

ABHANDLUNGEN
DER
K. K. ZOOL.-BOTAN. GESELLSCHAFT IN WIEN.
BAND V, HEFT 4.

ENTWURF
EINES NEUEN SYSTEMES
DER CONIFEREN

VON

F. VIERHAPPER

MIT 2 ABBILDUNGEN

NACH EINEM BEI DER 81. VERSAMMLUNG DEUTSCHER NATUR-
FORSCHER UND ÄRZTE IN SALZBURG GEHALTENEN VORTRAGE

EINGEREICHT AM 24. FEBRUAR 1910. — AUSGEGEBEN AM 10. JUNI 1910.



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1910.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

**Abhandlungen
der k. k. Zool.-Botan. Gesellschaft in Wien.**

- Band IV, Heft 1: Dr. Erwin Janchen, *Helianthemum canum* (L.) Baumg. und seine nächsten Verwandten. (Aus dem Botanischen Institut der Universität Wien.) Eingereicht am 9. Februar 1906, ausgegeben am 3. Juni 1907. Preis: 2 Mark 50 Pf.
- Band IV, Heft 2: Dr. August v. Hayek, Privatdozent der Pflanzengeographie an der Wiener Universität, **Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Oesterreichs. IV. Die Saantaler Alpen (Steiner Alpen).** Mit 14 Abbildungen und 1 Karte in Farbendruck. Eingereicht am 5. Oktober 1906, ausgegeben am 24. September 1907. Preis: 9 Mark.
- Band IV, Heft 3: H. Karny, *Revisio conocephalidarum.* Mit 21 Textfiguren. Eingereicht am 10. Januar 1907, ausgegeben am 25. Oktober 1907. Preis: 4 Mark 50 Pf.
- Band IV, Heft 4: J. Nevole, k. k. Realschullehrer, **Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Oesterreichs. V. Das Hochschwabgebiet in Obermark.** Mit 74 Abbildungen und einer Karte in Farbendruck. Eingereicht am 10. Dezember 1907, ausgegeben am 18. Juli 1908. Preis: 3 Mark.
- Band IV, Heft 5: Rudolf Schrödinger, **Der Blütenbau der zygomorphen Ranunculaceen und seine Bedeutung für die Stammesgeschichte der Helleboreen.** Mit 95 Originalzeichnungen in 24 Textfiguren. 1909. Preis: 2 Mark 50 Pf.
- Band V, Heft 1: Irene Sterzinger, **Ueber die Spiorobis-Arten der nördlichen Adria.** Mit 14 Figuren im Text. Eingereicht am 25. Mai 1909, ausgegeben am 24. Jänner 1910. Preis: 75 Pf.
- Band V, Heft 2: Jul. Glowacki, **Die Moosflora der Julischen Alpen.** Eingereicht am 25. Mai 1909, ausgegeben am 5. März 1910. Preis: 1 Mark 80 Pf.
- Band V, Heft 3: O. Abel, **Die Rekonstruktion des Diplodocus.** Mit 3 Tafeln und 5 Textfiguren. Eingereicht am 3. Januar 1910, ausgegeben am 24. März 1910. Preis: 2 Mark 40 Pf.

Die Geographie der Farne.

Von
Dr. H. Christ, Basel.

Mit einem Titelbild, 129 Abbildungen (meist nach Originalphotographien) im Text und 3 Karten.

1910. Preis: 12 Mark.

Von demselben Verfasser ist ferner erschienen:

Die Farnkräuter der Erde.

Beschreibende Darstellung der Geschlechter und wichtigeren Arten der Farnpflanzen.

Mit besonderer Berücksichtigung der Exotischen.

Mit 291 Abbildungen.

1897. Preis: 12 Mark.

Illustrierte Flora von Nord- und Mitteldeutschland.

Von
Prof. Dr. Potonié,

Vorsteher der Paläobotanischen Abteilung der Kgl. Preuß. Landesanstalt.

Fünfte vollständig umgearbeitete Auflage.

In 2 Bänden in Taschenformat (Text und Atlas).

Mit rund 150 Einzelabbildungen im Text und den Abbildungen von rund 1500 Arten und Varietäten im Atlas. 1910.

Preis für den Text: 3 Mark 50 Pf., geb. 4 Mark.

Preis für den Atlas: 2 Mark 50 Pf., geb. 3 Mark.

Potoniés bekannte „Illustrierte Flora“ erscheint hier in neuer inhaltlich vollständig umgearbeiteter Auflage, mit durchaus neuen Abbildungen und in gänzlich veränderten Gewande. **Jeder Band ist einzeln käuflich.**

ABHANDLUNGEN
DER
K. K. ZOOL.-BOTAN. GESELLSCHAFT IN WIEN.
BAND V, HEFT 4.

ENTWURF
EINES NEUEN SYSTEMES
DER CONIFEREN

VON

F. VIERHAPPER

MIT 2 ABBILDUNGEN

NACH EINEM BEI DER 81. VERSAMMLUNG DEUTSCHER NATUR-
FORSCHER UND ÄRZTE IN SALZBURG GEHALTENEN VORTRAGE

EINGEREICHT AM 24. FEBRUAR 1910. — AUSGEGEBEN AM 10. JUNI 1910.



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1910.

—
ALLE RECHTE VORBEHALTEN.
—

I. Morphologie.

Um zu einem natürlichen Systeme der Coniferen zu gelangen, muss man vor allem daran festhalten, dass diese Ordnung eine einheitliche Pflanzengruppe monophyletischen Ursprunges ist. Hierfür spricht ihr in allen wesentlichen Momenten einheitliches morphologisches Verhalten. Die wichtigsten gemeinsamen Charaktere der Coniferen sind, von den allen Gymnospermen eigenen abgesehen:

1. Die monopodiale Verzweigung ¹⁾.
2. Die kollateralen, offenen Leitbündel.
3. Das Fehlen von Gefässen im sekundären Holzkörper.
4. Die einfachen, ungeteilten Blätter.
5. Die einsträngigen Blattspuren.
6. Der die Blattbündel umgebende Tracheidensaum.
7. Die den Blättern und der Rinde gemeinsamen Harzgänge (nur bei *Taxus*, offenbar sekundär, fehlend).
8. Die monoklinen Blüten.
9. Die aus zahlreichen Staubgefässen bestehenden männlichen Blüten.
10. Die auf der Unterseite der Staubgefässe in relativ geringer Anzahl (2—20) stehenden Pollensäcke.
11. Die einzeln in den Achseln von Deckblättern (Deckschuppen) entspringenden, aus einer oder mehreren auf der Oberseite dazugehöriger — mitunter abortierender — karpellartiger Bildungen [Ovularschuppen ²⁾] inserierten Samenanlagen bestehenden weiblichen Blüten.
12. Die ein Integument führenden, wie bei den übrigen Gymnospermen stets orthotropen Samenanlagen.
13. Die durch passiv bewegliche Spermakerne erfolgende Befruchtung.

Während die einheitliche Beschaffenheit der Coniferen in bezug auf Punkt 1—10 und 12—13 keinem Zweifel unterliegt, sind über Punkt 11 die Ansichten geteilt. Nach der einen Auffassung sind sie auch in den weiblichen Blüten gleich organisiert, nach der anderen dagegen weisen sie in dieser Hinsicht Verschiedenheiten auf, indem sich die Taxoideen oder

1) Ueber die Ausnahme, welche in gewisser Hinsicht die *Taxodiaceae* bilden, vergleiche Velenovsky, Vergl. Morph. II, p. 590 (1907).

2) Ich gebrauche für diese Gebilde eine neue Bezeichnung, da mir keine der bisher verwendeten zu passen scheint.

Cupressoideen anders verhalten als die übrigen Gruppen oder sogar innerhalb der Taxoideen die Taxeen anders als die Podocarpeen. Ich bekenne mich, wie gesagt, gleich den meisten anderen Autoren zu ersterer Auffassung und habe es versucht, auf Grund derselben zu einem natürlichen Systeme zu gelangen.

Da die Ansichten über die morphologische Natur der weiblichen Coniferenblüte noch immer sehr weit auseinandergehen, will ich zunächst meinen Standpunkt in dieser Frage präzisieren. Der springende Punkt hierbei ist die Deutung der „Fruchtschuppe“ der zapfenbildenden Coniferen (*Pinaceae* Lindley). Dieselbe wurde gedeutet:

- 1) als Exkreszenz der Deckschuppe (Eichler, Goebel),
- 2) als eine aus seitlichen Lappen der Deckschuppe hervorgegangene Bildung (Delpino),
- 3) als ein Phylloem oder phylloemartiges Gebilde, welches auf einem Achselsprosse der Deckschuppe inseriert ist (Strasburger, Čelakovský).

Für die Vertreter der beiden ersteren Ansichten ist die Deckschuppe das Karpell und der Koniferenzapfen eine Blüte, für die Anhänger der letzteren die Deckschuppe, wie gesagt, das Tragblatt eines Achselsprosses, an welchem die Ovularschuppe samt den Samen inseriert ist. Diese ist demnach als Fruchtblatt oder doch fruchtblattartige Bildung und der Koniferenzapfen als Infloreszenz anzusprechen. Zu begründen versucht werden diese wie alle derartigen morphologischen Deutungen auf dem Wege 1) vergleichend morphologisch-phylogenetischer, 2) entwicklungsgeschichtlicher, 3) histologischer und 4) teratologischer Betrachtungen. Erwägt man das Gewicht der Gründe, soweit sie für die eine oder andere dieser Ansichten sprechen, so gelangt man zu folgendem Resultate:

1. Die vergleichend morphologische Untersuchung spricht, wenn sie auf phylogenetischer Basis erfolgt, entschieden zugunsten der dritten Deutung. Denn die Ableitung der Coniferen von älteren Gruppen, wobei doch vor allem die Ginkgoaceen in Betracht kommen, ist nicht gut anders möglich als dadurch, dass man die zwischen Deckschuppe und Achse der weiblichen Sprosse der *Taxaceae* sowohl als auch der *Pinaceae* befindlichen Gebilde mit den biovulaten Blüten von *Ginkgo* homologisiert. Da nun deren Sprossnatur ausser Frage steht, folgt, dass auch die Ovularschuppen der Coniferen, welche bei den Taxaceen zum Epimatium¹⁾, bei den Pinaceen — oder doch einem Teile derselben — zur Fruchtschuppe werden, sprossbürtig sind.

2. Das Studium der Entwicklungsgeschichte für sich allein entscheidet bei den Taxodioideen und Cupressoideen, soweit sie untersucht sind, mehr für die beiden ersteren, bei den Taxoideen und Abietaceen mehr für die letztere Annahme. Denn bei jenen entsteht statt der Ovularschuppen erst

1) Im Gegensatz zu Pilger bin ich der Meinung, dass die reifen Ovularschuppen aller *Taxoideae* homolog sind und daher einen einheitlichen Namen erhalten muss. Als solchen halte ich Pilgers nur für die *Podocarpeae* gebrauchte Bezeichnung Epimatium, die ich hiermit in etwas erweitertem Sinne anwende, für geeigneter als die schon anderweitig vergebenen Benennungen: „Cupula“, „Arillus“ usw.

nach den Samenanlagen ein einheitlicher Wulst [Ovularwulst¹⁾] an der Basis der Deckschuppe, welcher tatsächlich wie eine Wucherung derselben aussieht, so dass die Deckschuppe als Fruchtblatt angesehen werden kann — allerdings noch immer nicht angesehen werden muss. Bei den Taxoideen und Abietoideen dagegen treten die Ovularschuppen gleichzeitig mit den Samenanlagen auf und sind von der Deckschuppe meist vollständig getrennt, so dass es sehr gezwungen erscheint, sie bei den Abietoideen als Exkreszenzen oder auch seitliche Lappen der Deckschuppe anzusprechen.

3. Die histologischen Befunde können von den Anhängern aller drei Theorien in ihrem Sinne gedeutet werden, soweit es sich um die Hauptsache, den Verlauf und die Orientierung der Gefässbündel, handelt. Es läuft nämlich stets ein normal orientiertes Bündel in die Deckschuppe, und zwei Bündel, welche wie die eines vegetativen Achselsprosses orientiert sind, indem sie ihr Xylem nach unten kehren, ziehen bei den Taxoideen in die Ovula, bei den Cupressoideen und Abietoideen mit ihren Hauptästen in die Fruchtschuppe. Dieses Verhalten bei den beiden letztgenannten Gruppen lässt sich sowohl in der Weise erklären, dass man annimmt, die Fruchtschuppe sei aus einer Exkreszenz der Deckschuppe oder auch aus zwei nach einwärts geschlagenen Seitenlappen derselben entstanden, als auch durch die Hypothese Čelakovskys, dass sie aus zwei oder mehreren nach hinten gerückten und mit den Rändern verwachsenen Vorblättern eines Achselsprosses der Deckschuppe hervorgegangen ist.

4. Die teratologischen Vorkommnisse, insbesondere die bei den Abietoideen beobachteten Anamorphosen, sprechen entschieden mehr zu Gunsten der dritten Deutung, was übrigens auch die Gegner derselben nicht oder doch nur, indem sie die Bedeutung teratologischer Fälle für morphologische Fragen überhaupt negieren, in Abrede stellen können.

Ich selbst schliesse mich der dritten Deutung an, welche mir schon vom phylogenetisch-morphologischen Standpunkte aus als die einzig annehmbare erscheint, welche sich aber auch auf entwicklungsgeschichtlicher, histologischer und teratologischer Grundlage vollkommen ausreichend rechtfertigen lässt. Ich halte demnach die Deckschuppe der Coniferen für das Deckblatt eines Sprosses, welcher Ovularschuppen und Samenanlagen in Ein- oder Mehrzahl oder mit anderen Worten die weibliche Blüte trägt, und den Fruchtzapfen der *Pinaceae* für eine Infloreszenz. Ob die Ovularschuppen wirkliche Karpelle oder aus einem zweiten Integument des Ovulums hervorgegangene Gebilde sind, wie es Čelakovsky annimmt, wage ich nicht zu entscheiden, doch glaube ich, dass sie immer ein und dasselbe von beiden, also bei allen Coniferen homolog sind, und ferner, dass im allgemeinen jedem Ovulum eine allerdings in gewissen Fällen abortierte Ovularschuppe entspricht, und dass die Fruchtschuppe der *Abietaceae* aus ebensovielen Ovularschuppen hervorgegangen oder doch phylogenetisch hervorgegangen zu denken ist, wie Ovula vorhanden sind. Ob die Fruchtschuppe der Taxo-

1) Diese Bezeichnung ist neu.

dioideen und Cupressoideen der Fruchtschuppe der Abietaceen homolog oder doch — worauf namentlich die Entwicklungsgeschichte in den untersuchten Fällen hinweist — als aus einer Exkreszenz der Deckschuppe entstandenes Gebilde¹⁾ zu deuten ist, vermag ich nicht mit Bestimmtheit anzugeben. In letzterem Falle müsste man, da die Deckschuppe jedenfalls der Deckschuppe der übrigen Coniferen entspricht, annehmen, dass die Ovularschuppen dieser beiden Gruppen wie bei *Cephalotaxus* abortiert sind.

Nur in einem Punkte vermag ich den Deduktionen Čelakovskys nicht beizustimmen, nämlich darin, dass er annimmt, dass sich bei den Abietaceen die Ovularschuppen nach hinten gedreht haben, und zwar, wenn zwei vorhanden sind, aus ihrer transversalen Stellung als Vorblätter des Blütensprosses um 90°, wenn noch ein mutmassliches drittes (Mucro von *Larix*-, *Pinus*-Arten usw.) dazukommt, dieses sogar aus seiner ursprünglichen Stellung nach vorne um 180°. Nur auf diese Art konnte sich dieser Forscher die Orientierung der Fruchtschuppenbündel mit dem Xylem nach aussen erklären. Er war infolgedessen zur weiteren Annahme gezwungen, dass die Ovularschuppen der Abietaceen ihre Ovula auf der Unterseite tragen. Obwohl durch die Beobachtung einiger Anamorphosen (Velenovsky 1888, Noll 1894) gestützt, scheint mir doch die Čelakovskysche Hypothese inakzeptabel, denn es würden, wenn sie richtig wäre, die Araucariaceen in einem zu auffallenden Gegensatze zu den nahe verwandten Taxaceen und Ginkgoaceen stehen, bei welchen doch die Ovula zweifellos auf der Oberseite der Ovularschuppen inseriert sind. Die inverse Orientierung der Bündel, welche ja Čelakovsky zu seiner Deutung veranlasste, kann man meines Erachtens, auch ohne bei den Araucariaceen eine solche Drehung der Ovularschuppen an der Achse und der Ovula an den Ovularschuppen anzunehmen, verständlich finden. Denn dadurch, dass hier die Ovularschuppen mit der Achse zu einem einheitlichen Gebilde verschmelzen und die Fruchtschuppe somit ein Symphyllodium ist, haben sie auch ihre Stellung zur Achse als seitliche Anhangsgebilde aufgegeben; sie sind zu „einer terminalen Ausgliederung“²⁾ geworden, und es behalten daher die in dieses Symphyllodium eintretenden Bündel gerade so wie beim Eintritt in die Ovula der Taxaceen ihre inverse Orientierung als Achselsprossbündel (Xylem gegen Xylem des Tragblattes) bei, ob nun die Ovularschuppen ihre morphologische Unterseite nach vorn oder nach hinten wenden. Dass aber das erstere der Fall ist, halte ich, wie gesagt, für wahrscheinlicher, weil es auch bei den Taxaceen der Fall ist. Ich glaube demnach, dass die Ovularschuppen der Araucariaceen im Sinne Čelakovskys und auch der Cupressoideen, also aller Pinaceen, gerade so wie die der Taxaceen, das heisst überhaupt aller Coniferen, die Ovula auf der Oberseite tragen.

Zur Aufstellung eines natürlichen Systems der Coniferen ist es selbstverständlich notwendig, nicht nur die gemeinsamen Charaktere, sondern

1) Dieselbe wäre in diesem Falle besser als Fruchtswulst zu bezeichnen.

2) Vergl. Čelakovsky in Sitzungsber. K. böhm. Ges. d. Wiss. Prag, 6. Heft, 1875.

auch die Unterschiede, und zwar in bezug auf alle Merkmale, zu berücksichtigen.

Die systematisch wichtigsten Merkmale liegen in den weiblichen Fortpflanzungsorganen. Es kommen da insbesondere folgende Umstände in Betracht: Die weiblichen Blüten stehen einzeln oder sind zu ärmer- oder reicherblütigen Infloreszenzen vereinigt. Die Ovularschuppen sind vorhanden oder fehlen, resp. sind oft durch einen Ovularwulst ersetzt. Die Blüte enthält eine oder mehrere Ovularschuppen, beziehungsweise Samenanlagen. Die Ovularschuppen sind von der Deckschuppe frei oder auf sie hinauf gerückt oder mit ihr vollkommen verwachsen. Die Samenanlagen sind aufrecht, schief, horizontal oder umgewendet, und dementsprechend ist ihre Mikropyle nach aufwärts, einwärts oder abwärts gerichtet. Im Stadium der Reife werden die Ovularschuppen entweder einzeln zu einem fleischigen oder häutigen Epimatium oder einzeln oder zu mehreren vereinigt zu einer holzigen, von der Deckschuppe freien oder mehr oder weniger mit ihr verwachsenen Fruchtschuppe, oder der Ovularwulst wird zur Fruchtschuppe (Fruchtwulst). Im Falle der Bildung von Fruchtschuppen werden die Infloreszenzen immer zu Zapfen. Die Samen haben eine einschichtige, holzige, selten zweischichtige, im äusseren Teile fleischige, im inneren trockene Testa. Bei Epimatiumbildung sind sie stets ungeflügelt, bei Fruchtschuppenbildung häufig geflügelt. Die Zahl der Kotyledonen des Embryos ist bei vielen Coniferen zwei, bei vielen ist sie grösser (bis zu 15).

Auch die männlichen Blüten besitzen für das System bedeutsame Charaktere: so vor allem die Zahl der Pollensäcke — 20--2 bei verschiedenen Typen — und die Gestalt der Pollenkörner, ob sie (gewöhnlich zwei) Luftblasen haben oder nicht. Die männlichen Blüten stehen meist einzeln, und zwar entweder terminal an Lang- oder Kurztrieben oder in den Achseln von Blättern der Langtriebe und sind in letzterem Falle oft infloreszenzartig gehäuft; seltener entspringen sie in der Achsel von Brakteen und sind zu echten razemösen terminalen — und dann häufig durchwachsenen oder axillären und dann als Ganzes abfallenden — Infloreszenzen vereinigt. Einzelstehende Blüten haben bei axillärer Stellung meist eine basale Schuppenhülle, bei terminaler entbehren sie derselben.

