deckschuppen sitzenden Knospen zu Zapfenschuppen. Insofern schiene also die alte Blütenstandstheorie wirklich stich zu halten.

Wir unterziehen jedoch jene Knospen und die ihnen entsprechenden Schuppen einer näheren Betrachtung. Als Ausgangspunkt für den Vergleich ist eine gewöhnliche Achselknospe der Fichte zu wählen. Die Blattstellungsfolge in ihr ist die folgende (Abb. 2).

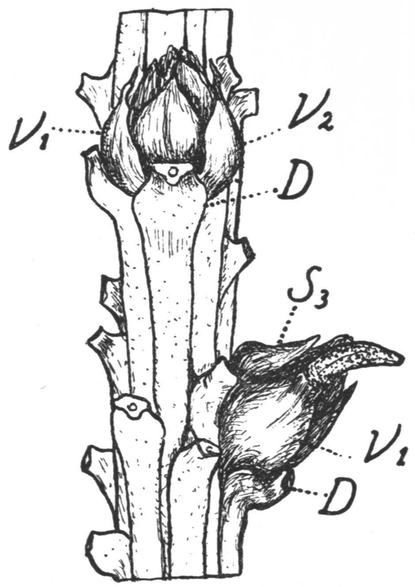

Abb. 2. Stück eines normalen Fichtenzweiges, dem die Nadeln abgefallen sind. In der Achsel zweier Nadeln (D) je eine Knospe mit den lateralen Vorblättern (V_1 und V_2) und einer dritten, median hinten gelegenen Schuppe (S_3). Jede Schuppe entspricht morphologisch der an der Sprossoberfläche zurückbleibenden Blattbasis.

Das Stützblatt (D)
1 und 2. Ein Vorblatt (V) zu beiden Seiten der Knospe
3. Blatt median hinten
4. Blatt median vorn
5. Blatt rechts hinten
6. Blatt links hinten
7. Blatt rechts vorn
8. Blatt rechts hinten; usf.

Von diesen scheint insbesondere das vierte, median vorn gelegene Blatt Schwankungen ausgesetzt zu sein. Mitunter scheint es sich zu erweitern und sich mehr oder minder vollständig in zwei Teile aufzuspalten, bei kräftigen End- u.a. Trieben befinden sich an seiner Stelle zwei Schuppen (Abb. 3), wie es scheint, als Folge einer Linksverschiebung des 4. Blattes. Wie sich später herausstellen wird, ist das Auftreten eines Blattpaars an dieser Stelle ein beachtenswerter Zug. Noch sei erwähnt, dass sich oft auch an der Spitze der Vorblätter ein kleiner grüner, hinfälliger Nadelteil befindet. Bei sehr kräftigen Knospen können auch mehrere von den anderen Knospenschuppen mit einem solchen versehen sein, meistens fehlter aber gänzlich und die Knospenschuppe hat sich lediglich aus dem basalen Blatteil gebildet, der auch beim normalen Blatt aus hartem, braunem Zellgewebe besteht, das beim Abfallen des Blattes an der Oberfläche des Sprosses zurückbleibt.

Die im oberen Teil des Zapfengebildes befindlichen Knospen sind von dieser Normalknospe bald mehr, bald weniger abweichend gestaltet. Einige von ihnen sind in Abb. 4 u. 5 dargestellt.

Die an der Sprossachse inserierten Stützblätter der Knospen (D) behalten sich in sämtlichen Fällen unverändert als grüne, mit einem abfallenden Nadelteil versehene Blätter bei. Dagegen ändern die Vorblätter (V) und das vorn zwischen ihnen stehende Blatt zuerst und am meisten Form. In dem

in Abb. 4 A dargestellten Fall sind die Vorblätter fast den gewöhnlichen Nadelblättern gleich, also unverändert. Desgleichen ist das median hinten gelegene 3. Blatt noch mit einem Nadelteil ausgerüstet. Dagegen hat sich das median vorn befindliche 4. Blatt in zwei Lappen mit schwach vergrünter, aber dennoch eines eigentlichen Nadelteiles entbehrender Spitze gespalten. Die inneren Knospenschuppen sind sogut wie normalen Knospenschuppen gleich. — In Abb. 4 B ist bei den Vorblättern kein abffallender Nadelteil vorhanden, die Spitze aber ist noch grün. Grüne Spitzen sind auch an manchen der untersten Knospenschuppen sichtbar. — In Abb. 4 C haben sich die lateralen Vorblätter weiter zu platten, einigermassen lappig gezähnten harten Schuppen umgewandelt. Besondere Aufmerksamkeit erweckt die aussen an der Schuppenbasis sichtbare, mit einem langen und schmalen Flügel versehene rückgebildete Samenanlage. Das vorn befindliche 4. Blatt ist auch hier von zwei schuppenartig harten, spärlich gezähnten Lappen gebildet. Das median hinten stehende 3. Blatt ist etwas verändert, mit einem schmalen, mässig langen Spitzenteil versehen. Mehr noch haben sich die seitlichen Schuppen verändert, indem sie sich erweitert und zugleich erhärtet haben. An der Spitze mehrerer Schuppens tellt man auch iher eine schwache Chlorophyllbildung fest. — In Abb. 4 D ist die Erwei-

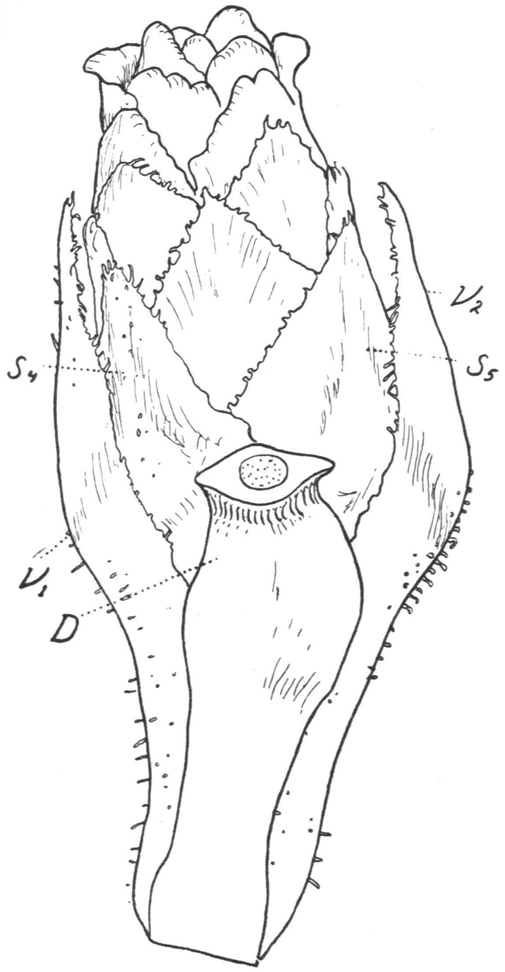

Abb. 3. Achselknospe eines Spitzentriebes der Fichte. Zwischen den Vorblättern (V_1 und V_2) unter dem Deckblatt (D) gewahrt man zwei Schuppen (S_4 und S_5). In Abb. 2 steht an dieser Stelle nur eine Schuppe.