Ferner sind einige Merkmale der Vegetationsorgane von grosser systematischer Bedeutung, so vor allem die Gliederung der Sprosse, der Bau des Holzes, die Stellung, Nervatur und Form und der histologische Bau der Blätter.

Es sind entweder nur Langtriebe, oder Langtriebe und Kurztriebe vorhanden. Die Kurztriebe sind entweder langtriebartig oder von den Langtrieben beträchtlich verschieden, perennierend oder abfallend, von unbestimmter oder bestimmter Blattzahl.

Von den Charakteristika des Holzbaues sind gewisse nur im Frühlingsholze zu beobachten. Es kommen vor allem folgende Momente in Betracht:

1. Die Verdickung der Längstracheiden. Dieselbe ist:

a) araucaroid: Die Hoftüpfel sind klein und berühren sich; bei einreihiger Anordnung sind sie am oberen und unteren Ende, bei mehr-

reihiger — zwei bis fünf Reihen — ringsherum abgeplattet, also polygonal und alternierend.

b) pinoid: Die Hoftüpfel sind meist bedeutend grösser und berühren sich nicht; bei mehrreihiger Anordnung — höchstens zwei Reihen — sind sie opponiert.

c) taxoid: Die Hoftüpfel sind wie bei b); ausserdem haben alle Längstracheiden Spiralverdickungen.

d) piceoid: Die Hoftüpfel sind wie bei b); ausserdem haben die Längstracheiden des Spätholzes Spiralverdickungen.

2. Das Fehlen oder spärliche oder reichliche Auftreten des aus harzführenden Zellen bestehenden Holzparenchyms (= Harzparenchyms).

3. Die Reihigkeit der Markstrahlen, das ist die im Quer- und Tangential-schnitte zu sehende Zahl der Zellen nebeneinander: die Markstrahlen sind entweder einreihig oder partiell oder vollkommen mehrreihig.

4. Das Fehlen oder Vorhandensein von — horizontalen — Harzgängen in den Markstrahlen und von mit ihnen kommunizierenden — vertikalen — im Harzparenchym.

5. Das Verhalten der Markstrahlzellwände in bezug auf die Tüpfelung. Die Markstrahlzellen sind:

a) glatt, d. h. ungetüpfelt oder doch nur undeutlich verdickt.

b) abietoid getüpfelt: Sowohl an den horizontalen als auch vertikalen Wänden stark getüpfelt. Die Tüpfelung zeigt sich in der Aufsicht, also im Quer- oder Tangentialschnitt meist als lochporig, d. h. die Tüpfel sind kreisrund.

c) juniperoid getüpfelt: Die Verteilung der Tüpfel wie bei b), aber die Tüpfelung, insbesondere an den horizontalen Wänden, schwächer. Sie zeigt sich in der Aufsicht nicht lochporig, sondern als leiter- bis netzförmige Verdickung.

6. Die Beschaffenheit der Kreuzungsfeldtüpfel¹⁾, d. h. der den Längstracheiden angehörigen Tüpfel, welche am Kreuzungsfelde, wo die Markstrahlzellwand im Radius an eine Längstracheide grenzt, auftreten. Die diesbezüglichen Unterschiede sind nur im Frühholze zu beobachten. Die charakteristischsten Formen der Kreuzungsfeldtüpfel sind:

a) cupressoid: Der Tüpfelporus ist relativ breit-elliptisch und fast bis ganz horizontal gestellt. Die Tüpfel sind Scheinhoftüpfel.

b) podocarpoid: Der Tüpfelporus ist schmal- (fast lineal-)elliptisch und vertikal gerichtet (wie stets im Spätholze). Die Tüpfel sind Scheinhoftüpfel.

c) eiporig: Der Tüpfelporus erreicht die Grösse der Behöfung. Die Tüpfel sind „Eiporen“.

Auch die Zahl der Kreuzungsfeldtüpfel pro Kreuzungsfeld ist von wesentlicher Bedeutung. Cupressoide und podocarpoide Tüpfel treten gewöhnlich in grösserer, eiporige oft in kleiner Anzahl bis einzeln auf, doch

1) Ich ziehe diese Bezeichnung der Gothanschen „Markstrahltüpfel“ vor.

gibt es sowohl in dieser Hinsicht als auch in bezug auf die Form der Kreuzungsfeldtüpfel die mannigfaltigsten Uebergänge.

7. Das Fehlen oder Vorhandensein von Tracheiden in den obersten und untersten Stockwerken der Markstrahlen und das Fehlen oder Vorhandensein von Zacken in diesen Tracheiden.

Die Blätter der Coniferen sind wechselständig oder dekussiert gegenständig oder zu dreien — sehr selten viere — quirlig. Sie werden meist von einem, selten von mehreren parallelen Nerven durchzogen. Die oft, insbesondere bei Abietoideen, auftretende Zweispaltung der Bündel ist von Mehrnervigkeit wohl zu unterscheiden. Die Form der Blätter ist sehr mannigfaltig. Man kann die Assimilationsblätter in dieser Hinsicht etwa folgendermassen gruppieren:

a) Mit verschmälserter Basis

α) Breitflächig, flach: *Agathis*-Form

β) Lanzettlich, flach: *Podocarpus*-Form

γ) Schmallanzettlich bis lineal, flach: *Taxus*-Form

δ) Nadelförmig (mit vierkantigem Querschnitt): *Picea*-Form.

b) Mit breiter Basis

α) Breitflächig, dünn: *Araucaria*-Form

β) Schuppenförmig, dicklich: *Cupressus*-Form

γ) Dolchförmig, dicklich: *Wellingtonia*-Form

δ) Nadelförmig (mit sektoralem oder kreisförmigem Querschnitt)
Pinus-Form.

Die Fälle a α und b α sind mit Mehrnervigkeit, die übrigen mit Einnervigkeit der Blätter kombiniert. Die Lang- und Kurztriebe sind gleich oder ungleich beblättert.

Von histologischen Blattcharakteren sind systematisch von Bedeutung:

1. Die Beschaffenheit des die Bündel umgebenden, als Transfusionsgewebe funktionierenden Tracheidensaumes. Derselbe umgibt entweder die Bündel als geschlossener oder offener Hohlzylinder oder flankiert sie in Form zweier Zellplatten. Auch die Beschaffenheit, insbesondere Tüpfelung der ihn zusammensetzenden Zellen ist in verschiedenen Gruppen eine verschiedene.

2. Das Vorhandensein oder Fehlen einer die Bündel — samt dem Tracheidensaume — umgebenden Schutzscheide.

3. Die Zahl und Verteilung der Harzgänge (welche bekanntlich den Blättern und der Rinde gemeinsam sind). Man kann da folgende Fälle unterscheiden:

a) Harzgänge unter den Leitbündeln: Bei mehrnervigen Blättern unter jedem Bündel, bei einnervigen median. In letzterem Falle tritt gelegentlich auch je ein seitlicher Harzgang auf, oder es fehlen die Harzgänge überhaupt.

b) Harzgänge zu den Seiten der Leitbündel: Bei mehrnervigen Blättern zwischen je zwei Strängen ein Harzgang, bei einnervigen je ein Harzgang zu beiden Seiten des Bündels. In beiden Fällen treten mitunter noch akzessorische Harzgänge in verschiedener Zahl und Anordnung auf, in

letzterem Falle fehlt mitunter der eine der beiden transversalen Harzgänge, und der andere rückt mehr oder minder in die Mediane nach abwärts, oder es fehlen beide Harzgänge.

Schliesslich zeigen auch die Stammrinde und die Wurzel der Coniferen systematisch brauchbare Charaktere.

2. Systematische Gliederung.

Nach dem Baue der weiblichen Organe kann man zunächst die drei schon von Richard (1810), allerdings in etwas grösserem Umfange und selbstverständlich nicht mit Berücksichtigung aller heute bekannten Gattungen, begründeten Gruppen unterscheiden.

1. *Taxoideae* (*Taxinae* Richard p. p.). Samenanlagen in der Blüte fast stets einzeln, median, aufrecht bis umgewendet, selten zu zweien, transversal, aufrecht. Ovularschuppen einzeln, zu einem fleischigen oder häutigen, freien oder mehr oder minder mit der Deckschuppe verwachsenen Epimatium werdend, nur wenn zwei Samenanlagen vorhanden, abortierend. Blüten einzeln oder zu wenigblütigen Infloreszenzen vereinigt, welche im Reifestadium nur selten zu Zapfen werden. Samen trocken, ungeflügelt, selten fleischig.

2. *Cupressoideae* (*Cupressinae* Richard p. p.). Samenanlagen in der Blüte mehrere, selten eine, und dann transversal, stets aufrecht. An Stelle der Ovularschuppen ein einheitlicher Ovularwulst vorhanden, welcher reifend zu einer holzigen, selten fleischigen, mit der Deckschuppe innig verwachsenen Fruchtschuppe (Fruchtwulst) wird. Blüten zu Infloreszenzen vereinigt, welche im Stadium der Reife stets zu Zapfen werden. Samen trocken, meist geflügelt.

3) *Abietoideae* (*Abietinae* Richard p. p.). Samenanlagen in der Blüte zwei, transversal, umgewendet. Ovularschuppen zu zweien zu einer freien, holzigen Fruchtschuppe werdend. Blüten zu Infloreszenzen vereinigt, welche zur Reifezeit stets zu Zapfen werden. Samen trocken, meist geflügelt.

Diese drei zweifellos natürlichen Hauptgruppen der Coniferen wurden entweder, wie schon von Richard, einander koordiniert, oder es wurden die Cupressoideen und Abietoideen zu einer den Taxoideen gleichwertigen Hauptgruppe zusammengefasst; so noch im jüngsten Coniferensysteme (Beissner 1909).

Zur Frage der gegenseitigen Beziehungen dieser drei Gruppen muss jedes System Stellung nehmen. Sie kann meines Erachtens nur gelöst werden, wenn man, wie gesagt, alle, auch die vegetativen Merkmale gleichmässig berücksichtigt. Tut man dies, so kommt man zu dem Resultate, dass nicht die Taxoideen, sondern die Abietoideen eine Sonderstellung einnehmen und die Cupressoideen den Taxoideen viel näher stehen als den Abietoideen. Dies ergibt sich vor allem:

1. Aus der Beblätterung: Typen mit schuppenförmigen Assimilationsblättern gibt es nur unter den Taxoideen (*Dacrydium*, *Pherosphaera*, *Microcachrys*) und Cupressoideen, wo sie ja die Regel bilden, dagegen nicht unter den Abietoideen.

2. Aus dem Baue des Holzes¹⁾: Die Hölzer der Taxoideen und Cupressoideen sind zwar nicht ganz gleich gebaut, aber einander doch viel ähnlicher als denen der Abietoideen. Die wichtigsten Unterschiede sind folgende: Harzparenchym ist bei den Taxoideen und Cupressoideen fast immer reichlich, bei den Abietoideen spärlich vorhanden. Bei den beiden erstgenannten Gruppen sind die Markstrahlen in der Regel einreihig, bei der letztgenannten oft mehrreihig. Harzgänge — vertikale und horizontale — kommen bei ersteren niemals, bei letzterer sehr häufig vor. Die Markstrahlzellen sind bei den Abietoideen fast ausnahmslos abietoid getüpfelt, bei den Taxoideen und Cupressoideen meist glatt oder (bei letzteren) juniperoid getüpfelt. Tracheiden kommen in Markstrahlen nur bei Abietoideen vor.

3. Aus dem Baue der Blätter²⁾: Der Tracheidensaum umfasst bei den Abietoideen das Blattbündel in Form eines offenen oder geschlossenen Hohlzylinders und wird von einer aus verholzten Zellen bestehenden Schutzscheide umgeben, bei den Taxoideen und Cupressoideen flankiert er es in Form zweier Platten, während die Schutzscheide entweder vollkommen fehlt oder nur Andeutungen einer solchen, und zwar mit unverholzten Zellen, vorhanden sind. Bei den Abietoideen tritt — mit Ausnahme von *Tsuga* — zu den beiden Seiten des Blattbündels je ein Harzgang auf, nur ausnahmsweise fehlen die Harzgänge gänzlich, bei den Taxoideen und Cupressoideen findet sich ebenso wie bei *Tsuga* nur ein dem Bündel opponierter, median und dorsal gestellter Harzgang, welcher nur bei *Taxus*, dessen Blätter überhaupt keinen Harzgang führen, fehlt, oder neben welchem sehr selten noch je ein transversaler Harzgang auftritt. Bei den Taxoideen mit mehrnervigen Blättern ist jedem Bündel ein dorsaler Harzgang opponiert.

4. Auch aus dem Baue der Rinde und der Wurzel, in bezug auf welchen sich die Taxoideen und Cupressoideen einheitlich, die Abietoideen von ihnen wesentlich abweichend verhalten.

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass man, nach den weiblichen Fortpflanzungsorganen allein urteilend, die drei Hauptgruppen einander koordinieren, wenn man aber auch die vegetativen Merkmale berücksichtigt, eher an eine Vereinigung der Cupressoideen mit den Taxoideen als mit den Abietoideen denken muss. Gegen eine solche Vereinigung sprechen aber zunächst die grossen Differenzen der beiden Gruppen in den weiblichen Fortpflanzungsorganen, und sie ist nur möglich, wenn dieselben durch intermediäre Formen ausgeglichen werden. Solche Formen scheint es mir nun tatsächlich zu geben, und zwar sind es die Taxodioideen, von denen ich glaube, dass sie eine Mittelstellung zwischen den Taxoideen und Cu-

1) Siehe auch p. 5.

2) Es sind hier und im folgenden immer die Assimilationsblätter gemeint.

pressoideen einnehmen. In den wesentlichen Merkmalen der Vegetationsorgane, so insbesondere im Baue des Holzes und der Anordnung des Tracheidensaumes und Harzganges in den Blättern stimmen sie mit diesen beiden Gruppen fast vollkommen überein, in der Form der Blätter ist beispielsweise *Taxodium*, *Glyptostrobus* und *Sequoia* gewissen *Podocarpus*-Arten, so insbesondere die beiden ersteren dem auch als *Taxodium Horsfieldii* beschriebenen *P. imbricatus*, dem sie sogar in der Art der Verzweigung gleichen, ebenso ähnlich, wie die schuppenblättrigen *Arthrotaxis*-Arten an viele Cupressoideen und *Wellingtonia* und *Cryptomeria* an die Jugendformen vieler Cupressoideen erinnern. Minder augenfällig ist die Zwischenstellung der weiblichen Fortpflanzungsorgane der Taxodioiden. Doch lässt sich der *Arthrotaxis*-Zapfen unschwer von dem von Taxoideen wie *Saxegothaea* ableiten, die Zapfen von *Sequoia* und *Wellingtonia* stehen ihrem ganzen Aufbau nach denen der Cupressoideen *Cupressus* und *Chamaecyparis* recht nahe, und *Cryptomeria*, *Taxodium* und *Glyptostrobus* halten in bezug auf die Ausbildung ihrer Zapfen in gewissem Sinne etwa die Mitte zwischen dem *Arthrotaxis*- und *Sequoia*-Typus. Ich stehe demnach nicht an, die *Taxodioidae* als ein Bindeglied zwischen den *Taxoideae* und *Cupressoideae* aufzufassen, und vereinige diese drei Gruppen zu einer neuen Hauptgruppe, welche ich *Taxocupressaceae* benenne.

Von den übrigen Coniferen-Gruppen haben die *Araucarioideae* eine ziemlich isolierte Stellung inne. Ihre Beziehungen zu den *Taxocupressaceae* sind ohne Zweifel sehr lose. Inniger erscheinen noch die zu den *Abietoideae*, vor allem wenn man die Tatsache berücksichtigt, dass sie wie diese fast konstant laterale Harzgänge in den Blättern und überdies stets grosse holzige Zapfen besitzen. Diesen Beziehungen ist um so mehr Bedeutung beizulegen, als es eine Gruppe von Coniferen gibt, welche, wie im folgenden noch näher auseinandergesetzt werden wird, sowohl in bezug auf den Bau der Vegetations- als auch der männlichen und weiblichen Fortpflanzungsorgane den Uebergang zwischen den *Araucarioideae* und *Abietoideae* bildet: die *Cunninghamioideae*, bestehend aus den Gattungen *Cunninghamia* und *Sciadopitys*. Ich fasse daher die drei Gruppen *Araucarioideae*, *Cunninghamioideae* und *Abietoideae* als eine den *Taxocupressaceae* zu koordinierende Hauptgruppe zusammen und nenne dieselbe *Abietaceae*¹⁾.

In den folgenden Zeilen will ich mein Coniferensystem etwas ausführlicher darstellen und begründen.

I. Die Typen der ersten Hauptgruppe, der *Taxocupressaceae*, haben wenigblütige weibliche Infloreszenzen oder einzelnstehende Blüten. Es ist eine Ovularschuppe vorhanden, oder die Ovularschuppen sind abortiert, oder es tritt an Stelle derselben ein Ovularwulst auf. Die Samenanlagen treten

1) L. C. M. Richard, der Begründer des ältesten massgebenden Coniferensystems (in Ann. Mus. Hist. nat. XVI, Paris 1810, und Mém. s. Con. et Cyc., Paris 1826, herausgegeben von A. Richard), fasst diese Gruppe, natürlich ohne alle ihre Gattungen zu kennen, bereits in dem oben angegebenen Umfange auf und nennt sie *Abietinae* (1810) bzw. *Abietinae* (1826). Daher hat sie als Familie *Abietaceae* zu heissen.

im ersteren Falle in Ein-, in letzterem meist in Zwei- oder Mehrzahl auf, sind aufrecht, schief, horizontal oder umgewendet und haben ein ein-, selten zweischichtiges Integument. Zapfenbildung findet nur bei einem Teile der Formen statt. Die Zapfen sind holzig oder fleischig, die Samen trocken, selten fleischig.

Die Längstracheiden des Holzes sind pinoid oder taxoid verdickt. Harzparenchym ist meist reichlich vorhanden, seltener spärlich oder fehlend. Die Markstrahlen sind meist einreihig oder nur partiell zweireihig. Harzgänge fehlen fast ausnahmslos, Tracheiden in den Markstrahlen konstant. Die Markstrahlzellen sind glatt oder juniperoid getüpfelt. Der Tracheidensaum umgibt die Blattbündel in Form von Platten, eine Schutzscheide fehlt in der Regel oder besteht, wenn vorhanden, — mit Ausnahme von *Sequoia* — aus unverholzten Zellen. Die Harzgänge treten in einnervigen Blättern normalerweise nur in der Einzahl auf und sind dorsal gestellt und dem Bündel opponiert. Bei *Taxus* fehlen sie, in den mehrnervigen Blättern von *Podocarpus* sect. *Nageia* ist jedem Bündel ein dorsaler Harzgang opponiert; selten (konstant bei *Sequoia*) tritt neben dem medianen noch je ein lateraler Harzgang zu beiden Seiten des Blattbündels auf.

Die Blätter sind selten mehrnervig und breitflächig mit verschmälerter Basis (nur bei *Podocarpus* sect. *Nageia*), gewöhnlich einnervig, und in diesem Falle entweder lanzettlich bis lineal (mit verschmälerter Basis) oder dolch- bis schuppenförmig (mit breiter Basis). Die Verzweigung erfolgt entweder nur durch Langtriebe, oder durch Langtriebe und — mitunter abfallende — vielblättrige langtrieb- oder phyllokladienartige Kurztriebe. Kurztriebe nach Lärchen- oder Föhrenart kommen niemals vor.

Die Familie der *Taxocupressaceae* zerfällt in drei Unterfamilien: die *Taxoideae*, *Taxodioideae* und *Cupressoideae*.

1. Die *Taxoideae* haben meist wenig- bis einblütige weibliche Infloreszenzen mit uniovulaten Blüten. Die Ovularschuppe ist frei oder mit der Deckschuppe mehr oder minder verwachsen und wird zu einem fleischigen oder häutigen Epimatium. Nur *Cephalotaxus* bildet eine Ausnahme, indem er die einzige Coniferengattung ist, bei welcher zwei freie, allerdings vollkommen zur Bildung der Ovula aufgebrauchte Ovularschuppen angenommen werden müssen. Die Samenanlagen sind aufrecht, schief, horizontal oder umgewendet und, wenn einzeln, median gestellt. Die Blütengefäßbündel enden in den Samenanlagen oder zwischen diesen und der Ovularschuppe. Nur wenige Formen bilden Fruchtzapfen. Die Samen sind ungeflügelt und trocken, wiederum mit Ausnahme von *Cephalotaxus*, der fleischige Samen besitzt. Die Zahl der Pollensäcke beträgt acht bis zwei. Die Geschlechterverteilung ist meist diöcisch. Die Blätter sind zu allermeist wechselständig, einnervig und dann lanzettlich bis lineal, oder dolch- bis schuppenförmig, selten (*Podocarpus* sect. *Nageia*) mehrnervig und dann breitflächig mit verschmälerter Basis. Keimblätter sind zuallermeist zwei vorhanden.

Die *Taxoideae* gliedern sich in drei Triben: die *Cephalotaxaceae*, *Taxaceae* und *Podocarpeae*.

a) Die *Cephalotaxaceae* (*Cephalotaxus*) besitzen zapfenähnliche weibliche Infloreszenzen, welche sich jedoch im Fruchtstadium nicht zu Zapfen entwickeln, mit mehreren dekussiert gestellten Deckschuppenpaaren. In der Achsel jeder fertilen Deckschuppe sitzen zwei freie, aufrechte Samenanlagen. Ovularschuppen sind keine vorhanden, doch ist anzunehmen, dass in Homologie mit dem Wulste an der Basis der Samen von *Ginkgo* und im Gegensatz zu allen anderen Coniferen jeder Samenanlage eine solche entspricht, aber entweder vollkommen zur Bildung derselben aufgebraucht oder aber infolge Raummangels in ihrer Ausbildung unterdrückt wurde. Im reifenden Samen werden wie bei *Ginkgo* und den Cycadeen und zum Unterschiede von allen übrigen Coniferen die äusseren Schichten des Integuments fleischig, die inneren hart. Gewöhnlich gelangt innerhalb einer Infloreszenz nur ein grosser, steinfruchtartiger Same zur Entwicklung. Die Deckschuppen und das zwischen den zwei Samenanlagen befindliche sterile Ende der Blüte erhärten und bilden eine Art Receptaculum. Die männlichen Blüten sind zu Infloreszenzen vereinigt. Die Zahl der Pollensäcke beträgt vier bis zwei, meist drei. Der Pollen hat keine Luftblasen. Die Längstracheiden des Holzes sind taxoid verdickt, die Markstrahlzellen glatt; die Kreuzungsfeldtüpfel podocarpoid (ob immer?), Harzparenchym ist spärlich oder reichlich vorhanden. Die *Cephalotaxaceae* sind die einzige Coniferengruppe mit einem das Mark des Stammes und der Aeste durchziehenden Harz gange und stimmen hierin mit *Ginkgo* überein. Ueberdies kommen im Marke ihres Stammes Tüpfeltracheiden vor, ein im Pflanzenreiche einzig dastehendes Verhalten¹⁾. Die Blätter sind lanzettlich bis lineal, stets einnervig.

b) Die *Taxaceae* (*Torreya*, *Taxus*) sind durch einblütige weibliche Infloreszenzen ausgezeichnet, welche einzeln aus der Achsel spiralg gestellter Hochblätter sehr reduzierter Sprösschen entspringen, und zwei (*Torreya*) oder drei (*Taxus*) dekussiert gestellte Paare von Deckschuppen und eine — offenbar sekundär — terminal gestellte, aus einer freien Ovularschuppe und einem Ovulum bestehende Blüte tragen. Bei *Torreya* trägt ein solches Sprösschen normalerweise zwei einander gegenüberstehende, bei *Taxus* dagegen nur eine Infloreszenz. Die Samenanlage ist aufrecht. Das Epimatium hat die Form eines fleischigen Bechers („Arillus“ oder „Cupula“). Zapfenbildung erfolgt selbstverständlich nicht. Der Same ist trocken. Die männlichen Blüten stehen — normalerweise — einzeln. Die Zahl der Pollensäcke ist acht bis vier. Bei *Taxus* sind sie — es ist dies der einzige Fall unter den Coniferen — schildförmig angeordnet. Der Pollen hat keine Luftblasen. Die Längstracheiden des Holzes sind taxoid verdickt, die Markstrahlzellen glatt, die Kreuzungsfeldtüpfel podocarpoid bis eiporig. Das Harzparenchym ist spärlich vorhanden. Die Blätter sind lineal und einnervig.

c) Die *Podocarpeae* haben wenigblütige weibliche Infloreszenzen oder einzelstehende Blüten. Die Deckschuppen sind wechselständig oder dekus-

1) Siehe Rothert in Ber. D. Bot. Ges. XVII, p. 275 (1899).

siert gegenständig. Die Blüte besteht immer aus einer (manchmal abortierten?) Ovularschuppe mit dazugehöriger Samenanlage. Ersterer ist frei oder mit der Deckschuppe mehr oder weniger verwachsen oder an ihr hinaufgerückt. Die Samenanlagen sind aufrecht, schief, horizontal oder umgewendet. In letzterem Falle sind sie oft vollkommen mit der Ovularschuppe verwachsen und von ihr umfasst („anatrop“). Zapfenbildung findet nur bei wenigen Formen statt. Das Epimatium ist fleischig oder häutig und umfasst den trockenen Samen entweder nur an der Basis allseitig als Becher oder einseitig als Schüppchen oder umgibt ihn ringsum als fleischige Hülle. Bei Zapfenbildung gehen die Zapfenschuppen aus den Deckschuppen hervor. Die männlichen Blüten sind zumeist einzeln, selten zu Infloreszenzen vereinigt (*Podocarpus*- und *Phyllocladus*-Arten). Pollensäcke sind immer zwei. Der Pollen hat (ob immer?) Luftblasen. Die Längstracheiden des Holzes sind pinoid, selten taxoid (*Phyllocladus alpinus*) verdickt, die Markstrahlzellen glatt, selten fast juniperoid getüpfelt, die Kreuzungsfeldtüpfel podocarpoid oder eiporig. Das Holzparenchym ist reichlich bis sehr reichlich vorhanden. Die Blätter sind entweder mehrnervig und dann breitflächig mit verschmälerter Basis, oder einnervig und dann breitlanzettlich bis lineal oder dolch- bis schuppenförmig.

Die Tribus ist in vier Subtriben: *Podocarpinae*, *Phyllocladinae*, *Pterosphaerinae* und *Saxegothaeinae* gegliedert.

α) Die *Podocarpinae* [*Podocarpus*¹⁾, *Dacrydium*²⁾] haben wenig- bis einblütige weibliche Infloreszenzen bzw. einzelnstehende Blüten. Die Ovularschuppe ist frei oder mit der Deckschuppe mehr oder weniger bis vollkommen verwachsen. Die Stellung der Samenanlagen und ihr Verhältnis zur Fruchtschuppe ist sehr mannigfaltig. Es gibt alle Uebergänge von aufrechten bis zu völlig umgewendeten und von der Fruchtschuppe nur an der Basis angewachsenen zu ringsum von ihr umgebenen Samenanlagen. Zapfen werden niemals gebildet. Das Epimatium ist fleischig und entweder als den Samen basal oder einseitig umfassender Becher oder allseitig umgebende Hülle entwickelt. Bei *Podocarpus* kommt oft durch Fleischigwerden der Deckschuppenbasen und Infloreszenzachsen („Receptaculum“) eine Art Scheinfrucht zustande. Die Markstrahlzellen sind glatt, die Kreuzungsfeldtüpfel podocarpoid oder eiporig. Gewisse Dacrydien erinnern im Holzbau an die Araucarioideen. Von Blattformen kommen alle für die Tribus angegebenen vor.

β) Die *Phyllocladinae* (*Phyllocladus*) besitzen wenigblütige weibliche Infloreszenzen. Die Ovularschuppe ist frei und umhüllt die aufrechte Samenanlage in ihrem unteren Teile als ring- oder becherförmiger Wulst. Zapfenbildung findet nicht statt. Das Epimatium ist ein den Samen am Grunde oder der ganzen Länge nach einhüllender Becher. Die Deckschuppen und die Achse erhärten und bilden eine Art Receptaculum für

1) Inklusive *Acmopyle* und *Polypodiopsis*.

2) Inklusive *Lepidothamnus*.

die Samen. Die Markstrahlzellen sind glatt, die Kreuzungsfeldtüpfel eiporig. Die Verzweigung der oberirdischen Achsen erfolgt durch Langtriebe und als Phyllokladien ausgebildete Kurztriebe mit sehr stark reduzierten Blättern — ein unter den Coniferen einzig dastehendes Verhalten. Auch die Blätter der Langtriebe sind sehr klein und von pfriemlicher Gestalt, mit nicht verschmälterter Basis.

γ) Die *Pherosphaerinae* (*Pherosphaera*) sind leider nur unvollkommen bekannt. Sie haben wenigblütige, zapfenartige weibliche Infloreszenzen. Die Ovularschuppe fehlt wahrscheinlich. Die Samenlage ist aufrecht. Ihr Integument besteht aus zwei Schichten, von denen im Laufe der Entwicklung die äussere häutig wird und die innere erhärtet. Die erstere ist auch schon als Ovularschuppe angesprochen worden, was wohl unrichtig sein dürfte, da *Microcachrys*, die zweite Coniferen-Gattung, für welche ein derartig zweischichtiges Integument angegeben wird, ausserdem eine Ovularschuppe besitzt. Im Fruchtstadium ist *Pherosphaera* bisher nicht beobachtet worden. Die Markstrahlzellen sind glatt, die Kreuzungsfeldtüpfel eiporig. Die Blätter sind schuppenförmig.

δ) Für die *Saxegothacinae* (*Saxegothaea*, *Microcachrys*) sind gleichfalls wenigblütige, zapfenartige weibliche Infloreszenzen charakteristisch. Die Ovularschuppe ist an der Deckschuppe hinaufgerückt und mit ihr derart verwachsen, dass ihre Spitze nach abwärts gerichtet ist. Sie umhüllt die gleichfalls hinaufgerückte, umgewendete Samenanlage nur von aussen. Für *Microcachrys* wird ein zweischichtiges Integument nach Art von *Pherosphaera* angegeben. Aus den weiblichen Infloreszenzen entstehen fleischige Fruchtzapfen. Die Zapfenschuppen gehen aus den fleischig werdenden Deckschuppen hervor. Das häutige Epimatium umgibt die Samen an ihrer nach oben gerichteten Basis. Die Markstrahlzellen sind entweder an den Horizontalwänden (bei Mehrstöckigkeit der Markstrahlen) stark getüpfelt (*Saxegothaea*) oder glatt (*Microcachrys*), die Kreuzungsfeldtüpfel podocarpoid (*Saxegothaea*) oder eiporig (*Microcachrys*). Die Blätter sind lineal (*Saxegothaea*) oder schuppenförmig (*Microcachrys*).

2. Die *Taxodioideae*, die zweite Unterfamilie der *Taxocypressaceae*, haben stets mehrblütige weibliche Infloreszenzen mit pluri- bis biovulaten Blüten. Statt der Ovularschuppen ist ein sich von der Deckschuppe nur wenig abhebender Wulst vorhanden. Die Samenanlagen sind aufrecht oder — wenigstens zuletzt — umgewendet. Ihre Zahl beträgt neun bis zwei. Die Blütengefässbündel enden in dem Ovularwulste. Es werden stets holzige Fruchtzapfen gebildet. Der Ovularwulst wird zur Fruchtschuppe (Fruchtwulst). Die Zapfenschuppen sind spiralig gestellt und entstehen aus dem verholzenden Verwachsungsprodukte von Deck- und Fruchtschuppe, welche beide auch im Reifestadium meist noch deutlich unterscheidbar sind. Die Samen sind trocken und ungeflügelt oder mit schmalen Hautsaume versehen. Die männlichen Blüten stehen einzeln oder in Infloreszenzen (*Taxodiceae*) oder sind infloreszenzartig gehäuft (*Cryptomericeae*). Pollensäcke sind acht bis zwei vorhanden. Die Pollenkörner haben keine Luftblasen.

Die Geschlechterverteilung ist meist monöisch. Die Längstracheiden des Holzes sind pinoid verdickt, die Markstrahlzellen glatt. Harzparenchym ist meist reichlich vorhanden. Die Blätter sind wechselständig, einnervig und lineal oder dolch- oder schuppenförmig. Die Zahl der Keimblätter beträgt zwei bis sechs.

Die *Taxodioideae* zerfallen in vier Triben: die *Arthrotaxaceae*, *Sequoiaceae*, *Cryptomeriaceae* und *Taxodiaceae*.

a) Die *Arthrotaxaceae* (*Arthrotaxis*) haben pluriovulate weibliche Blüten. Die Samenanlagen — drei bis sechs — sind wenigstens zuletzt umgewendet. Die Zapfenschuppen sind Flachschnuppen¹⁾. Die Fruchtschuppe hebt sich als Querwulst von der Innenseite der Deckschuppe ab. Pollensäcke sind nur zwei vorhanden. Die Kreuzungsfeldtüpfel sind sehr klein (cupressoid?). Die Sprosse sind insgesamt Langtriebe, die Blätter haben Dolch- bis Schuppenform.

Dieser Gruppe ist vielleicht auch die jüngst von Hayata (1908) beschriebene, leider unvollkommen bekannte „*Cunninghamia Konishii*“ als eigenes, von *Cunninghamia* zu trennendes Genus anzuschließen.

b) Die *Sequoiaceae* (*Wellingtonia*, *Sequoia*) haben pluriovulate weibliche Blüten. Die Samenanlagen — meist fünf — sind zuerst aufrecht und zuletzt umgewendet. Die Zapfenschuppen sind Schildschuppen. Die Zahl der Pollensäcke beträgt fünf bis drei (nur ausnahmsweise zwei). Die Kreuzungsfeldtüpfel sind cupressoid (*Wellingtonia*) oder zwischen cupressoider und eiporiger Beschaffenheit intermediär (*Sequoia*). Im jungen Holze kommen Harzgänge vor. Die Blätter von *Sequoia* führen neben dem medianen stets zwei seitliche Harzgänge. Es sind nur Langtriebe vorhanden. Die Blätter sind dolchförmig (*Wellingtonia*) oder lineal (*Sequoia*).

c) Die *Cryptomeriaceae* (*Cryptomeria*) haben pluriovulate weibliche Blüten. Die Samenanlagen — sechs bis drei — sind aufrecht. Die Zapfenschuppen sind Flachschnuppen. Der freie Apikalteil der Fruchtschuppe ist kämmig drei- bis fünfspaltig. Die Zahl der Pollensäcke beträgt fünf bis drei. Die Kreuzungsfeldtüpfel sind cupressoid. Es sind nur Langtriebe vorhanden. Die Blätter sind dolchförmig.

d) Die *Taxodiaceae* [*Taxodium*, *Glyptostrobus*²⁾] haben biovulate weibliche Blüten. Die Samenanlagen sind aufrecht, die Zapfenschuppen Flachschnuppen. Der freie, die Deckschuppe überragende Teil der Fruchtschuppe ist wellig gekerbt und auf der Aussenseite den Kerben entsprechend längsgefurcht.

1) Ich bezeichne als „Flachschnuppe“ eine Zapfenschuppe, bei welcher die Spitze der Deckschuppe, wenn sie sich überhaupt abhebt, am Rücken entspringt, und welche im medianen Längsschnitte gegen die Spitze zu verschmälert oder doch nicht auffällig verbreitert ist, als „Schildschuppe“ eine solche, welche an der Spitze von einer großen, auf der Längsachse der Schuppe senkrecht stehenden Fläche, in deren Mitte meist die Deckschuppenspitze entspringt, begrenzt wird und im medianen Längsschnitte demnach keilförmig verbreitert ist.

2) Die beiden Gattungen stehen einander sehr nahe und sind vielleicht in eine zu vereinigen.

Die Zahl der Pollensäcke beträgt acht bis fünf. Die Kreuzungsfeldtüpfel sind zum Teil cupressoid, zum Teil eiporig mit entsprechenden Uebergängen („glyptostroboid“), gedrängt (*Glyptostrobus*) oder zwischen glyptostroboider und cupressoider Beschaffenheit intermediär (*Taxodium*). Ausser den mit dolch- und schuppenförmigen Blättern besetzten Langtrieben sind lange, viele lineale Blätter in zweizeiliger Anordnung tragende Kurztriebe vorhanden, welche am Ende jeder Vegetationsperiode abfallen.

3. Die dritte Unterfamilie der *Taxocupressaceae*, die *Cupressoideae*, ist gleichfalls durch den Besitz mehrblütiger weiblicher Infloreszenzen mit pluri- bis uniovulaten Blüten ausgezeichnet. Statt der Ovularschuppen ist ein mit der Deckschuppe zu einer vollkommen einheitlichen Bildung verbundener Ovularwulst vorhanden. Die Samenanlagen, dreissig bis eine an der Zahl, in letzterem Falle transversal gestellt, sind stets aufrecht. Die Blütengefässbündel enden in den Ovularschuppen. Es werden holzige oder zum Teil oder gänzlich fleischige Fruchtzapfen gebildet. Die Zapfenschuppen sind gegenständig oder quirlig gestellt und entstehen aus dem verholzenden oder ganz oder nur im äusseren Teile fleischig werdenden Verwachsungsprodukte von Deck- und Fruchtschuppe. Der Ovularwulst wird zur Fruchtschuppe (Fruchtwulst). Das terminale Ende der Deckschuppe hebt sich oft als Spitze oder Nabel vom Rücken oder der Schildfläche der sonst einheitlich erscheinenden Zapfenschuppe ab. Die Samen sind trocken und geflügelt oder ungeflügelt. Die männlichen Blüten stehen einzeln oder in Infloreszenzen (*Arceuthos*). Die Zahl der Pollensäcke beträgt fünf bis drei. Die Pollenkörner haben keine Luftblasen. Die Geschlechterverteilung ist meist monöisch. Die Längstracheiden des Holzes sind pinoid verdickt, die Markstrahlzellen glatt oder juniperoid getüpfelt. Das Harzparenchym ist meist reichlich vorhanden. Die Blätter sind gegenständig oder in Quirlen zu dreien, selten zu vieren, einnervig und lineal, dolch- oder schuppenförmig. Nicht selten findet sich an den plagiotropen Sprossen weitgehender Dimorphismus der transversal und median gestellten Assimilationsblätter. Keimblätter sind meist zwei, seltener drei bis fünf vorhanden.

Innerhalb der *Cupressoideae* kann man vier Triben: die *Cupresseae*, *Thujopseae*, *Actinostrobeae* und *Junipercae*, unterscheiden.

a) Die *Cupresseae* (*Cupressus*, *Chamaecyparis*) haben dreissig bis zwei Samenanlagen, Trockenzapfen mit klappigen Schildschuppen, glatte Markstrahlzellen und cupressoider Kreuzungsfeldtüpfel und gegenständig dekussierte¹⁾, schuppenförmige Blätter;

b) die *Thujopseae* (*Thujopsis*, *Libocedrus*, *Thuja*, *Biota*) fünf bis eine Samenanlage, Trockenzapfen mit dachigen Flachsuppen, glatte oder juni-

1) Ausnahmsweise stehen auch bei *Cupresseae* und *Thujopseae* die Blätter in drei- oder vierzähligen Quirlen. (Vgl. A. Braun, Individ. d. Pfl., p. 49 [1853].) In letzterem Falle handelt es sich wohl um Scheinquirle. Ich selbst beobachtete dreizählig gestellte dolchförmige Blätter an jungen *Cupressus*-Pflänzchen.

peroid getüpfelte (*Libocedrus decurrens*) Markstrahlzellen und cupressoide Kreuzungsfeldtüpfel und gegenständig dekussierte¹⁾, schuppenförmige Blätter;

e) die *Actinostrobae* [*Fitxroya*²⁾, *Actinostrobus*, *Callitris*] mehrere bis eine Samenanlage, Trockenzapfen mit klappigen Flachschnuppen, glatte oder juniperoid getüpfelte (*Fitxroya*) Markstrahlzellen und cupressoide, mitunter sehr kleine Kreuzungsfeldtüpfel und gegenständig dekussierte oder in drei- bis vierzähligen Quirlen angeordnete, schuppen- oder dolchförmige Blätter;

d) die *Juniperaceae* [*Arceuthos*, *Juniperus*, *Sabina*³⁾] endlich zwei bis eine Samenanlage, Beerenzapfen mit klappigen oder dachigen Zapfenschuppen, Flachschnuppen bei *Arceuthos* und meist auch bei *Juniperus*, Schildschuppen bei *Sabina*, juniperoid getüpfelte Markstrahlzellen und cupressoide Kreuzungsfeldtüpfel und in dreizähligen Quirlen stehende oder — wenigstens partiell — gegenständige (*Sabina*), schuppen- oder dolchförmige (*Sabina*) oder lineale, an der Basis verschmälerte (*Arceuthos*, *Juniperus*) Blätter. An den Zapfen ist entweder die ganze Zapfenschuppe fleischig (*Juniperus*, *Sabina*) oder nur der äussere (der Deckschuppe entsprechende?) Teil (*Arceuthos*), während in diesem Falle die inneren (den Fruchtwülsten entsprechenden?) Teile mit den Samenschalen zu einem dreifächerigen Steingehäuse verwachsen sind.