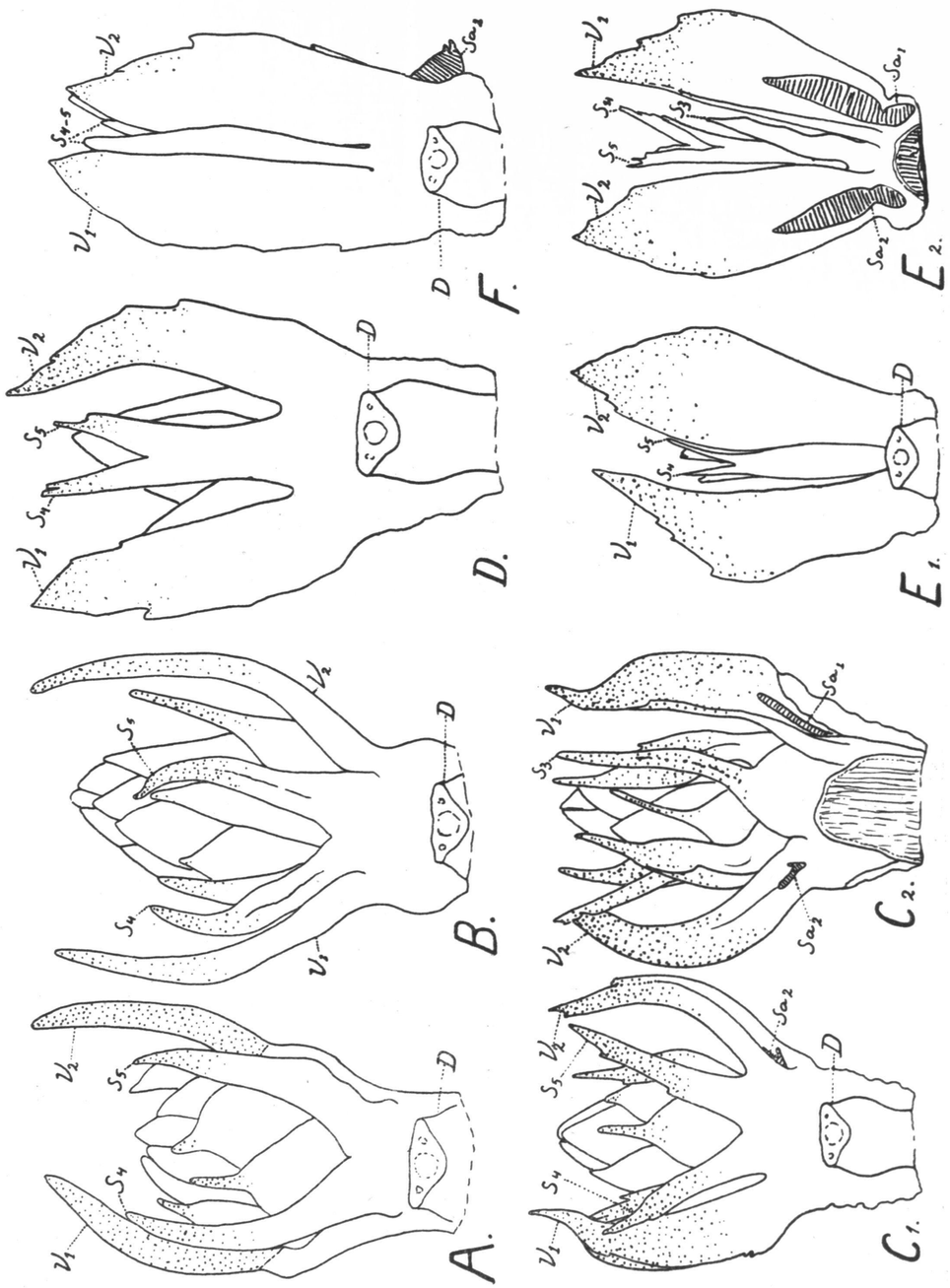

Abb. 4. Zwischenformen von Knospen und Zapfenschuppen aus der untersuchten »Missbildung». D = Deckblatt der Knospe (der Nadelteil ist bereits abgefallen), entspricht der Deckschuppe; V_1 und V_2 = die Vorblätter, die sich erweitern und zur Zapfenschuppe verwachsen; S_3, S_4 und S_5 = die den Vorblättern in der angegebenen Ordnungsfolge folgenden Knospenblätter; Sa_1 und Sa_2 = die Samen. Bei C_1 und C_2 die gleiche Knospe von hinten und von vorseite, desgleichen bei E_1 und E_2. Vergrünte Teile durch Punktierun gangegeben.

terung der Vorblattschuppen immer weiter gediehen und die Samenanlagen an ihrer Aussenseite sind grösser; die median vorn stehenden Lappen sind voneinander weniger getrennt. Der übrige Teil der Knospeist unverkennbar schwächer entwickelt, man konstatiert duetlich eine beginnende Rückbildung. — In Abb. 4 E ist die Entwicklung weiter fortgeschritten, indem die Vorblattschuppen sich immer mehr erweitert und die Samenanlagen an ihrer Aussenfläche fortgesetzt an Grösse zugenommen haben; dei median vorn befindliche, an der Spitze geteilte Schuppe ist zu einem langen, schmalen Lappen verschmolzen; von der übrigen Knospe gewahrt man nun nur noch die 3. median hinten stehende Schuppe, dünn, schmal und stark rückgebildet. — Abb. 4 F erinnert schon mehr an eine Zapfenschuppe der Fichte als an eine Knospe. Die Vorblattschuppen haben sich hier fortgesetzt erweitert und die Samenanlagen an ihrer Aussenseite weiterhin entwickelt. Von der übrigen Knospe findet man lediglich den median vorn gelegenen, ursprünglich paarigen Lappen als schmalen Zwischenlappen vor, der schliesslich beiderseits mit den Vorblattlappen verwächst. Die mediane hintere Schuppe ist nicht mehr unterscheidbar. — Auch einige noch weiter gediehene Fälle lassen sich feststellen, u.a. ein solcher, bei welchem die Knospe sich von einem normalen Zapfenschuppen nur dadurch unterscheidet, dass die Spitze der Schuppe tiefer als gewöhnlich eingeschnitten ist.

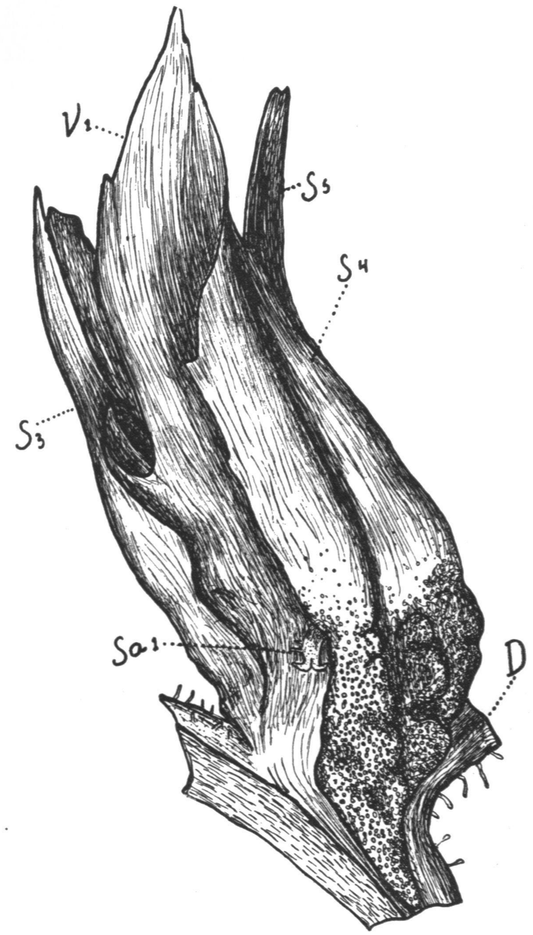

Abb. 5. Zwischenform von Knospe und Zapfenschuppe in seitlicher Ansicht. Bezeichnungen wie in Abb. 4.