II. Die Typen der zweiten Hauptgruppe, der *Abietaceae*, haben vielblütige weibliche Infloreszenzen, deren Blüten eine — median gestellte — oder mehrere stets umgewendete Samenanlagen mit einschichtigem Integumente besitzen. Die Blütengefässbündel enden meist in den Ovularschuppen oder versorgen sie doch mit starken Aesten. Die Ovularschuppen werden, einzeln oder zu mehreren verwachsend, zu holzigen Fruchtschuppen. Es werden stets holzige Fruchtzapfen gebildet. Die Samen sind trocken.

Die Längstracheiden des Holzes sind pinoid, araucarioid oder piceoid verdickt. Das Harzparenchym fehlt meistens. Die Markstrahlen sind ein- bis mehrreihig. Harzgänge, vertikale und horizontale, sind oft vorhanden, ebenso Tracheiden der Markstrahlen. Die Markstrahlzellen sind glatt oder abietoid getüpfelt. Der Tracheidensaum flankiert das Blattbündel in Form zweier Platten oder umfasst es als offener oder geschlossener Zylinder; eine Schutzscheide ist zumeist vorhanden und besteht aus verholzten Zellen. Sowohl in ein- als auch mehrnervigen Blättern sind fast stets lateral gestellte Harzgänge vorhanden. Hierzu kommen bei manchen Formen noch median, und zwar meist dorsal, seltener auch ventral gestellte Harzgänge. Die einzige Gattung *Tsuga* besitzt nach Art der Taxocupressaceen nur einen medianen dorsalen Harzgang.

1) Siehe Anmerkung p. 16.

2) *Fitxroya* nimmt eine Art Mittelstellung zwischen den *Actinostrobae* und *Thuja-pseae* ein.

3) Die generische Trennung von *Sabina* und *Juniperus* erscheint mir auch aus pflanzengeographischen Gründen gerechtfertigt, denn *Juniperus* ist, von der zirkumpolaren *J. nana* abgesehen, altweltlich, *Sabina* alt- und neuweltlich.

Die Blätter sind stets wechselständig, selten mehrnervig und breitflächig mit breiter oder verschmälerter Basis, gewöhnlich aber einnervig und in diesem Falle entweder schmal-lanzettlich, lineal oder nadelförmig (mit verschmälerter Basis) oder langnadel- oder dolch- oder selten auch schuppenförmig (mit breiter Basis). Die Verzweigung erfolgt entweder nur durch Langtriebe oder durch solche und abfallende langtriebartige Kurztriebe mit anderer Form der Blätter, oder durch Langtriebe und echte persistierende oder abfallende Kurztriebe mit gestauchter Achse. Die persistierenden Kurztriebe können zu Langtrieben auswachsen und sind vielblättrig, und ihre Blätter gleichen denen der Langtriebe, die abfälligen haben eine beschränkte Blatzzahl (1—5), und die Blätter sind von denen der Langtriebe wesentlich verschieden.

Die Familie der *Abietaceae* zerfällt in drei Unterfamilien: die *Araucarioideae*, *Cunninghamioideae* und *Abietoideae*.

1. Die *Araucarioideae* haben uniovulate weibliche Blüten. Die Ovularschuppe umschliesst die mediane, umgewendete Samenanlage ringsum und ist entweder nur mit ihrer Basis oder mit dem unteren Teile ihrer Aussenseite der Deckschuppe angewachsen. Die Zapfenschuppen entstehen ganz — oder unter minimaler Beteiligung der Ovularschuppe — aus den verholzenden Deckschuppen. Die Samen lösen sich entweder von der Deckschuppe ab oder bleiben mit dieser verbunden. Die männlichen Blüten stehen einzeln. Die Staubblätter besitzen zahlreiche (15—5) Pollensäcke. Die Pollenkörner haben keine Luftblasen. Die Geschlechterverteilung ist diöcisch, seltener monöcisch. Die Längstracheiden des Holzes sind araucarioid verdickt. Harzparenchym fehlt (oder tritt spärlich auf?). Die Markstrahlen sind einreihig und führen keine Tracheiden. Harzgänge fehlen. Die Markstrahlzellen sind glatt (oder auch schwach getüpfelt?). Die Kreuzungsfeldtüpfel sind gedrängt und zahlreich (3—11 und mehr) auf dem Kreuzungsfelde, behöft, mit schräg-elliptischem Porus (also podocarpoid). Die Markstrahlzellen erscheinen, tangential gesehen, wie aufgeblasen. Der Tracheidensaum flankiert das Blattbündel in Form zweier Platten, die Schutzscheide fehlt. Die Blätter sind mehrnervig oder einnervig und von sehr verschiedenartiger Gestalt. Die Verzweigung erfolgt entweder nur durch Langtriebe oder durch solche und abfallende langtriebartige Kurztriebe. Die Zahl der Keimblätter beträgt zwei bis vier.

Die *Araucarioideae* gliedern sich in zwei Triben: die *Agatheae* und *Araucarieae*.

a) Bei den *Agatheae* (*Agathis*) ist die Ovularschuppe nur mit ihrer nach oben gewendeten Basis mit der Deckschuppe vereinigt. Die Samen lösen sich von der Deckschuppe ab und sind einseitig geflügelt. Die männlichen Blüten entspringen in den Blattachseln. Die Blätter sind mehrnervig und breitflächig mit verschmälerter Basis. Zwischen je zwei Blattbündeln verläuft je ein Harzgang und gewöhnlich auch je einer ausserhalb der beiden äussersten Bündel. Es sind nur Langtriebe vorhanden. Die Zahl der Keimblätter beträgt zwei.

b) Bei den *Araucariaceae* (*Araucaria*) ist die Ovularschuppe mit der unteren Hälfte ihrer Aussenseite der Deckschuppe angewachsen und hebt sich oft gegen oben zu als ligularartige Bildung von deren Innenfläche ab. Die Samen bleiben mit der holzigen, mitunter geflügelten Deckschuppe verbunden und gelangen gemeinsam mit derselben zur Verbreitung. Die Endospermzellen führen Stärke, im Gegensatz zu allen anderen Coniferen, welche fetthaltiges Endosperm besitzen. Die männlichen Blüten stehen terminal. Die Blätter sind entweder mehrnervig und breitflächig mit breiter Basis oder aber einnervig mit breiter oder wenig verschmälterter Basis, lanzettlich bis lineal oder dolch- bis fast schuppenförmig. In mehrnervigen Blättern sind die Harzgänge entweder einzeln seitlich zwischen je zwei Bündeln und ausserhalb der äussersten Bündel oder aber einzeln unterhalb jedes Bündels anzutreffen; in einnervigen Blättern sind sie verschiedenartig verteilt, indem entweder zwei mediane, ein dorsaler und ein ventraler, und ausserdem je ein transversaler oder aber nur die beiden medianen oder nur der mediane dorsale auftreten. Es sind entweder nur Langtriebe vorhanden oder aber bei dolchblättrigen Formen auch abfallende langtriebartige Kurztriebe mit schuppenähnlichen Blättern. Die Zahl der Keimblätter beträgt zwei oder vier. Bei den Typen der Sectio *Colymbea* erfolgt die Keimung hypogäisch, wobei die Kotyledonen im Samen bleiben, ein Verhalten, wie es unter den Coniferen nur noch bei *Keteleeria* vorkommen soll.

2. Die *Cunninghamioideae* haben pluriovulate weibliche Blüten. Die Ovularschuppen sind auf ihrer Aussenseite mit der Deckschuppe verwachsen und heben sich nur mit der Spitze in Form eines Querwulstes oder -streifens von ihr ab und tragen auf der Innenseite die umgewendeten Samenanlagen. Die Zapfenschuppen entstehen aus dem verholzenden Verwachnungsprodukte von Deck- und Fruchtschuppe. Die Samen sind frei und schmal geflügelt. Die männlichen Blüten sind zu terminal gestellten, durchwachsenen Infloreszenzen vereinigt. Die Zahl der Pollensäcke beträgt vier bis zwei. Die Pollenkörner haben keine Luftblasen. Die Geschlechterverteilung ist monöcisch (oder auch diöcisch?). Die Längstracheiden des Holzes sind pinoid verdickt, die Markstrahlzellen glatt. Die Markstrahlen sind einreihig und entbehren der Tracheiden. Der Tracheidensaum flankiert die Blattbündel in Form zweier Platten und wird von einer aus verholzten Zellen bestehenden Schutzscheide umgeben. Die Blätter sind einnervig und von verschiedener Gestalt und Verteilung der Harzgänge. Die Verzweigung erfolgt entweder nur durch Langtriebe, oder es sind ausser solchen noch abfallende, zweiblättrige Kurztriebe vorhanden. Die Zahl der Keimblätter beträgt zwei bis ?.

Die *Cunninghamioideae* zerfallen in zwei Triben: die *Cunninghamiaceae* und *Sciadopityaceae*.

a) Bei den *Cunninghamiaceae* (*Cunninghamia*) haben die weiblichen Blüten drei Samenanlagen. Die Zahl der Pollensäcke beträgt vier bis drei. Das Harzparenchym ist reichlich vorhanden. Die Kreuzungsfeldtüpfel sind zum

Teil cupressoid, zum Teil eiporig mit entsprechenden Uebergängen („glyptostroboid“). Die Markstrahlzellen erscheinen, tangential gesehen, wie aufgeblasen, was nur noch bei den *Araucarioideae* und einigen Dacrydrien vorkommt. Es sind nur Langtriebe vorhanden. Die Blätter sind lineallanzettlich mit kaum verschmälterter Basis und führen einen medianen dorsalen und zwei laterale Harzgänge.

b) Die *Sciadopityeae* (*Sciadopitys*) besitzen weibliche Blüten mit sieben bis neun Samenanlagen. Die Zahl der Pollensäcke beträgt zwei. Das Harzparenchym ist spärlich vorhanden. Die Kreuzungsfeldtüpfel sind unregelmässig eiporig¹⁾. Es sind Langtriebe und Kurztriebe vorhanden. Die ersteren haben nur kleine dünnscuppige Blätter, die letzteren je zwei langnadelige, zu einem „Symphyllodium“ verwachsene Assimilationsblätter. In den letzteren verläuft eine grössere Anzahl lateraler Harzgänge.

3. Für die *Abietoideae* sind biovulate weibliche Blüten und von der Deckschuppe vollkommen freie, die umgewendeten Samenanlagen auf der Innenseite tragende Ovularschuppen charakteristisch. Die Zapfenschuppen sind die verholzten Fruchtschuppen. Die Samen sind frei und breit geflügelt bis ungeflügelt. Die männlichen Blüten stehen einzeln terminal oder axillär, wobei sie in letzterem Falle oft infloreszenzartig gehäuft sind, oder sind zu terminalen durchwachsenen(?) Infloreszenzen (*Keteleeria*, *Pseudolarix*) vereinigt. Die Zahl der Pollensäcke beträgt zwei. Die Pollenkörner haben zumeist Luftblasen. Die Geschlechterverteilung ist in der Regel monöcisch. Die Längstracheiden des Holzes sind pinoid oder piceoid, selten taxoid verdickt. Harzparenchym ist spärlich vorhanden oder fehlt. Die Markstrahlen sind einreihig oder mehrreihig und führen oft Tracheiden. Harzgänge sind oft vorhanden. Die Markstrahlzellen sind zumeist abietoid getüpfelt, seltener glatt. Die Kreuzungsfeldtüpfel sind behöft oder eiporig. Der Tracheidensaum umgibt die Blattbündel in Form eines offenen oder geschlossenen Zylinders und wird von einer aus verholzten Zellen bestehenden Schutzscheide umgeben. Innerhalb der Schutzscheide ist das Bündel oft in zwei durch Parenchym gesonderte Stränge geteilt, ein Verhalten, welches bei den anderen Coniferen in der Regel nicht vorkommt, selten angedeutet ist. Die Blätter sind einnervig und von verschiedener Gestalt und Verteilung der Harzgänge. Die Verzweigung erfolgt entweder nur durch Langtriebe oder es sind ausser diesen noch verschieden gestaltete Kurztriebe vorhanden. Die Zahl der Keimblätter ist stets grösser als zwei (4—16). Bei *Keteleeria* soll die Keimung hypogäisch erfolgen.

Die *Abietoideae* gliedern sich in zwei Triben: die *Sapineae* und *Pineae*.

a) Die *Sapineae* haben stets ungenabelte Fruchtschuppen. Die Längstracheiden des Holzes sind pinoid, piceoid (insbesondere *Picea* und *Larix*) oder taxoid (*Pseudotsuga*) verdickt. Die Markstrahlen sind ein- bis mehrreihig und besitzen oft Tracheiden, welche aber niemals Zacken aufweisen.

1) Nach Tassi (1905) sollen die Markstrahlen dieser Gattung auch Tracheiden besitzen.

Harzgänge sind oft vorhanden. Das Harzgangepithel ist dickwandig und verholzt. Die Markstrahlzellen sind stets abietoid getüpfelt. Die Kreuzungsfeldtüpfel sind scheinbar behöft (podocarpoid bis cupressoid) oder fast eiporig (*Pseudolarix*, *Cedrus*), oder im Frühholz kleineiporig. Es sind entweder nur Langtriebe oder solche und gleich beblätterte, vielblättrige, bleibende Kurztriebe, welche zu Langtrieben auswachsen können, vorhanden. Die Blätter sind lineal bis nadelförmig, mit verschmälert Basis und haben zumeist zwei laterale Harzgänge (wovon insbesondere bei *Picea* einer oder sogar beide abortieren), nur bei *Tsuga* einen einzigen, median dorsalen Harzgang.

Die Tribus der *Sapinae* zerfällt in zwei Subtriben, die *Abietinae* und *Laricinae*.

α) Bei den *Abietinae* (*Keteleeria*, *Abies*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Picea*) sind die männlichen Blüten entweder zu terminalen, durchwachsenen Infloreszenzen vereinigt (*Keteleeria*) oder entspringen einzeln in den Achseln von Laubblättern, wobei sie nicht selten infloreszenzartig gehäuft sind. Es sind nur Langtriebe vorhanden. Die Markstrahlen sind ohne Tracheiden bei *Keteleeria* und *Abies* (exklusive *A. balsamea*?), mit Tracheiden bei *Tsuga*, *Pseudotsuga* und *Picea*. Harzgänge fehlen im Holze von *Keteleeria*, *Abies* (exklusive *A. concolor*, *nobilis*, *bracteata*) und *Tsuga* (exklusive *T. Mertensiana*) und sind vorhanden bei *Pseudotsuga* und *Picea*.

β) Bei den *Laricinae* (*Pseudolarix*, *Cedrus*, *Larix*) stehen die männlichen Blüten entweder in Infloreszenzen (*Pseudolarix*) oder einzeln am Ende von Kurztrieben. Es sind Lang- und Kurztriebe vorhanden. Die Markstrahlen besitzen stets — bei *Pseudolarix*¹⁾ und *Cedrus* wenigstens im älteren Holze — Quertracheiden. Harzgänge fehlen bei *Pseudolarix* und *Cedrus* und sind nur bei *Larix* vorhanden. Die Blätter sind bei *Pseudolarix* und *Larix* annuell, bei *Cedrus* wie bei allen anderen *Abietaceae* perennierend.

b) Die *Pinaceae* (*Pinus*) haben oft an der Aussenseite, gegen die Spitze zu, genabelte, seltener ungenabelte (Sectio *Strobus* und *Cembra*) Fruchtschuppen. Die männlichen Blüten entspringen einzeln in den Achseln der Schuppenblätter der Langtriebe und sind oft infloreszenzartig gehäuft. Die Längstracheiden des Holzes sind stets pinoid verdickt. Die Markstrahlen sind mehrreihig und besitzen immer Tracheiden. Diese sind mit Ausnahme der Sektionen *Strobus*, *Cembra*, *Balfouria* und *Parrya* als Zackenzellen ausgebildet. Harzgänge treten stets auf. Das Harzgangepithel ist dünnwandig, seltener etwas dickwandig. Die Markstrahlzellen sind abietoid getüpfelt (die meisten Sektionen), oder — wenn die Kreuzungsfeldtüpfel grosseiporig sind — juniperoid getüpfelt bis fast glatt (Sectio *Strobus*, *Cembra*, *Pinaster* z. T.). Die Kreuzungsfeldtüpfel sind zumeist eiporig und von sehr verschiedener Grösse und Zahl im Kreuzungsfeld: gross und

1) Nach Tassi (1905) und Burgerstein (1906) fehlen die Quertracheiden auch bei *Pseudolarix*.

meist nur einzeln bei Sectio *Pinaster* z. T., *Strobus* und *Cembra*; mittelgross, zu 2–6 bei Sectio *Taeda* und *Banksia*, *Pinaster* z. T., *Sula* und *Pseudostrobus*; klein („fast piceoid“) und zahlreich bei Sectio *Balfouria* und *Parrya*. Es sind Langtriebe mit dünnschuppigen Blättern und abfallende, nie zu Langtrieben auswachsende Kurztriebe mit basaler Schuppenhülle und ein bis fünf langnadelförmigen, an der Basis nicht verschmälerten Blättern mit einer grösseren Anzahl lateraler Harzgänge vorhanden. Bei den Sektionen *Strobus*, *Cembra*, *Balfouria* und *Parrya* sind die Blattbündel innerhalb der Schutzscheide ungeteilt (*Haploxyton*); die Sektionen *Khasia*, *Pinaster*, *Pseudostrobus*, *Taeda*, *Sula* und *Banksia* haben zweiteilige Blattbündel (*Diploxyton*).

Die erst kürzlich von Hayata (1907) beschriebene Gattung *Taiwania* hat kurze Deckschuppen, freie, ungenabelte Fruchtschuppen mit zwei umgewendeten Samenanlagen und holzige Fruchtzapfen mit freien Samen(?). In der Beblätterung gleicht sie gewissen Araucarien, indem die sterilen Zweige mit dolchförmigen, die zapfentragenden mit schuppenähnlichen Blättern besetzt sind. Leider sind die männlichen Blüten und der Holz- und Blattbau der Gattung nicht bekannt. Doch ist es wahrscheinlich, dass sie zu den *Abietoideae-Sapineae* zu stellen, oder zwischen diese und die *Cunninghamioideae-Cunninghamiaceae* einzureihen ist.

3. Formenreichtum, Verbreitung, Paläontologie, Wertigkeit der Merkmale.

Um zu richtigen Anschauungen über die phylogenetischen Beziehungen der Sippen und womöglich auch über den Werdegang der Coniferen überhaupt zu gelangen, ist es notwendig, noch folgende Momente zu berücksichtigen:

1. Den Formenreichtum der Sippen. Triben, beziehungsweise Gattungen, welche in einer grossen Zahl von Gattungen, beziehungsweise Arten auftreten, sind innerhalb einer alten Gruppe, wie es ja die Coniferen sind, im allgemeinen jünger als solche, welche arm an Gattungen oder Arten, oder gar monotypisch sind.

2. Die geographische Verbreitung der Sippen. Es sind in der Regel Sippen, welche in Gebieten mit alter Flora verbreitet sind, älter als solche aus Gebieten mit junger Flora; auf kleine Gebiete beschränkte — da es sich wohl stets um Altendemismen handelt — älter als weitverbreitete.

3. Die Morphologie, Formenmannigfaltigkeit und Verbreitung der fossilen Sippen.

4. Die phyletische Wertigkeit der Merkmale der Sippen. An biologisch vorgeschrittene Funktionen angepasste Merkmale sind zumeist jünger als die homologen der gegenteiligen Eigenschaft. Merkmale, welche an Jugendformen auftreten, sind, wenn es sich nicht um Anpassungen dieser selbst handelt, ursprünglicher als die der Folgestadien, Merkmale fossiler Sippen

älter als die der rezenten, und um so älter, je älter die ersteren sind. Merkmale, welche sich an erwiesenermassen ursprünglichen Gruppen wiederfinden, sind relativ ursprünglich.

ad 1 und 2). Im folgenden stelle ich die Gruppen des vorgelegenen Coniferensystemes unter Hinweis auf ihre geographische Verbreitung und ihren Formenreichtum [Artenzahl der Gattungen¹⁾] übersichtlich zusammen:

1. Familie: *Taxocypressaceae* (ca. 213) (t, e)
 1. Unterfamilie: *Taxoideae* (ca. 106) (t, e)
 1. Tribus: *Cephalotaxaceae* (6) (wä e n ö)
 - Cephalotaxus* (6) (wä e n ö)
 2. Tribus: *Taxaceae* (10) (e n)
 - Torreya* (4) (wä e n), *Taxus* (6) (e n)
 3. Tribus: *Podocarpeae* (ca. 90) (t, e s, wä e n ö)
 1. Subtribus: *Podocarpinae* (ca. 80) (t, e s, wä e n ö)
 - Podocarpus* (ca. 64) (t, e s, wä e n ö), *Dacrydium* (16) (t ö, e s ö [w])
 2. Subtribus: *Phyllocladinae* (6) (e s ö)
 - Phyllocladus* (6) (e s ö)
 3. Subtribus: *Pherosphaerinae* (2) (e s ö)
 - Pherosphaera* (2) (e s ö)
 4. Subtribus: *Saxegothaeinae* (2) (e s)
 - Saxegothaea* (1) (e s w), *Microcachrys* (1) (e s ö)
 2. Unterfamilie: *Taxodioideae* (9 [10?]) (wä e n, e s ö)
 1. Tribus: *Arthrotaxaceae*²⁾ (3) (e s ö)
 - Arthrotaxis* (3) (e s ö)
 2. Tribus: *Sequoieae* (3) (wä e n w)
 - Wellingtonia* (1) (wä e n w), *Sequoia* (1) (wä e n w)
 3. Tribus: *Cryptomeriaceae* (1) (wä e n ö)
 - Cryptomeria* (1) (wä e n ö)
 4. Tribus: *Taxodiaceae* (3) (wä e n [t n w])
 - Taxodium* (2 [3?]) (wä e n w [t n w]), *Glyptostrobus* (1) (wä e n ö)
3. Unterfamilie: *Cupressoideae* (ca. 98) (e, t)
 1. Tribus: *Cupresseae* (ca. 18) (e n, [t n])
 - Cupressus* (ca. 12) (wä e n [t n]), *Chamaecyparis* (ca. 6) (e n, [t n ö])
 2. Tribus: *Thujojopseae* (ca. 15) (e, t ö)
 - Thujojopsis* (1) (wä e n ö), *Libocedrus* (ca. 9) (e s, wä e n, t ö), *Thuja* (4) (e n), *Biota* (1) (e n ö)

1) Die Angaben über Artenzahl und geographische Verbreitung sind den Gruppen in Parenthese beigefügt. Es bedeutet: t: tropische, e: extratropische Gebiete; n: nördliche, s: südliche Hemisphäre; ö: östliche, w: westliche Halbkugel; wä: wärmere extratropische Gebiete.

2) Hierher vielleicht auch „*Cunninghamia Konishii*“ (Formosa: t n ö oder w e n ö).

3. Tribus: *Actinostrobeae* (ca. 34) (e s ö [w], t ö, wä e n ö)
Fitzroya (2) (e s), *Actinostrobus* (2) (e s ö), *Callitris*
(ca. 30) (e s ö, [t s ö], wä e n ö)
4. Tribus: *Junipereae* (ca. 31) (t n, e n)
Arceuthos (1) (wä e n ö), *Juniperus* (ca. 10) (e n ö [w]),
Sabinu (ca. 20) (t n, e n)
2. Familie: *Abietaceae* (ca. 210) (e, t)
 1. Unterfamilie: *Araucarioideae* (ca. 22) (e s, t ö)
 1. Tribus: *Agatheae* (ca. 8) (t ö, e s ö)
Agathis (ca. 8) (t ö, e s ö)
 2. Tribus: *Araucaricac* (ca. 14) (e s, t s ö)
Araucaria (ca. 14) (e s, t s ö)
 2. Unterfamilie: *Cunninghamioideae* (2) (wä e n ö)
 1. Tribus: *Cunninghamiac* (1) (wä e n ö)
Cunninghamia (1) (wä e n ö)
 2. Tribus: *Sciadopityeae* (1) (wä e n ö)
Sciadopitys (1) (wä e n ö)
 3. Unterfamilie: *Abietoideae*¹⁾ (ca. 186) (e n, [t n])
 1. Tribus: *Sapinac* (ca. 96) (e n, [t n])
 1. Subtribus: *Abietinac* (ca. 80) (e n, [t n])
Keteleeria (ca. 4) (wä e n ö), *Abies* (ca. 35) (e n, [t n w]),
Pseudotsuga (1 [2?]) (e n w, [wä e n ö.—t n ö]), *Tsuga*
(ca. 9) (e n), *Picea* (ca. 30) (e n)
 2. Subtribus: *Laricinac* (ca. 16) (e n)
Pseudolarix (1) (wä e n ö), *Cedrus* (3) (wä e n ö), *Larix*
(ca. 12) (e n)
 2. Tribus: *Pineac* (ca. 90) (e n, [t n]).
Pinus (ca. 90) (e n, t n).

Die Verbreitung der Coniferen und die Artenzahl ihrer Gattungen scheinen mir nicht ganz ohne Bedeutung für das System zu sein.

Vor allem die folgenden Daten halte ich für hervorhebenswert:

Von den *Taxocupressaceae* sind:

- 12 Gattungen nördlich extratropisch (davon 9 aus den wärmeren Gebieten),
- 7 Gattungen südlich extratropisch,
- 1 Gattung vorwiegend tropisch mit ziemlich vielen südlich extratropischen und wenigen nördlich extratropischen Arten,
- 1 Gattung vorwiegend südlich extratropisch mit nahezu ebenso vielen tropischen Arten,
- 1 Gattung vorwiegend südlich extratropisch mit mehreren tropischen und einer nördlich extratropischen Art,
- 3 Gattungen vorwiegend nördlich extratropisch (eine nur in den wärmeren Gebieten) mit einzelnen tropischen Arten,

1) Hierher wahrscheinlich auch *Taiwania* (1) (t n ö).

1 Gattung nördlich und südlich extratropisch mit einzelnen tropischen Arten.

Von diesen Gattungen entfallen:

- 1) auf die *Taxoideae*:
 - 3 nördlich extratropische (davon 2* in wärmeren Gebieten): **Cephalotaxus*, **Torreya*, *Taxus*,
 - 1 tropische mit ziemlich viel südlich und einigen nördlich extratropischen Arten: *Podocarpus*,
 - 1 südlich extratropische mit fast ebenso vielen tropischen Arten: *Dacrydium*,
 - 4 südlich extratropische: *Phyllocladus*, *Pherosphaera*, *Saxegothaca*, *Microcachrys*;
- 2) auf die *Taxodioideae*:
 - 4 nördlich extratropische (alle in den wärmeren Gebieten): *Sequoia*, *Wellingtonia*, *Cryptomeria*, *Glyptostrobus*,
 - 1 nördlich extratropische mit einer Art in den Tropen (*Taxodium*),
 - 1 südlich extratropische: *Arthrotaxis*;
- 3) auf die *Cupressoidae*:
 - 5 nördlich extratropische (davon 2* in den wärmeren Gebieten): **Thujiopsis*, *Thuja*, *Biota*, **Arceuthos*, *Juniperus*,
 - 3 nördlich extratropische (davon 1* in den wärmeren Gebieten) mit einzelnen Arten in den Tropen: **Cupressus*, *Chamaecyparis*, *Sabina*,
 - 1 nördlich und südlich extratropische mit einzelnen Arten in den Tropen: *Libocedrus*,
 - 1 südlich extratropische mit mehreren Arten in den Tropen und einer nördlich extratropischen Art (in den wärmeren Gebieten): *Callitris*,
 - 2 südlich extratropische: *Fitzroya*, *Actinostrobus*.

Von den *Abietaceae* sind:

- 9 Gattungen nördlich extratropisch (davon 5 aus den wärmeren Gebieten),
- 2 Gattungen nördlich extratropisch mit einer bzw. mehreren tropischen Arten,
- 2 Gattungen tropisch mit einzelnen südlich extratropischen Arten.

Von diesen Gattungen entfallen:

- 1) auf die *Araucarioideae*:
 - 2 tropische mit einzelnen südlich extratropischen Arten: *Agathis*, *Araucaria*;
- 2) auf die *Cunninghamioideae*:
 - 2 nördlich extratropische (aus den wärmeren Gebieten): *Cunninghamia*, *Sciadopitys*;
- 3) auf die *Abietoideae*:
 - 7 nördlich extratropische (davon 3* aus den wärmeren Gebieten): **Keleceeria*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Picea*, **Pseudolarix*, **Cedrus*, *Larix*,
 - 2 nördlich extratropische mit einer bzw. mehreren Arten in den Tropen: *Abies*, *Pinus*.

Noch wichtiger für die Coniferen-Systematik ist es, festzustellen, in welcher Artenzahl die Hauptgruppen in den Zonen verbreitet sind. Die folgenden Tabellen sollen dies veranschaulichen:

	Nördlich extratropisch	Tropisch	Südlich extratropisch	Summe
<i>Taxoideae</i>	22	47	34	103
<i>Taxodioideae</i>	5	1	3	9
<i>Cupressoideae</i>	52	15	31	98
<i>Taxocupressaceae</i>	79	63	68	210
<i>Araucarioideae</i>	—	18	4	22
<i>Cunninghamioideae</i>	2	—	—	2
<i>Abietoideae</i>	161	25	—	186
<i>Abietaceae</i>	163	43	4	210

Hieraus ergibt sich vor allem, dass die *Taxocupressaceae* in allen drei Zonen ziemlich gleichmässig verbreitet sind, während die *Abietaceae* das Schwergewicht ihrer Verbreitung in der nördlich extratropischen Zone haben. Innerhalb der *Taxocupressaceae* sind die *Taxoideae* in grösster Artenzahl in den Tropen, in geringster in der nördlich extratropischen Zone verbreitet, während sich die *Cupressoideae* gerade umgekehrt verhalten und die *Taxodioideae* in den Tropen nur mit einer Art vertreten sind. Unter den *Abietaceae* sind die *Araucarioideae* vorwiegend in den Tropen zu Hause und fehlen der nördlich extratropischen Zone gänzlich, die *Abietoideae* sind in weitaus überwiegender Artenzahl in der nördlich extratropischen Zone heimisch und fehlen der südlich extratropischen Zone vollkommen, die *Cunninghamioideae* gehören überhaupt nur der nördlich extratropischen Zone an.

Schliesslich ist noch die Verbreitung der Triben und Subtriben bemerkenswert. Innerhalb der *Taxocupressaceae* sind von den *Taxoideae* die *Cephalotaxaceae* und *Taxaceae* nördlich extratropische Gruppen, von den *Podocarpeae* sind die *Podocarpaceae* eine vorwiegend tropische Gruppe mit ziemlich starker Verbreitung im südlich extratropischen und sehr schwacher im nördlich extratropischen Gebiete, die *Phyllocladinae*, *Pherosphaerinae* und *Saxegothacinae* sind südlich extratropische Gruppen. Von den *Taxodioideae* sind die *Arthrotaxaceae* südlich extratropisch, die *Sequoieae*, *Cryptomericeae* und *Taxodieae* nördlich extratropisch. Von den *Cupressoideae* sind die *Cupresseae* und *Junipereae* nördlich extratropische Gruppen, die *Thujopseae* eine nördlich und südlich und die *Actinostrobeae* eine südlich extratropische Gruppe. Alle vier Subtriben haben auch in den Tropen Vertreter, die ersteren drei nur einzelne, die letzteren mehrere.

Viel einfacher liegt die Sache bei den *Abietaceae*. Von den *Araucarioideae* sind die *Agatheae* sowohl als auch die *Araucarieae* tropisch mit einzelnen Vertretern in der südlich extratropischen Zone. Von den *Cunninghamioideae* sind beide Triben, die *Cunninghamiaceae* und *Sciadopityeae*, nördlich extratropisch (und zwar in wärmeren Gebieten dieser Zone). Von den *Abietoideae* sind innerhalb der *Sapineae* beide Subtriben, die *Abietinae* und

Laricinae, nördlich extratropisch, erstere mit einem einzigen Vertreter in den Tropen; die *Pineae* sind gleichfalls nördlich extratropisch, aber mit grösserer Vertretung in den Tropen.

Die Verteilung der Coniferen-Gruppen über die tropische und die beiden extratropischen Zonen ist aus der folgenden Tabelle ersichtlich. Ein Stern bedeutet, dass die betreffende Gruppe nicht ausschliesslich in der betreffenden, sondern auch noch in der in Parenthese beigefügten Zone vertreten ist.

Zone		Nördlich extratropische	Tropische	Südlich extratropische
Taxodiaceae	Taxoideae	<i>Cephalotaxaceae</i> <i>Taxaceae</i>	* <i>Podocarpaceae</i> (n e, s e)	* <i>Phyllocladaceae</i> (t) <i>Pherosphaeraceae</i> <i>Saxegothaceae</i>
	Taxodioidae	<i>Sequoiaceae</i> <i>Cryptomeriaceae</i> * <i>Taxodiaceae</i> (t)		<i>Arthrotaxaceae</i>
	Cupressoidae	* <i>Cupressaceae</i> (t) * <i>Thujiaceae</i> (t, s e) * <i>Juniperaceae</i> (t)		* <i>Actinostrobaeae</i> (t, n e)
Abietaceae	Araucarioideae		* <i>Agatheae</i> (s e) * <i>Araucariaceae</i> (s e)	
	Cunninghamioidae	<i>Cunninghamiaceae</i> <i>Sciadopityaceae</i>		
	Abietoidae	* <i>Abietinae</i> (t) <i>Laricinae</i> * <i>Pineae</i> (t)		

In der Regel dürfte in derjenigen Zone, in welcher eine Gruppe heute das Schwergewicht ihrer Verbreitung besitzt, der Entstehungsherd derselben gelegen sein.

ad 3). Die Befunde der Paläontologie¹⁾ sind trotz der grossen Menge fossiler Coniferen, welche bekannt geworden sind, für den Ausbau des Systemes der rezenten Formen begreiflicherweise nur in geringem Masse geeignet. Denn abgesehen davon, dass viele Typen nur unvollständig, z. B. nur in Zweigfragmenten, Fruchtzapfen usw. vorliegen, lassen sich auch an gut erhaltenen Belegen systematisch wichtige Merkmale, wie das

1) Die paläontologischen Daten entnahm ich den Werken: H. Graf zu Solms-Laubach, Einleitung in die Paläophytologie, 1887; W. Ph. Schimper und A. Schenk, Paläophytologie (Zittel, Handbuch der Paläontologie II), 1890; H. Potonié, Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie, 1899; R. Zeiller, *Éléments de Paléobotanique*, 1900, und den Referaten D. H. Scotts und Zeillers in *Progressus rei botanicae* I, 1907 bzw. II, 1908.

Verhältnis der Fruchtschuppe zur Deckschuppe und der Ovula zur Fruchtschuppe, das Verhalten des Tracheidensaumes und die Verteilung der Harzgänge in den Blättern etc., vielfach gar nicht mehr oder doch nicht mit voller Bestimmtheit feststellen. Für die Konstatierung des relativen Alters der Gruppen und ihres Formenreichtumes in früheren Erdperioden leistet aber doch die Paläontologie in vielen Fällen ausgezeichnete Dienste. Ich finde in dieser Hinsicht folgende Daten besonders bemerkenswert:

Die *Ginkgoinae* reichen geologisch weiter zurück als die Coniferen. *Ginkgo* selbst war schon im Perm und in der Trias vorhanden, erlangte den Höhepunkt seiner Entwicklung im Jura, reichte mit allmählich abnehmender Artenzahl bis ins Tertiär und war damals noch in mindestens zwei Arten, der eozänen *G. eocaenica* und der miozänen *G. adiantoides*, von welchen die letztere der rezenten Art zunächst steht, über einen grossen Teil der nördlichen Hemisphäre bis in die Arktis verbreitet. Ausser *Ginkgo* selbst gab es im Mesozoikum, und zum Teil auch im Paläozoikum noch andere Gattungen, welche von den Phytopaläontologen — zum Teil unter Vorbehalt — zu den Ginkgoaceen gestellt werden: so *Ginkgophyllum* vom Karbon — oder sogar schon Devon — an bis ins Perm, *Dicranophyllum* vom oberen Karbon bis ins untere Perm, *Saportaea* und *Rhipidopsis* im Perm, *Trichopitys* vom Perm bis in den Jura, *Baiera* vom Perm bis in die oberste Kreide, *Czekanowskia* von der Trias bis in den Jura usw.

Die *Taxoideae* lassen sich bis ins Karbon zurückführen, wenn die Gattung *Conchophyllum* tatsächlich als Vorläufer von *Dacrydium* aufzufassen ist, was mir allerdings sehr fraglich erscheint. Von den Coniferen der Trias war vermutlich die aus den rhätischen Schichten Frankens etc. stammende Gattung *Palissya* eine Taxoidee. Diese Gattung wurde früher mit Taxodioideen (*Arthrotaxis*) oder Cunninghamioideen (*Cunninghamia*) in Beziehungen gebracht oder gar zu den *Abietoideae* gezogen. Nach den neuesten Untersuchungen Nathorst's (1909) ist aber ihre Verwandtschaft mit dem zweifellos zu den *Taxoideae* zu rechnenden Genus *Stachytaxus* nicht ausgeschlossen, wenn es auch einstweilen am besten ist, sich aller weiteren Schlussfolgerungen zu enthalten und sich damit zu begnügen, sie als eine ziemlich isolierte Gymnospermengattung zu betrachten. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, dass sie ein sehr ursprünglicher Typus der *Taxoideae* ist. Sie erinnert in ihrer Beblätterung an *Cephalotaxus* und hat Zapfen mit Deckschuppen, auf deren Oberseite fünf bis sechs Paare becherförmige, der „Cupula“ eines *Taxus* oder *Dacrydium* ähnlicher, uniovulater Epimatien sitzen. Während *Cephalotaxus* die einzige rezente Taxoidee ist, bei welcher in der Achsel der Deckschuppen zwei Ovularschuppen auftreten¹⁾, im Gegensatz zu allen übrigen, deren Deckschuppen nur eine Ovularschuppe stützen, entsprechen bei *Palissya* jeder Deckschuppe mehr als zwei Ovularschuppen, wie ja dies bei *Ginkgo biloba* — allerdings bei anderer Stellung der Ovularschuppen — abnormalerweise gar nicht selten

1) Dieselben sind allerdings abortiert.

vorkommt und bei manchen fossilen *Ginkgoinae* (so bei *Trichopitys* und *Dicranophyllum*) die Regel gewesen zu sein scheint. Während aber das die Ovularschuppen tragende Sprösschen bei den genannten *Ginkgoinae* frei ist, ist es hier mit der Deckschuppe — ähnlich wie der Kolben mit der Scheide bei der Aracee *Spathicarpa* — vereinigt, so dass die Ovularschuppen bezw. Epimatrien der Oberseite der Deckschuppe aufsitzen, wie man dies ja auch — *mutatis mutandis* — bei rezenten *Dacrydi*en beobachten kann.