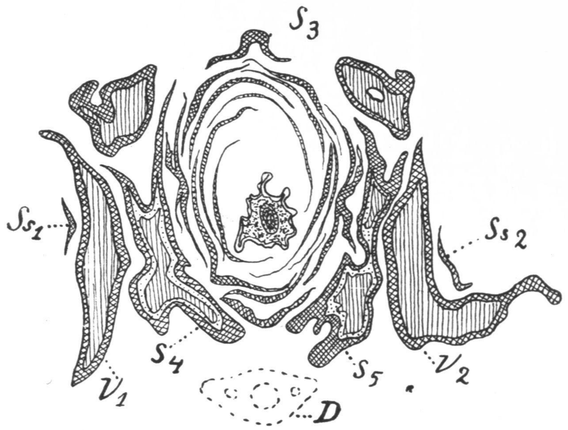

Abb. 6. Querschnitt durch eine der Umwandlungsphase C in Abb. 4 entsprechende Knospe. Man erkennt die zwei lateralen Vorblätter (V_1 und V_2) und an ihrer Aussenseite die Samenflügel (Ss_1 und Ss_2); das in der Ordnungsfolge dritte Blatt (S_3) steht median hinten, die beiden folgenden (S_4 und S_5) unter dem Deckblatt. Im Zentrum der Knospe der Achsenteil, der sich nicht an der Bildung der Zapfenschuppe beteiligt. — Schnitt aus einem mit Fluorwasserstoffsäure erweichten Material.

Die obigen Beobachtungen bestätigen also die schon gleich beim ersten Blick erlangte Auffassung, dass sich die Zapfenschuppe hier aus Knospenschuppen bildet und in ihrer Gänze einer Knospe gleichzustellen ist.

De in Abb. 6 dargestellte Querschnitt, der den in Abb. 4 C wiedergegebenen Verwandlungsgrad vertritt, gibt uns Aufschluss über die Lage und die Grössenverhältnisse der einzelnen Blätter in der Knospe. (Die Blätter sind hier ebenso wie in den vorhergehenden Abbildungen bezeichnet.) Die Lage der Samenflügel an der Aussenseite der Vorblätter ist aus Abb. 6 deutlich ersichtlich. Desgleichen stellt man fest, dass sich die Vorblätter so drehen, dass ihr Vorderrand nach aussen zu liegen kommt, so dass die Hinterränder beim Verkümmern der eigentlichen Knospe in Kontakt miteinander geraten und schliesslich verwachsen. So erfahren also die Vorblätter vor ihrer Verwachsung gewissermassen eine Drehung um 90° und es kommt also in der fertigen Zapfenschuppe die morphologische Oberseite des Blattes nach aussen, die Unterseite nach oben zu liegen. Einige Forscher, die die Zapfenschuppe von einem einzigen Blatt hergeleitet haben (so z.B. Goebel), haben jene Torsion bestritten, in diesem Falle tritt sie aber als einfache und unverkennbare Tatsache in Erscheinung und verdient insofern beachtet zu werden, als ja der Siebteil in einer normalen Zapfenschuppe stets nach oben hin gelegen ist — die Zapfenschuppe ist also auch im Hinblick auf ihren anatomischen Bau resupiniert. — Auf die übrigen Einzelheiten des Knospenquerschnittes braucht hier nicht näher eingegangen zu werden.

Die oben erörterten Befunde leiten uns zu den nachstehenden Schlussfolgerungen.

1. Die Deckschuppe entspricht dem an der Sprossachse inserierten Blatte. Dieses Blatt nimmt an der Bildung der Zapfenschuppe überhaupt nicht teil, sondern tritt in sämtlichen Bildungsphasen der Zapfenschuppe als vollständiges Blatt auf.

2. Die Zapfenschuppe bildet sich aus der Achselknospe der Deckschuppe, genauer gesagt, aus den äussersten Blättern dieser Knospe, deren übrige Teile hingegen zum Schlusse fast gänzlich unentwickelt bleiben.

3. Die Zapfenschuppe bildet sich hauptsächlichaus zwei lateralen Blättern, die in den ersten Umwandlungsphasen der Knospe mit einem grünen Nadelteil versehen sind und im Knospendiagramm den Vorblättern entsprechen. Das dritte, median hinten stehende Blatt nimmt entgegen hin und wieder geäusserten Annahmen an der Bildung der Zapfenschuppe über haupt nicht Teil, dagegen möglicherweise wohl das mediane vordere, zweispaltige (?) Blatt.

4. Bei fortschreitender Ausbildung der Zapfenschuppe wächst der mediane Fortsatz alsbald mit den lateralen zu einem schmalen Mittelteil zusammen, während sich die letzteren erweitern und den Hauptteil der Schuppe bilden. Das hinter der Knospe in der Medianebene befindliche äusserste Blatt behält sich als schmale Schuppe bis in verhältnismässig späte Stadien der Schuppenentwicklung bei, wird aber bei der Fichte nicht in die Zapfenschuppe aufgenommen.