Ganz sicher gehört den Taxoideen *Stachyotaxus* an, eine ausserordentlich interessante Gattung der Juraformation, welche von Nathorst beschrieben und aufgeklärt worden ist. Sie hatte dimorphe Blätter (etwa wie ein *Taxodium*), teils an die Zweige angedrückte, fast schuppenförmige, allseitwendig angeordnete, teils verlängerte, zweizeilig gescheitelte, die möglicherweise an begrenzten Zweigen vorkamen. Die weiblichen Blüten waren zu langen, lockerährigen Infloreszenzen vereinigt, aus welchen sich aber, da die Ovularschuppen fleischig wurden, keine Fruchtzapfen bildeten. Jede Deckschuppe stützte, wie bei *Cephalotaxus*, zwei Ovularschuppen, welche aber hier nicht abortiert waren, sondern nach Art von *Taxus* oder *Dacrydium* die Form eines — wahrscheinlich fleischigen — Bechers erlangten, und auch nicht wie bei *Cephalotaxus* frei, sondern, wie gelegentlich bei *Dacrydium*, auf die Deckschuppe hinaufgerückt waren. *Stachyotaxus* ist demnach in gewisser Beziehung ein Bindeglied zwischen den beiden eben genannten Gattungen. — Auch noch eine andere, minder gut bekannte Taxoideengattung ist aus dem älteren Mesozoikum beschrieben worden. — *Cyparissidium* (Rhät bis Kreide), eine Gattung mit dekussierten, schuppenförmigen Blättern, aber spiralig gestellten Zapfenschuppen, könnte auch hierher, und zwar in die Nähe von *Microcachrys*, zu stellen sein, wenn die Angabe Heers, dass sie einsamige Zapfenschuppen hat, richtig ist. — Erst von der Kreide an sind die Taxoideen, in grösserer Formenzahl in mit rezenten (*Cephalotaxus*, *Torreya*, *Taxus*, *Podocarpus*, *Dacrydium*, *Phyllocladus*) identischen oder nahe verwandten Gattungen aufgetreten. Es muss übrigens hervorgehoben werden, dass uns die Taxoideen wahrscheinlich weniger gut erhalten worden sind als die übrigen Coniferengruppen, weil sich ihre fleischigen Früchte sicherlich viel weniger resistent erwiesen haben dürften als die Holzzapfen der letzteren.

Die *Taxodioideae* hatten in früheren Erdperioden einen viel grösseren Formenreichtum als heutzutage. Sie reichen mindestens bis in das Perm zurück. Damals spielten namentlich Formen eine Rolle, welche wahrscheinlich als Vorläufer der rezenten *Cryptomeriaceae* und *Taxodieae* aufzufassen sind und von Potonié mit den ersteren zur Gruppe der *Voltziaceae* vereinigt werden. Es sind dies die Gattungen *Voltzia* und *Voltziopsis*. Die *Voltzia*-Arten hatten entweder nur schuppenförmige Blätter oder schuppenförmige an den unteren und längere, lineale an den oberen Teilen der Triebe und breite, lockere, vielblütige Holzzapfen mit von den Deckschuppen sich meist deutlich abhebenden, an der Spitze drei- bis vierspaltigen und aussen oft den Spalten entsprechend längsgefurchten Fruchtschuppen und

drei (bis zwei?) Samen pro Fruchtschuppe. Die Gattung war hauptsächlich vom Perm (Rotliegendes) bis in die Trias (Buntsandstein) verbreitet. *Voltziopsis* (*Leptostrobus*, *Cheirolepis*, *Schidolepium*, *Svedenborgia*) ist den Voltzien so ähnlich, dass man sie wohl nicht generisch abzutrennen brauchte, „wenn nicht das Bedürfnis des Geologen“ gegen die Vereinigung spräche, da die Gattung von der oberen Trias (Keuper) bis in den mittleren Jura reicht, also jünger ist als *Voltzia*. Sie hatte dolch- oder schuppenförmige Blätter und lange, schlanke, sehr lockere Fruchtzapfen, deren Fruchtschuppen mit denen von *Voltzia* übereinstimmen. Wie bei *Voltzia* glaube ich auch hier den Abbildungen nach, im Gegensatze zu den Paläontologen, zwischen Frucht- und Deckschuppen unterscheiden zu können. Es scheinen diese beiden Gebilde in einem ähnlichen Verhältnisse zueinander gestanden zu haben, wie bei *Cryptomeria*, ja sie waren wahrscheinlich sogar weniger miteinander verwachsen als bei dieser. Die Fruchtschuppen dürften nur zwei, bei *Svedenborgia* gar nur einen Samen getragen haben. Die lockeren, schmalen Infloreszenzen verdienen besonderes Interesse, weil sie an die der Taxoidee *Stachyotaxus* erinnern und so zweifellos ein sehr primitives Verhalten zeigen, welches zugunsten der Annahme spricht, dass der Zapfen der Taxoideoideen von der Infloreszenz der Taxoideen abzuleiten ist. In bezug auf die Vegetationsorgane verdient noch besonders hervorgehoben zu werden, dass die älteren Sippen der *Voltziaceae* (*Voltzia*) langnadelförmige bis lanzettliche, die jüngeren (Arten von *Voltziopsis*) kürzere, dolchförmige, die jüngsten (Arten von *Voltziopsis*, *Leptostrobus*) schuppenförmige Laubblätter besaßen.

Die Gattung *Cryptomeria* (*Cryptomeriaceae*) ist erst seit dem Tertiär bekannt.

Von *Taxodiaceae* ist zunächst *Microlepidium* aus der böhmischen Kreide hervorzuheben. *Glyptostrobus* begann in der unteren Kreide und erreichte im Tertiär seinen Höhepunkt. *Taxodium* trat erst im Tertiär auf und war damals viel weiter verbreitet und auch formenreicher als heute.

Von Gattungen, welche den *Sequoieae*, oder zum Teil auch *Arthrotaxaeae* näher gestanden haben dürften, ist insbesondere *Echinostrobus* aus dem Jura zu nennen, dessen Zapfen habituell denen der Gattung *Arthrotaxis* und der meines Erachtens den Arthrotaxeen nahekommenden *Cunninghamia Konishii* ähnlich sind. *Ceratostrobus* aus der böhmischen Kreide steht nach Velenovsky zwischen *Cryptomeria* und *Sequoia*. Vielleicht gehören auch *Brachyphyllum* und *Sphenolepidium*, von der jüngeren Trias (Rhät) bis zur älteren Kreide (Wealden) reichend, *Geinitzia* aus der älteren Kreide und *Arthrotaxopsis* mit einsamigen Zapfenschuppen aus der mittleren Kreide hierher. Es ist übrigens nicht ausgeschlossen, dass die eine oder andere dieser Gattungen, deren Zapfenbau nicht genauer bekannt ist, zu den *Saxegothaeinae* gehört. *Sequoia* selbst begann schon im Jura und blühte besonders die Kreideperiode hindurch bis ins Tertiär, wobei zu bemerken, dass ein Teil der als *Sequoia* beschriebenen Typen zu *Wellingtonia* gehört.

Das mesozoische Genus *Inolepis* (Kreide) ist insofern von Interesse, als es wegen der dekussierten schuppenförmigen Blätter, aber spiralg ge-

stellten Zapfenschuppen vielleicht als Bindeglied zwischen den Taxodioideen und Cupressoideen aufzufassen ist.

Die *Cupressoideae* lassen sich bis in den Jura, vielleicht sogar bis in die Trias zurückverfolgen. Von dem sehr fraglichen *Thuyites Parryanus*, welcher nach Schenk wohl eher einem jugendlichen *Lepidodendron*-Zweig als einer Cupressoidee entspricht, kann man ebenso absehen wie von *Widdringtonites*, worunter man spiralig gestellte Cupressoideenblätter tragende Zweigstücke versteht, wie sie in mesozoischen und tertiären Schichten sich von der Trias an häufig vorfinden, und welche ebensogut auch Taxodioideen oder Taxodioideen angehört haben können. Dagegen dürften andere *Thuyites*-Zweige, mit dekussiertem Zypressenlaub, welche von der Trias (Rhät) ab gefunden worden sind, wahrscheinlich schon von Cupressoideen stammen. Mit voller Bestimmtheit sind aber erst *Phyllostrobus Lorteti* aus dem oberen weissen Jura (Kimmeridge) von Orbagnoux, die älteste Form der Gruppe, von welcher man Zapfen kennt, und wahrscheinlich *Callitris* nahestehend, ferner *Palaeocyparis* aus dem mittleren und oberen Jura, sowie *Moriconia* und *Frenelopsis* aus der Kreideformation hierher zu stellen.

Von heute lebenden Gattungen tritt *Callitris* mit Formen der Sektion *Widdringtonia* wahrscheinlich schon im unteren weissen Jura auf, und es ist bemerkenswert, dass diese heute in ihrer Verbreitung fast ganz auf die südliche Hemisphäre beschränkte Gattung im späteren Mesozoikum und in der Tertiärzeit auch in der nördlichen Erdhälfte ein weites Areal innehatte. Speziell mit *Callitris quadrivalvis*, dem einzigen heute noch den Aequator ziemlich beträchtlich nach Norden überschreitenden Typus, nahe verwandte Arten waren in der Tertiärzeit über einen grossen Teil Europas verbreitet. Aber auch den südafrikanischen Widdringtonien nahestehende Formen spielten damals in Europa eine grosse Rolle und reichten bis ins Polargebiet. Die übrigen Cupressoideen-Gattungen traten, soweit sie bekannt sind, erst in der Kreide- oder Tertiärperiode auf.

Es ist jedenfalls bemerkenswert, dass, mit ihrer heutigen Verbreitung und Formenmannigfaltigkeit verglichen, die Cupressoideen eine weniger bedeutende Vorgeschichte haben als die Taxodioideen, indem von diesen viel mehr Gattungen ausgestorben sind als von jenen.

Die *Araucarioideae* reichen wahrscheinlich bis ins Perm (Rotliegendes) zurück. Hölzer mit Araucarienstruktur aus älteren Schichten gehören nicht zu den Araucarioideen, sondern zu anderen Gymnospermengruppen. Im Perm war es insbesondere die Gattung *Walchia*, welche damals die Araucarioideen repräsentiert haben dürfte. Sie ist ausgezeichnet durch Zweige mit der Beblätterung der Norfolkkanne, zu welchen wahrscheinlich Hölzer (*Araucarioxylon* vom Typus des *Rhodeanum*) und Markkörper (*Tylodendron*) vom Baue des Holzes und Markes der rezenten Araucarioideen gehören. Leider sind die Geschlechtsorgane der Walchien zu wenig bekannt, um ihre Zugehörigkeit zu unserer Gruppe mit Bestimmtheit behaupten zu können. Die permische Gattung *Gomphostrobus* (Marion 1890) hat *Walchia*-Zweige und Zapfen mit nach Art von *Gingko*-Blättern bifurken Brakteen,

würde also, wenn man nach den Vegetationsorganen allein urteilt, zu den Araucarioideen zu stellen sein, während die Beschaffenheit der weiblichen Fortpflanzungsorgane dies unwahrscheinlich macht. Die Gattungen *Ullmannia* aus dem Perm und *Pagiophyllum* aus der Trias, welche Schenk mit *Walchia* zur Gruppe der *Walchiaceae* vereinigt und in Beziehungen zu den *Araucarioideae* bringt, kennt man zu wenig, als dass man sie einer heute lebenden Gruppe mit Sicherheit zuweisen könnte, und auch die Stellung des von Schenk zu seinen *Araucariaceae* gestellten Genus *Albertia* aus der unteren Trias (Buntsandstein) ist noch eine zweifelhafte und seine angebliche Verwandtschaft mit *Dammara* schon der breit inserierten Blätter wegen eine sehr fragliche.

Erst vom Jura ab treten Formen auf, welche auch dem Zapfenbau nach zu den Araucarioideen gehören, und zwar Arten der Gattung *Araucaria* selbst, von denen *A. microphylla* ganz besonders an die rezente *A. Bidwilli* erinnert. Noch im Eozän dürfte die Gattung in Mitteleuropa gelebt haben. Blätter und Zapfen, welche wahrscheinlich dem Genus *Agathis* angehören, sind erst aus kretazischen Schichten bekannt geworden. In die Verwandtschaft von *Agathis* gehört vielleicht auch die aus der untersten Kreide (Barrémien) der Haute-Marne beschriebene Gattung *Sarcostrobus*. *Doliosrobus* aus dem Oligozän von Gard, ausgezeichnet durch einzelne freie, einseitig geflügelte Samen, dürfte gleichfalls *Agathis* und *Araucaria* nahestehen.

Ein interessantes Bindeglied zwischen Araucarioideen und Abietoideen ist möglicherweise *Pseudoarucaria* aus der unteren französischen Kreide, mit *Araucaria*-artigen Zapfen und Fruchtschuppen, welche ziemlich vollkommen, wenn auch nicht so innig wie bei *Araucaria*, mit der Deckschuppe vereinigt sind, aber nicht wie dort eine, sondern zwei Samenanlagen tragen.

Der Holzbau der Araucarioideen ist, weil er — abgesehen von den Annäherungen bei gewissen Dacrydiden — sonst an keiner anderen rezenten Conifere, wohl aber, wenn auch mit gewissen Modifikationen, bei Gruppen höheren Alters als die Coniferen, namentlich bei den Cordaiten und auch bei paläo- und mesozoischen Ginkgoaceen und wohl auch bei Coniferen älterer Epochen auftritt, ein sehr ursprünglicher und spricht für das hohe Alter der Gruppe.

Von den *Cunninghamioideae* sind nur relativ wenige halbwegs sichere fossile Reste bekannt. *Trioolepis* aus der oberen Trias (Rhät) von Tonkin, durch den Besitz dreisamiger Zapfenschuppen ausgezeichnet und möglicherweise mit *Cunninghamia* verwandt, ist vielleicht der älteste hierhergehörige Typus. Aus den Kreideschichten der Umgebung New Yorks ist die Gattung *Protodammara* beschrieben worden, welche im allgemeinen *Agathis* nahekommt, sich aber von ihr durch den Besitz dreisamiger Zapfenschuppen unterscheidet und möglicherweise eine Zwischenstellung zwischen dieser Gattung und den *Cunninghamiaceae* einnimmt. Ob die *Cunninghamites*-Arten der Kreideformation als Vorläufer der *Cunninghamiaceae* anzusehen sind, ist schwer zu entscheiden, da sie nur in vegetativem Zustande bekannt sind,

mit wenigen Ausnahmen, wie *C. elegans* der europäischen Kreide, dessen Zapfenschuppen in ihrer Form mehr an die von *Agathis* als von *Cunninghamia* erinnern sollen. Leider ist die Zahl der Samen pro Zapfenschuppe nicht bekannt, so dass es schwer ist, sich ein endgültiges Urteil über die Pflanze zu bilden. *Cunninghamia* selbst dürfte übrigens auch schon in der Kreide existiert haben.

An *Sciadopitys* gemahnen Zweige, welche aus dem Jura stammen und *Cyclopius* genannt worden sind. Ihre Zugehörigkeit zu dieser Gattung ist jedoch nichts weniger als sichergestellt, denn die als Symphyllodien zu deutenden Organe haben zwar eine ähnliche quirlige Stellung und ähnliche Form wie bei *Sciadopitys*, aber es fehlen die schuppenförmigen Langtrieblätter, in deren Achseln erstere entspringen. Auch die als *Abies Krameri* beschriebenen Reste aus der Kreide (Urgon) Grönlands lassen an *Sciadopitys* denken. Doch ist, wie gesagt, das fossile Vorkommen der Gattung und Tribus noch immer in Frage gestellt.

Die *Abietoideae* sollen nach Stur schon im Karbon existiert haben. Es ist aber dieser Angabe, welche sich nur auf Zweigfragmente stützt, ebenso wenig Gewicht beizulegen, wie solchen über das Vorkommen der Gruppe in der älteren Trias. Erst in der jüngsten Trias — im Rhät — sind ziemlich einwandfreie Abietoideen-Reste, auch in Zapfen, bekannt geworden. Es sind dies die von Nathorst aus dem Rhät Schonens beschriebenen *Pinites Nilsoni* und *Lundgreni*, letztere mit zedernähnlichen Zapfen, welche jedoch nach Schenk auch ganz gut zu einer anderen Gruppe gehören können. Gewisse zur Gattung *Schizolepis* gestellte Formen aus dem Rhät mit zweilappigen Zapfenschuppen sind vielleicht als *Pseudolarix* anzusprechen, da die zwei Lappen den bei dieser Gattung die Fruchtschuppen überragenden Samenflügeln entsprechen könnten. Im Jura war die Unterfamilie zwar jedenfalls schon vorhanden, aber doch immer noch spärlich vertreten. Es dürften beispielsweise *Pinites depressus* und *Fittoni* aus dem Kimmeridge Englands hierher gehört haben. Aus der unteren Kreide sind nebst anderen gesicherte Reste: *Pinites Dunkeri*, *Mantelli* und *patens* aus dem Wealden von Wight und *P. Linkii* mit *Abies*-artigen Blättern aus dem Wealden Nordwestdeutschlands. Jedenfalls existierten in der unteren Kreide schon *Cedrus* und *Pinus*, und beim Abschluss der Kreideperiode bereits alle Abietoideen-Gattungen. In Kreideablagerungen fanden sich auch Zapfen, welche als Zwischenformen zwischen denen von *Pinus* und *Cedrus* aufzufassen sind, indem sie als Ganzes den Zapfen von *Pinus Sectio Cembra*, die Samen aber *Cedrus*-Samen gleichen: *Cedro-Cembra*; und solche, welche zwischen denen der Sektionen *Strobus* und *Cembra* der Gattung *Pinus* die Mitte halten: *Strobo-Cembra*. Bemerkenswert ist es auch, dass *Pinus*-Arten mit genabelten Fruchtschuppen erst in der jüngsten Kreide, also später als solche mit ungenabelten (*Sectio Strobus* und *Cembra*) auftreten. In der Tertiärzeit waren bereits alle rezenten Abietoideen-Genera reichlich vertreten, vielfach jedoch in anderen Arten als heutzutage. Formen, deren rezente Verwandte wir als alte Sippen bezeichnen, hatten damals das Ueber-

gewicht und waren, wie es scheint, weit verbreitet. So ist beispielsweise von den tertiären Bernsteinkiefern Nordostdeutschlands *Pinus silvatica* mit einer rezenten nordamerikanischen Art aus der Sectio *Parrya*, *P. baltica* mit der japanischen *P. densiflora* und *P. cembraifolia* mit *P. Cembra*, aber keine mit der rezenten Art des Gebietes: *P. silvestris* verwandt. Auch die Bernsteinfichte *Picea Engleri* steht der rezenten alten Sippe *P. ajanensis* viel näher als der heute auf der Höhe der Entwicklung stehenden *P. excelsa*. Interessant ist der aus dem Oligozän von Narbonne stammende, als *Entomolepis cynarocephala* beschriebene Zapfen, welcher durch seine langen, deckschuppenartigen Gebilde an *Pseudotsuga* erinnert.

Es ist besonders hervorzuheben, dass von den Abietoideen verhältnismässig wenige fossile Gattungen, welche heute schon ausgestorben sind, existiert zu haben scheinen, ein Umstand, welcher gleich vielen anderen dafür spricht, dass diese Gruppe die jüngste unter den Coniferen ist.

In bezug auf die Verbreitung der Coniferengattungen ist die Tatsache besonders beachtenswert, dass manche Gattungen, welche heute ausschliesslich oder fast ausschliesslich tropisch oder südlich extratropisch sind, in früheren Erdperioden auch in der nördlichen Hemisphäre verbreitet waren: so insbesondere *Podocarpus*, *Callitris*, *Agathis* und *Araucaria*.

Von besonderer Wichtigkeit für die Erkenntnis der geologischen Vergangenheit der Coniferen ist das Studium der fossilen Hölzer derselben. Von den rezenten Coniferen kann man fünf Haupttypen von Stammhölzern unterscheiden, welche, insgesamt auch fossil bekannt, durch folgende Merkmale ausgezeichnet sind:

- A. Verdickung der Längstracheiden araucarioid. Harzparenchym fehlend. Markstrahlen einreihig. Harzgänge fehlend. Markstrahlzellwände glatt. Kreuzungsfeldtüpfel behöft, mit schräg-elliptischem Porus. Tracheiden in den Markstrahlen fehlend: *Araucarioxylon* s. s. (*Araucarioideae*; einige Dacrydien bis auf die araucarioide Verdickung der Längstracheiden ähnlich gebaut).
- B. Verdickung der Längstracheiden pinoid. Harzparenchym meist vorhanden, reichlich, Markstrahlen einreihig oder partiell zweireihig. Harzgänge — ausgenommen *Sequoia* und *Wellingtonia* — fehlend. Markstrahlzellwände glatt oder juniperoid-getüpfelt. Kreuzungsfeldtüpfel cupressoid, podocarpoid oder eiporig. Tracheiden in den Markstrahlen fehlend: *Cupressinoxylon* (*Podocarpeae*, *Taxodioidae*, *Cupressoideae*, *Cunninghamioideae*).
 - a) Markstrahlzellwände glatt oder (*Saxegothaea*) nur auf den Horizontalwänden deutlich getüpfelt: (*Podocarpeae*, *Taxodioidae*, die meisten *Cupressoideae*, *Cunninghamioideae*).
 - a) Kreuzungsfeldtüpfel eiporig, meist eine Eipore pro Feld: *Phyllocladoxylon* (verschiedene *Podocarpinae*, *Phyllocladinae*, *Pherosphaerinae*, *Microcachrys*, *Sciadopityeae*).

- β) Kreuzungsfeldtüpfel intermediär zwischen eiporiger und podocarpoider oder eiporiger und cupressoider Beschaffenheit bis fast eiporig: *Glyptostrobxylon* und *Taxodioxylon* (*Podocarpus*-Arten, *Sequoia*, *Taxodiaceae*, *Cunninghamiaceae*).
- γ) Kreuzungsfeldtüpfel podocarpoid: *Podocarpxylon* (die meisten *Podocarpaceae*, *Saxegothaea*).
- δ) Kreuzungsfeldtüpfel cupressoid: *Cupressinoxylon* s. s. (*Arthrotaeaceae*, *Wellingtonia*, *Cryptomeriaceae*, die meisten *Cupressoidaceae*).
- b) Markstrahlzellwände juniperoid getüpfelt, Kreuzungsfeldtüpfel cupressoid: *Juniperoxylon* (*Fitzroya*, *Libocedrus decurrens*, *Junipereae*).
- C. Verdickung der Längstracheiden taxoid. Harzparenchym spärlich bis reichlich vorhanden. Markstrahlzellen in der Regel einreihig. Harzgänge stets fehlend. Markstrahlzellwände glatt, podocarpoid bis eiporig. Kreuzungsfeldtüpfel podocarpoid bis eiporig: *Taxoxylon* (*Cephalotaxaceae*, *Taxaceae*).
- D. Verdickung der Längstracheiden pinoid. Harzparenchym oft am Ende jedes Jahresringes vorhanden, selten fehlend. Markstrahlen einreihig bis zweireihig. Harzgänge fehlend¹⁾. Markstrahlzellwände abietoid getüpfelt. Kreuzungsfeldtüpfel nicht eiporig, scheinbar behöft (podocarpoid bis cupressoid), selten fast eiporig (*Pseudolarix*, *Cedrus*). Tracheiden in den Markstrahlen meist fehlend, selten vorhanden (*Tsuga*, *Cedrus*): *Cedroxylon* (*Abietinae*: *Keteleeria*, *Abies*, *Tsuga*; *Laricinae*: *Pseudolarix*, *Cedrus*).
- E. Verdickung der Längstracheiden pinoid, piceoid oder taxoid. Harzparenchym meist fehlend. Markstrahlen mehrreihig. Harzgänge — vertikale und horizontale — vorhanden. Markstrahlzellwände abietoid getüpfelt oder mehr oder weniger glatt. Kreuzungsfeldtüpfel nicht eiporig oder eiporig. Tracheiden in den Markstrahlen stets vorhanden, oft als Zackenzellen ausgebildet: *Pityoxylon* (die übrigen *Abietoideae*).
- a) Verdickung der Längstracheiden piceoid oder taxoid (*Pseudotsuga*). Harzparenchym meist fehlend. Harzgangepithel dickwandig, verholzt. Markstrahlzellwände abietoid getüpfelt. Kreuzungsfeldtüpfel nicht eiporig (podocarpoid bis cupressoid, nur im Frühholz der Harzparenchym führenden kleineiporig). Tracheiden der Markstrahlen nicht als Zackenzellen ausgebildet (doch kommen bei *Picea* an den Wänden mancher Tracheiden stellenweise äusserst kleine, nach innen gerichtete spitze Vorsprungsbildungen vor): *Piceoxylon* (*Abietinae*: *Pseudotsuga*, *Picea*; *Laricinae*: *Larix*).
- b) Verdickung der Längstracheiden stets pinoid. Harzparenchym stets fehlend. Harzgangepithel dünnwandig, nur selten etwas dickwandig. Markstrahlzellwände nur, wenn die Kreuzungsfeldtüpfel kleineiporig,

1) Bei *Abies concolor*, *nobilis*, *bracteata* und *Tsuga Mertensiana* kommen nach Penhallow Harzgänge vor.

abietoid getüpfelt (*Pinus* Sectio *Taeda*, *Banksia*, *Pinaster* p. p., *Sula*, *Pseudostrobus*, *Balfouria*, *Parrya*), sonst juniperoid getüpfelt bis fast glatt (Sectio *Pinaster* p. p., *Strobus*, *Cembra*). Kreuzungsfeldtüpfel gross- bis kleineiporig, selten schwach behöft. Tracheiden der Markstrahlen, mit Ausnahme der Sektionen *Strobus* und *Cembra*, als Zackenzellen ausgebildet: *Pinoxylon* (*Pineae*).

Diese systematische Anordnung der Hölzer läuft im allgemeinen mit der systematischen Anordnung der Coniferen, die ja durch den Holzbau mitbeeinflusst wurde, parallel, indem im allgemeinen die systematischen Gruppen auch durch den Holzbau charakterisiert und voneinander verschieden sind. Nur die Gruppe der *Cunninghamioideae* kommt in der Holzübersicht nicht zur Geltung, sondern steht bei den *Taxodioideae*, woraus jedoch keineswegs folgt, dass die Einreihung der Gruppe ins System, die ja auf Grund aller Merkmale zu geschehen hat, eine unrichtige ist. Gerade so wenig wie man die heute noch existierenden *Dacrydium*-Arten mit araucarioidem Holzbau auf Grund dieses einen Merkmales allein zu den Araucarioideen stellen wird, muss man aus xylotomischen Gründen die Cunninghamioideen mit den Taxodioideen vereinigen. Es folgt vielmehr aus diesem gleichen Verhalten in beiden Fällen nur, dass die betreffenden Gruppen in bezug auf den Bau ihres Holzes auf annähernd gleich hoher, oder besser gesagt, tiefer Entwicklungsstufe stehen. Uebrigens hat *Cunninghamia* mit den *Araucarioideae*, mit denen ich sie in nahe Beziehungen bringe, ein Merkmal zum Unterschiede von allen anderen Coniferen gemeinsam, nämlich die aufgeblasenen Markstrahlzellen, und *Sciadopitys* erinnert, wenn auch die Angabe, dass sie Markstrahltracheiden besitzt, nicht richtig sein dürfte, doch durch die eiporigen Kreuzungsfeldtüpfel und ungetüpfelten Markstrahlen an die ursprünglichsten Sektionen von *Pinus*: *Strobus* und *Cembra*, die sich freilich noch durch den Besitz von Markstrahltracheiden und vertikalen und horizontalen Harzgängen als jüngere Typen erweisen.

Besonderes Interesse verdienen die Korrelationen, welche zwischen dem Vorhandensein und Fehlen von Harzparenchym und Harzgängen, sowie zwischen der Tüpfelung der Markstrahlzellen und der Beschaffenheit der Kreuzungsfeldtüpfel bei den *Abietoideae* bestehen. Wenn nämlich das Harzparenchym reichlicher auftritt, fehlen die Harzgänge, und umgekehrt; wenn die Kreuzungsfeldtüpfel grosseiporig sind, fehlen die Tüpfel der Markstrahlzellen; wenn jene kleineiporig sind, sind diese mehr oder minder reichlich vorhanden.

Die oben gegebene Einteilung ist auch für die fossilen Coniferen erschöpfend, da anders gebaute Hölzer von den Phytopaläontologen nicht zu den Coniferen gerechnet werden. So werden jetzt insbesondere die bis ins Devon zurückreichenden, früher zu *Araucarioxylon* s. l. und daher zu den Coniferen gerechneten Hölzer mit mehr als dreireihig getüpfelten Tracheiden, schiefgerichteten, spaltenförmigen Tüpfelporen und partiell mehrschichtigen Markstrahlen von *Araucarioxylon* s. s. mit ein- bis dreireihig getüpfelten Tracheiden, kreisrunden Tüpfelporen und einschichtigen Mark-

strahlen abgetrennt und zu *Cordiaoxylon* und daher zu den Cordaiten gestellt¹⁾. Es gehören zu diesen Hölzern die *Artisia*-Markkörper, welche durch auf der Oberfläche querlaufende, ringförmige Furchen und Wülste ausgezeichnet sind, während *Araucarioxylon* s. s. die *Tylodendron* Markkörper entsprechen, deren Aussenfläche Längsfurchen und Felder von länglich-rhombischer Gestalt und mit in die Richtung der Längsachse fallendem Längendurchmesser aufweist. Es scheinen übrigens, was phyletisch von hohem Interesse wäre, Zwischenformen zwischen diesen beiden Holztypen zu existieren.

Echte *Araucarioxyla*, das heisst also Hölzer von der Struktur, wie sie die rezenten *Araucarioideae* aufweisen, sind zweifellos die ältesten Coniferen-hölzer. Sie beginnen im Perm oder gar schon Karbon und reichen durch das ganze Mesozoikum bis ins Tertiär. Die Sippen, welchen diese Hölzer angehörten, dürften aber keineswegs nur Araucariodeen (*Walchia* etc.) gewesen sein, sondern auch Taxodioideen (*Voltzia* etc.) und auch Ginkgoaceen, ja selbst die rezente *Ginkgo biloba* hat — nach Gothan — noch stark araucarioide Charaktere, welche mit cupressoiden gemischt sind.

Cupressinoxyla beginnen erst in der Kreide und sind in den tertiären Ablagerungen zum Teil sehr reichlich vertreten. Die Gattungszugehörigkeit lässt sich nur in gewissen Fällen, z. B. bei *Phyllocladus Mülleri* und *Sequoia Cuttsiae*, mit einem grösseren oder geringeren Grade von Wahrscheinlichkeit angeben.

Die *Cedroxyla* reichen bis in die oberste Trias (Rhät), wenn nicht gar bis ins Perm zurück und finden sich in den jüngeren mesozoischen und tertiären Schichten ziemlich häufig. Ueber ihren Zusammenhang mit bestimmten Sippen ist nichts bekannt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass manche derselben Taxocupressaceen angehört haben, da es manche Podocarpeen-, Taxodioideen- und Cupressoideen-Hölzer gibt, welche nur wenig Harzparenchym besitzen und daher bei Nichtberücksichtigung der Tüpfelung der Markstrahlzellen für *Cedroxyla* gehalten werden können.

Die *Pityoxyla* sind zweifellos die höchstorganisierten Coniferen-hölzer. In mesozoischen Ablagerungen sind sie sehr selten, wenn überhaupt vorhanden. Angeblich sollen sie zuerst in jurassischen Schichten aufgetreten sein, doch sind die betreffenden Mitteilungen nicht einwandfrei. In der Kreide fehlen sie, und erst im Tertiär finden sie sich, wenn auch hinter den *Cupressinoxyla* zurückbleibend, in grosser Menge. Die Fichten und Kiefern des samländischen Bernsteines hatten insgesamt Hölzer vom *Pityoxylon*-Typus. — Sehr befremdend ist die Angabe Schenks, dass ein *Pityoxylon* (von *Pinites Conwentzianus*) in karbonischen Schichten gefunden wurde. Allerdings ist die Sache nicht hinlänglich bewiesen, und war das Holz, wie Schenk selbst zugesteht, schadhaft.

Die *Taxoxyla* sind, obwohl wahrscheinlich ein primitiver Typus, merkwürdigerweise die jüngsten von allen Coniferen-hölzern und beginnen, soweit bekannt, erst im Tertiär.

1) Man vergleiche auch die einschränkenden Bemerkungen Gothans (1905).

Aus dem Gesagten scheint hervorzugehen, dass die Entwicklung der Coniferenhölzer mit dem phylogenetischen Werdegang der Sippen dieser Gruppe, wie er sich insbesondere aus dem Baue der weiblichen Sexualorgane erschliessen lässt, nicht immer gleichen Schritt gehalten hat, indem insbesondere Typen, welche wir — wie *Cephalotaxus* — auf Grund der Beschaffenheit ihrer weiblichen Blüten als die phyletisch ältesten Coniferen ansehen müssen, Hölzer besitzen, welche geologisch erst spät in Erscheinung getreten sind. Es sind jedoch solche scheinbare Widersprüche durchaus nicht geeignet, unsere Annahmen über die Phylogenie der Coniferen zu erschüttern, denn es kommt ja bekanntlich gar nicht selten vor, dass Sippen in bezug auf das eine Merkmal ein ursprüngliches, in bezug auf ein anderes ein abgeleitetes Verhalten zur Schau tragen. Dies gilt hier um so mehr, als im grossen und ganzen doch auch die Resultate der Holzpaläontologie als Stütze unserer Auffassungen zu verwerten sind.

ad 4). Die Beurteilung der Merkmale in bezug auf ihre phylogenetische Wertigkeit führt nur in manchen Fällen zu halbwegs gesicherten Daten.

Aus biologischen Gründen halte ich folgende Merkmale für

- | ursprünglich | abgeleitet |
|---|---|
| a) Die Verzweigungssysteme bestehen nur aus Langtrieben | a) Die Verzweigungssysteme bestehen aus Lang- und Kurztrieben |
| b) Die Blätter der Lang- und Kurztriebe sind von gleicher Beschaffenheit | b) Die Blätter der Lang- und Kurztriebe sind von verschiedener Beschaffenheit |
| c) Die Markstrahlen des Stammholzes bestehen nur aus Parenchymzellen | c) Die Markstrahlen des Stammholzes bestehen aus Parenchymzellen und Tracheiden |
| d) Die Markstrahltracheiden sind nicht als Zackenzellen ausgebildet | d) Die Markstrahltracheiden sind als Zackenzellen ausgebildet |
| e) Die Markstrahlzellen sind glatt | e) Die Markstrahlzellen sind abietoid oder juniperoid getüpfelt |
| f) Harzparenchym ist im Stammholz reichlich oder spärlich vorhanden; Harzgänge fehlen | f) Harzparenchym ist im Stammholz spärlich vorhanden oder fehlt; Harzgänge sind vorhanden |
| g) Die weiblichen Infloreszenzen werden nicht zu Fruchtzapfen | g) Die weiblichen Infloreszenzen werden zu Fruchtzapfen |
| h) Die Samen sind gross | h) Die Samen sind klein. |

In den Fällen a—f scheint mir der Fortschritt vom ursprünglichen zum abgeleiteten Merkmale in einer Steigerung der Arbeitsteilung, im Falle g in der Verstärkung des Samenschutzes und im Falle h in der Möglichkeit der Erhöhung der Samenzahl zu liegen.

Die Ontogenese spricht dafür, dass die Schuppenblätter jünger sind als die Blätter von linealer, Nadel- oder Dolchform, weil die Jugendformen ¹⁾

1) Und auch die aus Stecklingen solcher Jugendformen grossgezogenen „Retinosporen“.

schuppenblättriger Coniferen zumeist lineale oder nadel- oder dolchförmige Blätter besitzen.

Nach den Resultaten der Paläontologie sind zweifellos die Merkmale der *Araucarioxyla* älter als die der *Cedroxyla* und *Cupressinoxyla*, und die Merkmale dieser älter als die der *Taxoxyla* und *Pityoxyla*.

Schliesslich sind, wenn man die Annahme der Abstammung der Coniferen von den *Cycadales* durch Vermittlung der Cordaiten, Ginkgoaceen usw. für erwiesen hält, zweifellos auch Staubblätter mit vielen Pollensäcken für ursprünglicher anzusehen als solche mit wenigen und Samen mit zweischichtiger Testa für ursprünglicher als solche mit einschichtiger Testa.

Es braucht wohl nicht eigens hervorgehoben zu werden, dass man, um über das Alter einer Sippe ein Urteil zu fällen, nicht auf ein einzelnes dieser und anderer Merkmale allzu grosses Gewicht legen darf, sondern immer die Gesamtheit ihrer Merkmale nebst ihrer geographischen Verbreitung, geologischen Vergangenheit und ihren Beziehungen zu den nächstverwandten Sippen berücksichtigen muss.

4. Phylogenie.

Das früher entwickelte System ist ein lineares und als solches nicht geeignet, die phyletischen Beziehungen der einzelnen Gruppen vollkommen zum Ausdrucke zu bringen. Im folgenden will ich daher, gestützt auf die Erörterungen sub Punkt 1—4, noch einige Angaben über diese Beziehungen machen und einige Gedanken mitteilen, welche ich mir über den mutmasslichen Entwicklungsgang der heute lebenden Coniferengruppen gebildet habe.

Wie schon erwähnt wurde und auch durch das System zum Ausdruck gelangt, halte ich die *Taxocupressaceae* und *Abietaceae* für koordinierte Gruppen, welche nicht voneinander abzuleiten sind, indem sie beide Gattungen umfassen, welche untereinander zunächst und näher verwandt sind als mit den Formen der anderen Gruppe. Innerhalb jeder Familie unterscheide ich drei Unterfamilien, von welchen ich immer die erste für die phyletisch älteste, die letzte für die phyletisch jüngste ansehe.

Dass unter den *Taxocupressaceae* die *Taxoideae* auf tiefster Stufe stehen, folgt vor allem daraus, dass eine ihrer Gattungen, *Cephalotaxus*, unter allen Coniferen der Gattung *Ginkgo*, der einzigen heute lebenden Sippe, welche man als einen direkten Vorfahren der Coniferen ansehen muss, bei aller Verschiedenheit in der Verzweigung, im Holzbau, in der Form und Nervatur der Blätter, Verteilung der Harzgänge in den Blättern, Art der Befruchtung usw. zunächst steht. Es ergibt sich dies aus verschiedenen morphologischen Tatsachen: Bei *Cephalotaxus* steht ebenso wie bei *Ginkgo* je eine aus zwei aufrechten Samenanlagen bestehende weibliche Blüte in der Achsel einer Deckschuppe; nur sind bei *Ginkgo* die Blüten einzelnstehend und langgestielt, bei *Cephalotaxus* dagegen sitzend und zu Infloreszenzen vereinigt; die Ovularschuppen sind bei *Ginkgo* unterhalb

jeder Samenanlage in Form eines kreisrunden Wulstes vorhanden, bei *Cephalotaxus* dagegen vollkommen rückgebildet. Bei *Ginkgo* ebenso wie bei *Cephalotaxus* sind die Samen sehr gross und haben im Gegensatze zu allen anderen Coniferen eine zweischichtige, aussen fleischige und innen harte Testa. In den Vegetationsorganen herrschen zwar sehr grosse Differenzen, doch ist eine wichtige Uebereinstimmung hervorzuheben: das Vorhandensein eines Harzganges im Marke¹⁾, ein Merkmal, das bei keiner anderen Conifere vorkommt. Man kann sich den *Cephalotaxus*-Typus vom *Ginkgo*-Typus entstanden denken durch Reduktion der Blütenstiele und Ovularschuppen und Vereinigung der weiblichen Blüten zu Infloreszenzen. Selbstverständlich kommen hierzu noch die Umwandlung der Spermatozoiden in passiv bewegliche Spermakerne und verschiedene andere Momente, deren Vorhandensein aber an der Tatsache nichts ändert, dass *Cephalotaxus* die *Ginkgo* zunächststehende unter den heute lebenden Coniferengattungen und umgekehrt *Ginkgo* die den Coniferen zunächststehende unter den heute lebenden Gymnospermengattungen ist.

Zwischen den *Cephalotaxaceae* und den übrigen *Taxoideae* ist die Kluft eine viel geringere. Insbesondere die *Podocarpaceae* lassen sich leicht auf den *Cephalotaxus*-Typus zurückführen. Die wichtigsten Umwandlungen, durch welche man sich erstere aus letzterem entstanden denken kann, sind folgende: Die Zahl der Samenanlagen wurde auf eine pro Blüte reduziert. Die äussere, fleischige Schichte der Testa der Samen wurde rückgebildet, die Ovularschuppe dagegen, welche bei *Ginkgo* schwach, bei *Cephalotaxus* gar nicht entwickelt ist, kam wieder zur Geltung und bildete sich, indem sie statt der äusseren Schichte des Integumentes fleischig (zu einem Epimatium) wurde, zum Organe der Samenverbreitung aus. Die Zahl der Pollensäcke wurde auf zwei vermindert. Auch die Zahl der Blüten in den weiblichen Infloreszenzen wurde meist bis auf zwei oder eine reduziert. Die Beziehungen zwischen Samenanlage und Ovularschuppe gestalteten sich, wie aus dem verschiedenartigen Stellungsverhältnisse der ersteren zu letzteren zu ersehen ist, sehr mannigfaltig (insbesondere bei *Dacrydium*), die Ovularschuppe blieb entweder von der Deckschuppe frei oder vereinigte sich mit ihr in mehr oder weniger ausgeprägter Weise. In der Regel blieb sie axillär gestellt, bei gewissen einzelblütigen Dacrydien aber nimmt sie schon fast terminale Stellung ein. Manche Dacrydien nehmen noch in bezug auf den Bau des Holzes eine sehr ursprüngliche Stellung ein, indem sie „arau-caroid“ Charaktere aufweisen.