5. Die lateralen Schuppenhälften erweitern sich so, dass sie sich mit ihren Hinterrändern berühren und schliesslich diesen entlang zusammenwachsen. So kommt in der fertigen Zapfenschuppe die morphologische Unterseite nach oben zu liegen. Diejenigen Forscher, die eine vor dem Verwachsen eintretende Drehung der Blätter angenommen haben, sind also im Rechten.

6. Die Fertilisation — das Erscheinen von Samenanlagen — lässt sich schon auf einem relativ frühen Stadium der Schuppenbildung feststellen. Die Samenanlagen erscheinen an der Aussenseite der lateralen Fortsätze, wenn diese noch getrennte, obwohl allerdings schon schuppenartige Blätter darstellen.

Vergleicht man diese recht einwandfrei anmutende Deutung mit den früheren, so kommt man zu dem Ergebnis, dass die alte Blütenstandstheorie, wie sie z.B von Örsted vorgetragen wird, anscheinend unanfechtbar ist. Man ist ja auch zu ihr namentlich durch die Untersuchung von

Abb. 7. Längsschnitt durch eine Zapfenanlage im Winter. D = Deckschuppenanlage, F = Zapfenschuppenanlage.

»Missbildungen» gelangt. Das von ihnen gelieferte Zeugnis ist in allen bekannt gewordenen Fällen eindeutig, es möge denn am Ende richtig oder falsch sein.

Was insbesondere die Annahmen von Rainio und Stefanoff betrifft, dass die Deck- und die Zapfenschuppe zusammen dem Fruchtblatt der Angiospermen entsprächen, so würde sie zu der merkwürdigen Folgerung führen, dass Frucht-, Staub- und wohl auch andere Blätter der Angiospermen morphologisch mehreren Nadelbaumblättern, ja, sogar verschiedenen Sprossverzweigungen angehörenden, gleichzustellen wären. Diese Folgerung vermag aber nicht mehr natürlich zu wirken.

In einer wichtigen Beziehung ist aber die Klärung dieser wie auch aller früheren ähnlichen Missbildungen bedauernswert unvollständig geblieben. Die Bildung der Samenanlagen ist nicht näher untersucht worden. Dies rührt davon her, dass das untersuchte Material nur völlig reife Zapfenstadien umfasst, die in dieser Hinsicht natürlich weniger aufschlussreich und ausserdem schwieriger präparierbar als die Frühstadien sind.

Die Ontogenie des normalen Fichtenzapfens ist allerdings wohl studiert worden (Strasburger, Baillon u.a.). Ein Längsschnitt durch eine in die Winterknospe eingeschlossene Zapfenanlage der Fichte zeigt ein dem in Abb. 7 wiedergegebenen ähnliches Bild. Man erkennt in ihm an der Oberfläche der kegelförmigen Sprossspitze eine grosse Menge von Doppelschuppen, von denen die untere Teilschuppe offenbar einigermassen früher entwickelt, gleichsam schützend nach oben gekrümmt und grösser als die über ihr gelegene Schuppe ist. Jene ist die Anlage der Deckschuppe, diese die der Zapfenschuppe. Im Querschnitt hat ein solches Schuppenpaar die Form eines schrägen Vierecks, wie Abb. 9 zeigt. Die tangentiale Spaltlinie deutet die Grenze zwischen der Deckschuppe (unterer Teil) und der Zapfenschuppe (oberer Teil) an. Man bemerkt in der Deckschuppe auf diesem Entwicklungsstadium schon zwei Harzgänge und eine Gefässbündelanlage

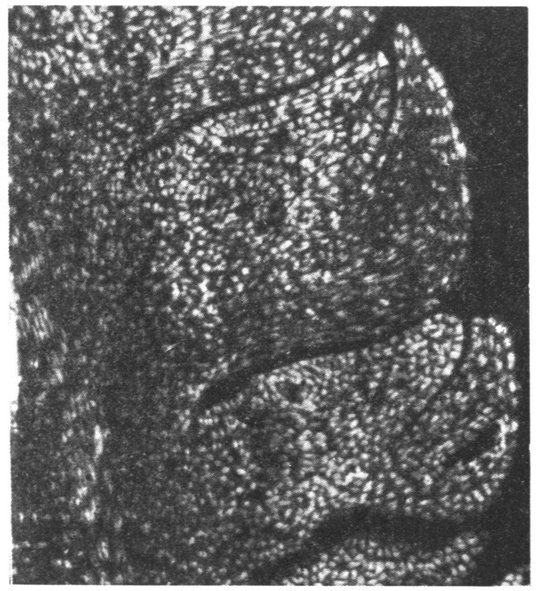

Abb. 8. Mikrophotographie eines nahe bei der Oberfläche durch die in Abb. 7 sichtbare Zapfenanlage geführten Schnittes, welcher zwei Deck- + Zapfenschuppenpaare, das obere mittendurch, das untere nahe beim Rande getroffen hat. An der Oberseite der unteren Zapfenschuppenbasis gewahrt man eine schwache Erhebung und in dieser eine grosse, dünnwandige Zelle; die Erhebung mitsamt ihrem Inhalt vertreten ein frühes Stadium der Samenanlage. Im Inneren der Deckschuppe eine Zellenverschmelzung (Harzgang). — Das Bild ist ein direkt auf Kopierpapier projiziertes Negativ.

(Abb. 10). Im basalen Teil der Deckschuppe wiederum erkennt man beiderseits eine langgestreckte embryonale Zelle, die als die Anlage eines Makrosporangiums aufzufassen ist. Äusserlich ist von der Samenanlage vorläufig nichts weiteres als eine geringe Erhebung am Grunde des Zapfenschuppenblattes zu sehen (Abb. 8 und 9). — Abb. 11 zeigt ein Schuppenpaar in Obenansicht kurz vor dem Ausbrechender Blütenknospe im Frühjahr. Hier gewahrt man am Grunde der Zapfenschuppe bereits deutlich den kugeligen Nucellus und das denselben als Erhöhung umgebende Integument, welches später zu einem schräg nach unten gerichteten, einem Vogelschnabel ähnlichen zweilippigen Gebilde auswächst. Gleichzeitig erweitert sich die Zapfenschuppe gewaltig, so dass die Deckschuppe nun nur noch als zusammenschrumpfendes und seine Bedeutung immer mehr einbüssendes Gebilde zurückbleibt. So bilden sich, wie es scheint, die Samenanlagen in der Zapfenschuppe selbst, und zwar an der Oberseite ihres basalen Teiles. Dies entspricht auch der herrschenden Auffassung.

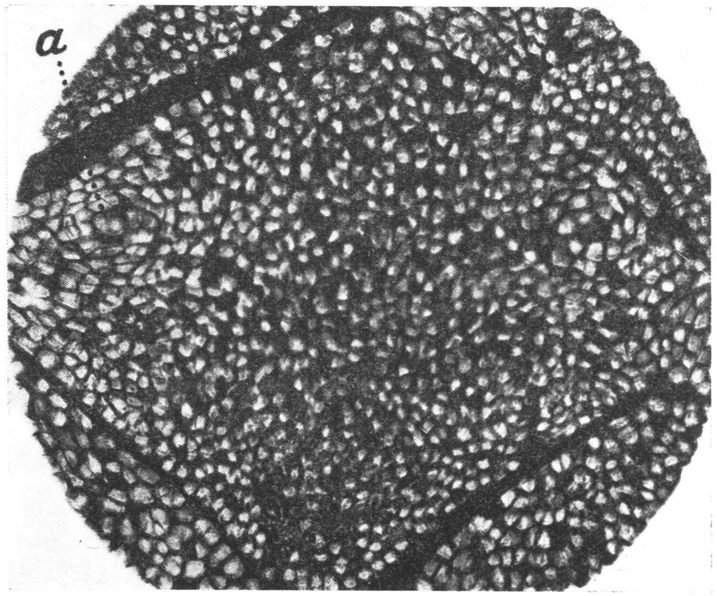

Abb. 9. Querschnitt durch den gemeinsamen Basalteil einer Deck- + Zapfenschuppenanlage. Der obere Teil des rhombischen Querschnittsbildes gehört zur Zapfenschuppe, der untere zur Deckschuppe. In den beiden Randpartien des ersteren gewahrt man deutlich eine grössere, dünnwandige Zelle (a), aus welcher sich später das Archegonium bildet. Das sie umgebende Zellgewebe erzeugt den Nucellus und das Integument. — In der gleichen Weise wie in Abb. 8 hergestelltes Negativbild.

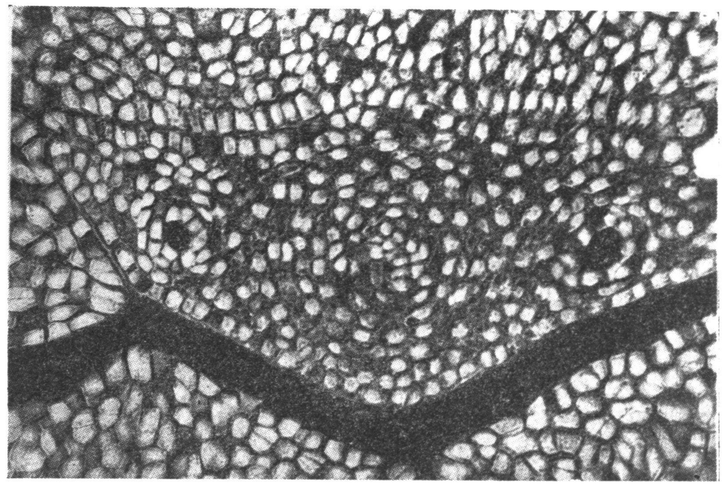

Abb. 10. Querschnitt durch eine Deckschuppenanlage. Ihre Grenze nach oben gegen die Zapfenschuppe wird durch reihenförmige Anordnung der Zellen angedeutet. In den beiden Randpartien der Deckschuppe ein Harzgang, in der Mitte eine Gefässbündelanlage. — Negativbild wie die beiden vorigen.

In diesem Zusammenhang möge jedoch auf Hagerups (1933) Untersuchung über die Kiefer hingewiesen werden, die anscheinend zu einer andersartigen Auffassung hinausleitet.

Hagerup vergleicht die Zapfenschuppe der Kiefer mit einem Kurztrieb, an welchem sich zu unterst zwei laterale Vorblätter finden, während das dritte median hinten — also genau wie bei der Fichte — inseriert ist. In der ersten Anlage der Zapfenschuppe bemerkt man zwei halbmondförmige Erhebungen, die alsbald beide je für sich, mit ihren Rändern zylinderartig zusammenwachsen. Dieser so entstandene Zylinder entspricht dem Integument, die an seinem Ende befindliche Öffnung dem Mikropyle. Ausserdem bildet sich noch ein dritter Anlagenhöcker zwischen den beiden vorhergehenden. Hagerup homologisiert nun die Samenanlagen mit den lateralen Vorblättern, die also in ihrer Gänze zur Bildung der Samenanlagen herangezogen würden; die dritte Anlage homologisiert er mit dem dritten, median hinteren Blatt der Knospe. Irgendwelche anderen Anlagen finden sich in der Zapfenschuppe nicht, abgesehen natürlich von der Deckschuppe, die auch Hagerup bei der Kiefer dem an der Sprossachse sitzenden Laubblatt entsprechen lässt. Der Bau der Kiefernschuppe unterschiede sich demnach von dem der Zapfenschuppe der Fichte insbesondere dadurch, dass sie hauptsächlich nur aus einem, und zwar aus dem medianen, hinten sitzenden Blatt gebildet

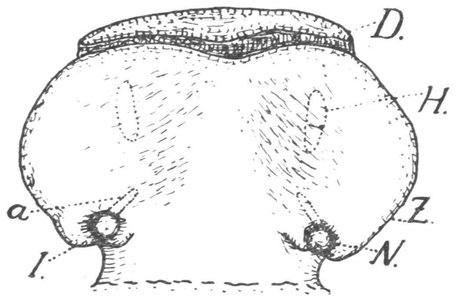

Abb. 11. Normale Zapfenschuppenanlage der Fichte in Obenansicht kurz vor dem Ausbrechen der Blütenknospe. Man erkennt den aufwärts gekrümmten Spitzenteil der Deckschuppe (D); N = Nucellus; I = Integument; H = Stelle eines Harzgangs im Inneren der Deckschuppe; a = Stelle des Archespors in der Zapfenschuppe.

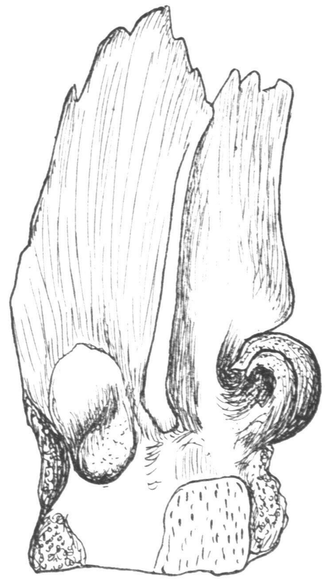

Abb. 12. Eine Zapfenschuppe aus der »Missbildung», von hinten gesehen. Das Integument der einen Samenanlage ist eigentümlich gekrümmt, zweilappig. Es erscheint möglich, dass sich das Integument aus einem Lappen der Zapfenschuppe gebildet hat.

wäre, während sich die lateralen Blattanlagen in ihrer Gänze zu Samenanlagen weiterbildeten. Auch nach Goebel entsteht die Samenanlage bei den Koniferen stets an der Spitze des Blattes. Demnach befänden sich auch bei der Fichte die Spitzen der Vorblätter dort, wo die Samenanlagen gelegen sind, während die eigentliche Zapfenschuppe lediglich einen sekundären Fortsatz, eine Erweiterung dieser Blätter darstelle.

Sollten die Zapfenschuppen der Fichte und der Kiefer morphologisch wirklich so verschieden sein, so gibt dies an, dass die Gattungen *Pinus* und *Picea* untereinander nur weit verwandt sind, andererseits aber auch, dass die Bildung der Zapfenschuppe bei den verschiedenen Abietineen nicht einheitlich vor sich gegangen ist. Verhält es sich so, dann müsste die Frage bei den verschiedenen Abietineen getrennt zur Untersuchung vorgenommen und danach die ganze Systematik der Koniferen vielleicht einer Neubearbeitung unterstellt werden.

Wie gesagt, die von mir untersuchte Missbildung hat nicht viel Licht in die Frage nach der Entwicklung und ursprünglichen Lage der Samenanlage bringen können. Auf jeden Fall erscheinen die Samenanlagen schon früh, wenn die Zapfenschuppenblätter noch völlig getrennt sind, an der Unterseite der dem Vorblatt entsprechenden Schuppe. Die Annahme Goebels, dass die Samenanlage auf jeden Fall am Blattrand entstehe, kann durchaus zutreffend sein. Man braucht nur zu vermuten, dass ein Teil des Blattes fortsetzt, sich zu einer Zapfenschuppe zu erweitern, während der andere Teil kurz bleibt und sich zu Samenanlage umbildet. Ja, in meinem Material befindet sich sogar ein Fall, bei welchem die Samenanlage gegen die Schuppenspitze gerichtet ist, so dass nur ihr zweilippiger Spitzenteil zum Schuppengrund hinabgebogen erscheint (Abb. 12). Es wäre auf das äusserste wünschenswert, auch frühe Stadien solcher Fertilisationsfälle zum Studium zu erhalten, wie auch, dass man bei ihrer Untersuchung besondere Aufmerksamkeit auch der Bildung der Samenanlagen widmete.

Literatur.

Braun, A. 1853. Das Individuum der Pflanze. Abh. d. Akad. d. Wissensch. Berlin.

Caspary, 1861. De floris Abietinearum structura morphologica. Königsberg.

Čelakowsky, L. 1900. Über die Homologie der weiblichen Koniferenblüten. Abh. d. Böhm. Akad. XII.

Eichler, A. W. 1882. Über Bildungsabweichungen bei Fichtenzapfen. Sitz. Ber. d k. Akad. Wissensch. Berlin.

Goebel, K. v. 1923. Organographie der Pflanzen. II.

Hagerup. 1933. Zur Organographie und Phylogenie der Koniferenzapfen. Det Kgl. Danske Vidensk. Selskab, Biol. Meddel. X, 7.

Herzfeld, St. 1914. Über die weibliche Koniferenblüten. Aus Verh. d.k.k. zool. botan. Gesellsh. Wien.

Lanfer, Karl. 1932. Androgyne Zapfen. Mitt. d. Deutsch. Dendrol. Gesellsh. Nr. 44, S. 351—357.

Parlatore, M. 1862. Note sur une monstrosité des cônes de l'Abies Brunoniana. Ann. des scienc. nat. IV. Ser. Vol. XVI.

Penzig, O. 1922. Pflanzen-Teratologie, III. Berlin.

Rainio, A. 1926. Über die Intersexualität bei der Gattung Salix. Ann. Soc. Zool.-Botan. Fenn. Vanamo, 5: 2. Helsinki.

—»— Über die Intersexualität bei den Coniferen. Ibidem, 5: 6.

Sachs, J. 1868. Lehrbuch der Botanik. Leipzig.

Stefanoff, B. 1936. Über das Wesen und Morphogenie des Fruchtbildenden Organs bei den Samenpflanzen. Annuaire de la Univ. de Sofia, V. Livre 2. Sylviculture. S. 38—66. Sofia.

Stenzel. 1876. Beobachtungen an durchgewachsenen Fichtenzapfen. Nova Acta Nat. Cur. Vol. XXXVIII.

Strasburger, R. 1872. Coniferen und Gnetaceen. Jena.

Tieghem, van. 1869. Anatomie Compareé de la fleur fémelle des Cycad., Conif. Gnetac. Ann. des sc. nat. V. Ser. Vol. X.

Willkomm. 1880. Zur Morphologie der Samentragenden Schuppe des Abietineenzapfens. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Vol. XLI. Halle.

Örsted, A. S. 1864. Bidrag til Naletraeernes Morphologie. Vidensk. Medd. Kjöbenhavn.

—»— 1869. Den tilbageskridende Metamorphose etc. med Hensyn til Tydningen af Gymnospermernes Blomster. Ibidem.

KUUSEN KÄVYN MORFOLOGISESTA TULKINNASTA ERÄÄN FERTILISOITUMISTAPAUKSEN PERUSTEELLA.

SELOSTUS.

Tutkielmassa esitetään eräästä pikku kuusesta Punkaharjulta löydettyjä harvinaisia käpymuodostumia. Normaalissa kävyssä käpysuomujen tyvellä tavattavat pienet peitinsuomut olivat tässä tapauksessa kaikki kehittyneet täydellisiksi vihreiksi neulaslehdiksi. Varsinaisen käpysuomun tilalla esiintyi taasen silmumuodostuma, joka käpymuodostuman tyviosassa oli aivan normaalin silmun laatuinen ja kehittyikin oksaksi, mutta käpymuodostuman yläosassa muuttui yhä enemmän käpysuomun kaltaiseksi. Tällöin saatettiin todeta, että käpysuomu muodostuu pääasiassa silmun kahdesta uloimmasta suojussuomusta (n.s. esilehdestä) niiden laajentuessa ja kasvaessa takareunasta yhteen. Jossain määrin ottaa suomun muodostamiseen osaa myöskin esilehtien välissä oleva, kärkiosasta 2-haarainen lehti. Muut silmun suomut ja lehtiaiheet sitävastoin surkastuvat ja häviävät kokonaan.

Kävyn morfologiaa on tulkittu monella eri tavalla. Nämä anomaliatapaukset ovat samantapaisten aikaisemmin tavattujen kanssa yhtäpitäviä ja ne tukevat vanhaa »kukintoteoriaa», jonka mukaan peitinsuomu ja käpysuomu ovat erillisiä, jopa eri versohaaroille kuuluvia lehtiä, peitinsuomun vastatessa yhtä, käpysuomun pääasiassa kahta lehteä. Käpyä on siksi verrattava pikemmin haarautuvaan kukintoon kuin yhteen ainoaan versohaaran kärjessä olevaan kukkaan.