Vollkommen terminal gestellt ist die Ovularschuppe in den zweifellos durch Reduktion einblütig gewordenen weiblichen Infloreszenzen der *Taxaceae*, welche sich diesbezüglich in der Verlängerung der Entwicklungslinie der *Podocarpaceae* befinden. Da hier überdies die Deckschuppen gegenständig sind, und die Ovularschuppe — eine Folge ihrer terminalen Stellung — vollkommen allsymmetrisch (schüsselförmig) ausgebildet ist, und die Samenanlage

1) Siehe Rotherth a. a. O.

aufrechte Stellung hat, kann man unmöglich entscheiden, welcher von den beiden Schuppen des obersten Paares als Deckschuppe die terminale Blüte angehört, oder mit anderen Worten, welche von den beiden obersten Deckschuppen die sterile und welche die fertile ist. Damit soll aber nicht gesagt sein, dass ich mir die *Taxaceae* auf dem Umwege über die *Podocarpinae* aus dem *Cephalotaxus*-Typus entstanden denke. Denn in mancher Beziehung sind die *Taxaceae* wohl ursprünglicher als die *Podocarpinae*. So haben sie vor allem eine grössere Anzahl von Pollensäcken als diese. Ueberdies stehen sie im Bau des Holzes, wegen der taxoid verdickten Längstracheiden, die wohl als abgeleitetes Merkmal aufzufassen sind, *Cephalotaxus* näher als die *Podocarpinae*. Ich glaube vielmehr, dass sie direkt, nicht auf dem Umwege über die *Podocarpinae*, vom *Cephalotaxus*-Typus herzuleiten sind, allerdings durchaus nicht von heute lebenden oder diesen sehr nahestehenden Formen. Dagegen spricht nämlich die Anordnung ihrer Infloreszenzen. Die Deckschuppen tragenden Zweiglein entspringen bei *Cephalotaxus* direkt aus der Achsel von Blättern vegetativer Zweige, bei den Taxeen dagegen — und sonst nirgends unter den Coniferen — aus der Achsel von brakteenartigen Blättchen steriler Zweige, welche selbst erst die Achselprodukte der Blätter vegetativer Zweige sind, oder, anders gesagt, bei den *Taxaceae* sind die weibliche Blüten tragenden Achsen um eine Sprossgeneration höherwertig als bei den *Cephalotaxaceae*. Dies ist der Grund, warum ich eine direkte Ableitung der *Taxaceae* vom *Cephalotaxus*-Typus, wie er uns heute entgegentritt, nicht für möglich halte, sondern mir die Ahnen der *Taxaceae* als Typen mit verzweigten weiblichen Infloreszenzen vorstelle.

Doch sei dem, wie ihm sei, jedenfalls ergibt sich aus dem bisher Gesagten das eine, dass die Differenzen zwischen den *Cephalotaxaceae*, *Taxaceae* und *Podocarpinae*, wenn auch nicht so bedeutende wie zwischen irgendeiner dieser Gruppen und *Ginkgo*, so dennoch derartig grosse sind, dass es gerechtfertigt ist, sie zu Vertretern dreier Triben zu machen.

Die *Phyllocladinae* sind ihres aussergewöhnlichen vegetativen Baues wegen zweifellos eine sehr abgeleitete Gruppe. Sie werden von manchen Autoren den *Taxaceae*, von anderen den *Podocarpeae* zugeteilt. Ich schliesse mich den letzteren an. Denn während die Beschaffenheit der Ovularschuppe für beide Ansichten als Argument angeführt werden kann, sprechen die einfachen weiblichen Infloreszenzen, die nur zwei Pollensäcke tragenden Staubgefässe, die mit Luftblasen ausgestatteten Pollenkörner und die nicht spiralig verdickten Strangtracheiden sehr für nähere Beziehungen der Gruppe zu den *Podocarpinae*, denen ich sie als gleichwertige Subtribus an die Seite stelle. Ich bin der Meinung, dass sie auf *Dacrydium*-artige Vorfahren zurückzuführen sind.

Das gleiche glaube ich von den *Pherosphaerinae* und habe sie daher auch den *Podocarpinae* als Subtribus koordiniert. Ueber die Stellung dieser Gruppe sind die meisten Autoren einer und derselben Ansicht. *Pherosphaera* ist zweifellos mit *Dacrydium* zunächst verwandt und aus diesem

Typus durch die Vereinigung mehrerer weiblicher Blüten zu kleinen Infloreszenzen und Rückbildung der Ovularschuppe hervorgegangen zu denken. Die Tatsache, dass das Integument der Samenanlagen von *Pherosphaera* aus zwei Schichten besteht, aus einer häutigen äusseren und einer erhärtenden inneren, ist wohl kein Hindernis für die Annahme der genannten Beziehungen. Diese Annahme müsste meines Erachtens auch dann noch aufrecht erhalten werden, wenn sich herausstellen sollte, dass die als äussere Schichte des Integumentes angesprochene Hülle als Karpid zu deuten sei. Ich bin übrigens gegen diese Deutung, weil auch die nahe verwandte Gattung *Microcachrys*, obwohl sie im einwandfreien Besitze einer wohlausgeprägten Ovularschuppe ist, ein derartig zweischichtiges Integument besitzen soll.

Dass schliesslich die *Saxegothaeinae* vom Typus der *Podocarpinae* abzuleiten sind, halte ich in Anbetracht der weitgehenden morphologischen Uebereinstimmung der beiden Gruppen (*Saxegothaea* mit *Podocarpus*-, *Microcachrys* mit *Dacrydium*-Arten) für sehr wahrscheinlich. Dass die *Saxegothaeinae* die höher stehende Gruppe sind, geht daraus hervor, dass wir bei ihnen — zum erstenmal unter den bisher besprochenen Gruppen — weiblichen Infloreszenzen begegnen, welche zu Fruchtzapfen heranreifen. Wie die Verbreitung der Samen erfolgt, ist mir nicht bekannt, doch ist es wahrscheinlich, dass Tiere hierbei eine Rolle spielen, weil die Zapfen fleischig sind. Von besonderem Interesse ist es, dass hier nicht die Ovularschuppe, sondern die Deckschuppe, welche auch den Samenschutz besorgt, fleischig geworden ist, während sich erstere zu einem unscheinbaren, an der Deckschuppe angehefteten häutigen Gebilde gestaltet hat, welches die Basis der gleichfalls an der Zapfenschuppe hinaufgerückten, umgewendeten Samenanlage von aussen umhüllt. Die wesentlichen Momente bei der Entstehung der *Saxegothaeinae* aus dem Typus der *Podocarpinae* sind also: 1) die Häufung mehrerer weiblicher Blüten zu Infloreszenzen, 2) die Entstehung der Fruchtzapfen durch Fleischigwerden der Deckschuppen und 3) im Zusammenhange damit die Rückbildung des Epimatiums. *Saxegothaea* scheint übrigens auch in bezug auf den Holzbau höher zu stehen als die *Podocarpeae*, indem sie horizontal stark getüpfelte Markstrahlzellen — wenigstens bei Mehrstöckigkeit der Markstrahlen — besitzt.

Auch die geographische Verbreitung der Gruppen spricht zugunsten der vorgetragenen systematischen Gliederung der *Taxoideae*. Die Triben der *Cephalotaxae* und *Taxae* repräsentieren die Unterfamilie in der nördlich extratropischen Zone, die *Podocarpeae* hauptsächlich in den Tropen und der südlichen Hemisphäre; und zwar ist die Subtribus der *Podocarpinae* vor allem in den Tropen und in geringerem, aber immer noch beträchtlichem Ausmasse auch in der südlich extratropischen Zone vertreten und überschreitet nur in wenigen Arten die Tropenzone nach Norden, die *Phyllocladinae*, *Pherosphaerinae* und *Saxegothaeinae* sind ausschliesslich südlich extratropisch.

Das Merkmal, welches uns in der Unterfamilie der *Taxoideae* erst in der abgeleiteten Gruppe, den *Saxegothaeinae*, begegnete, die Ausbildung

von Fruchtzapfen, ist bei den *Taxodioideae* und den folgenden Gruppen ausnahmslose Regel. Es geht schon aus dem bisher Gesagten hervor, dass ich die Zapfen-Coniferen für die abgeleiteten Formen ansehe und es für wahrscheinlich halte, dass sie sich auf Formen, die keine Zapfen bilden, in ähnlicher Weise zurückführen lassen, wie ich die *Saxegothaeinae* auf den *Podocarpus*-Typus zurückzuführen versucht habe. Diejenige Gruppe der Zapfen-Coniferen, für welche sich eine solche Abstammung von noch heute lebenden keine Zapfen bildenden Vorfahren, also den *Taxoideae*, am ehesten wahrscheinlich machen lässt, sind ohne Zweifel die *Taxodioideae*. Ihrer grossen Uebereinstimmung mit diesem Typus in den vegetativen Organen wurde schon oben gedacht. In den männlichen Blüten liegen gleichfalls keine bemerkenswerten Abweichungen vor. Die wesentlichsten Unterschiede treten in den weiblichen Fortpflanzungsorganen auf, und zwar sind es vor allem: 1) der statt der Ovularschuppen auftretende Ovularwulst, 2) die Vermehrung der Samenanlagen in den weiblichen Blüten, 3) die holzige Konsistenz, welche Ovularwulst und Deckschuppe im Reifestadium erlangen und wovon eben die Bildung holziger Zapfen abhängt, und 4) die ausfallenden, allein, ohne Epimatium, zur Verbreitung gelangenden Samen, wodurch sich der Taxodioideen- vom Taxoideen-Typus unterscheidet. Diese Differenzen sind nicht so bedeutende, als dass man sich nicht ganz gut vorstellen könnte, dass sich die Merkmale der ersteren aus denen der letzteren Gruppe entwickelt haben, wobei selbstverständlich nicht an heute lebende Formen zu denken ist. Und es reicht ja auch tatsächlich die Blütezeit der *Taxodioideae* in Zeiten zurück, in welchen sicherlich auch noch ganz andere *Taxoideae* gelebt haben als deren heutige Repräsentanten.

Die meisten Beziehungen zu rezenten *Taxoideae* haben unstreitig die *Arthrotaxae*. Diese Gruppe dürfte in ganz ähnlicher Weise aus dem Typus der *Podocarpaceae* hervorgegangen sein wie die *Saxegothaeinae*, also auch durch Zapfenbildung, — oder ohne dass eine solche noch notwendig gewesen wäre, aus den *Saxegothaeinae* selbst — und nur mit den schon erwähnten Modifikationen, dass die Zahl der Ovula erhöht wurde, die Deckschuppe und der mit ihr verbundene und zu ihr, ähnlich wie die Ovularschuppe bei *Microcachrys* gestellte Ovularwulst zur Reifezeit verholzten, wobei letzterer zum Fruchtwulste wurde, und dass die Samen frei aus dem Zapfen ausfielen und ohne Fruchtwulst verbreitet wurden. Die Uebereinstimmung der *Arthrotaxae* mit den *Podocarpaceae* bezieht sich auch auf die Beschaffenheit der Staubgefässe (Zweizahl der Pollensäcke). Die geographische Verbreitung der Sippen spricht für die geäusserten Annahmen, oder doch nicht gegen dieselben, denn die *Arthrotaxae* sind ebenso wie viele *Podocarpaceae* südlich extratropische Typen.

In ähnlicher Weise, stelle ich mir nun vor, sind auch die Taxodioideen-Triben der nördlich extratropischen und tropischen Zone, die *Sequoiaceae*, *Cryptomeriaceae* und *Taxodiaceae*, aus den *Taxoideae* oder *Ginkgoinae* angehörigen Vorfahren entstanden. Allerdings darf man da noch weniger an heute lebende Formen denken als bei der Ableitung der *Arthrotaxae*. Schon die

grössere Zahl der Pollensäcke spricht gegen ihre direkte Ableitung von den *Podocarpeae*. Aber auch auf die *Taxeeae*, die ja selbst in ihren heutigen Formen eine sehr abgeleitete Gruppe bilden, darf man sie nicht zurückführen. Man muss vielmehr an ausgestorbene Gruppen der *Taxoideae* und vielleicht sogar *Ginkgoinae* denken, von welchen die *Voltziae* und andere Ahnen der rezenten *Taxodioideae* der nördlichen Hemisphäre ihren Ausgang genommen haben dürften, Gruppen, deren Existenz man ja auch sonst annehmen müsste, als Vorfahren der rezenten, wie gesagt zum Teil sehr abgeleiteten Taxoideen. — Es ist sehr bemerkenswert, dass speziell die *Sequoieae* in bezug auf histologische Differenzierung — Harzgänge im Holze (bei *Sequoia* und *Wellingtonia*), verholzte Schutzscheide in den Blättern (bei *Sequoia*) — eine Entwicklungshöhe erlangt haben, welche an die der *Abietoideae* heranreicht. Doch glaube ich nicht, dass dieses Verhalten schon zu dem Schlusse berechtigt, dass letztere in der Verlängerung der Entwicklungslinie ersterer liegen.

Bietet so die Ableitung der *Taxodioideae* immerhin ziemlich grosse Schwierigkeiten, so ist es um so leichter, sich die *Cupressoideae* aus dem Taxodioideen-Typus entstanden zu denken. Die nahe Verwandtschaft der beiden Gruppen folgt aus ihrer weitgehenden Uebereinstimmung in vielen Merkmalen der vegetativen und auch sexualen Organe. Dass die *Cupressoideae* die jüngere Gruppe sind, ergibt sich, abgesehen von ihrer Verbreitung und grossen Formenzahl in der Jetztzeit, auch aus ihren Differenzialcharakteren: fast stets gegenständig oder quirlig gestellte Phyllome, oft vorkommender Dimorphismus der medianen und lateralen Assimilationsblätter, Beschaffenheit der Zapfenschuppen — dieselben sind ein durch vollkommene Vereinigung von Fruchtwulst und Deckschuppe entstandenes einheitliches Gebilde —; die Samenanlagen sind stets achselständig (und daher aufrecht), so dass sie ein scheinbar vom Ovularwulst unabhängiges Achselprodukt der Zapfenschuppe vortäuschen, ein Verhalten, welches auch schon bei manchen Taxodioideen (*Cryptomerieae*, *Taxodieae*) auftritt, während andere (*Sequoieae*) sich zwischen diesem Verhalten und dem der Dacrydien mit auf der Fläche der Ovularschuppe inserierten und umgewendeten Samenanlagen intermediär verhalten, indem ihre Ovula anfangs in der Nähe der Basis der Schuppe eingefügt und fast aufrecht sind und erst später an der Schuppe in die Höhe rücken und sich umwenden. Die Zahl der Samenanlagen ist bei vielen *Cupresseae* wie bei den *Taxodioideae* noch eine ziemlich grosse (ja bei *Cupressus* sogar ganz enorm gesteigert), bei vielen aber sind nur mehr zwei transversal stehende vorhanden, ein zweifellos abgeleitetes Verhalten, das übrigens auch schon für die *Cryptomerieae* und *Taxodieae* charakteristisch ist; schliesslich gibt es unter den *Cupressoideae* auch Formen, bei denen jede weibliche Blüte ein laterales Ovulum besitzt, was zweifellos durch den Abort des zweiten zu erklären ist. Die zwei zuletzt genannten Merkmale der *Cupressoideae* sind also gradueller Natur, aber auch die anderen sind nicht als absolute aufzufassen, denn es gibt auch Cupressoideen mit wechselständigen und solche mit nicht dimorphen Blättern, und

auch die Vereinigung von Deckschuppe und Fruchtwulst ist durchaus nicht immer eine so vollkommene, dass diese zwei Gebilde nicht mehr zu erkennen wären. Es haben sogar Fruchtwulst und Deckschuppe ihr separates Gefässbündel, und sehr häufig kann man auch schon äusserlich an der sich abhebenden Spitze der Deckschuppe die Grenze zwischen dieser und dem Fruchtwulst erkennen. Dass dieses Merkmal nicht geeignet ist, die Cupressoideen scharf zu charakterisieren, geht am besten daraus hervor, dass es auch schon bei manchen Taxodioideen vorhanden ist (*Sequoicaceae*), welche allerdings infolgedessen von manchen Autoren zu den Cupressoideen gestellt werden, wobei es aber dann nur mehr eines geringen Schrittes bedarf, um überhaupt die Taxoideen mit den Cupressoideen, von welchen sie, wenn man die Gesamtheit der Merkmale berücksichtigt, sich ungezwungen trennen lassen, zu vereinigen. Die Cupressoideen sind, obzwar die jüngste unter den Taxocupressaceen, dennoch, absolut genommen, eine alte Gruppe, was nicht nur direkt aus ihrer geologischen Vergangenheit hervorgeht, sondern auch indirekt aus gewissen atavistischen Charakteren, z. B. dem einfachen Baue des Holzes, der grösseren Zahl der Pollensäcke usw., zu erschliessen ist.

Von den Triben der *Cupressoideae* dürften die Formen mit Schildschuppen, das sind die *Cupresseae*, von den *Sequoicaceae*, da diese gleichfalls Schildschuppen besitzen, herzuleiten sein. Auch die heutige geographische Verbreitung der Gruppen widerspricht dem nicht, denn beide gehören ausschliesslich der nördlich-extratropischen Zone an. Die *Thujopseae* und *Actinostrobeae* dagegen dürften eher auf den Typus der *Cryptomeriaceae* und *Arthrotaxaceae* zurückzuführen sein, mit dem sie den Besitz von Flachschuppen gemeinsam haben. Die *Junipereae* stehen zweifellos den *Actinostrobeae* nahe, und zwar sind es *Arceuthos* und *Juniperus*, welche diese Tribus gewissermassen auf der nördlichen Hemisphäre vertreten. Andererseits sind aber auch die nahen Beziehungen, welche *Sabina*, vor allem wegen des Besitzes von Schildschuppen, mit den *Cupresseae* (*Chamaecyparis*) verbinden, nicht zu verkennen. Die *Junipereae* sind, wie schon aus dem Holzbau — juniperoide Tüpfelung der Markstrahlzellen — hervorgeht, gewiss die am weitesten vorgeschrittenen Cupressoideen, und es verdient Interesse, dass gerade bei ihnen sekundär wiederum ein Merkmal zutage tritt, welches auch für die Taxoideen, die Stammformen der Cupressoideen, allerdings in modifizierter Form, charakteristisch ist, nämlich das vollkommene oder doch partielle Fleischigwerden der Zapfenschuppen.

Die Annahme, dass unter den *Taxocupressaceae* die *Taxoideae* und *Taxodioideae* wirklich die ursprünglicheren und die *Cupressoideae* die am meisten abgeleitete Gruppe sind, wird auch durch Berücksichtigung der geographischen Verbreitung derselben bekräftigt, denn die *Taxoideae* haben das Maximum ihrer Verbreitung in den Tropen, das Minimum in der nördlich extratropischen Zone, die *Taxodioideae* sind ausschliesslich in den wärmeren Teilen der extratropischen Zonen zuhause und die *Cupressoideae* verhalten sich gerade den *Taxoideae* entgegengesetzt.

Die Formen der *Abietaceae* scheinen mir, wie schon gesagt, insgesamt untereinander näher verwandt zu sein als irgendeine derselben mit Formen der *Taxocupressaceae*. Es kann nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass unter ihnen die *Araucarioideae* die älteste Gruppe sind. Hierfür sprechen vor allem mehrere morphologische Merkmale, welche für sie allein so charakteristisch sind, dass man sogar schon den Vorschlag gemacht hat, sie den übrigen Coniferen als gleichwertige Ordnung zu koordinieren. In bezug auf den Bau des Holzes und die Zahl der Pollensäcke zeigen sie sogar ein ursprünglicheres Verhalten als die *Cephalotaxaceae*. Sie sind die einzigen heute lebenden Coniferen, welche bei mehrreihiger Tüpfelung der Tracheiden spiralig angeordnete, sich gegenseitig berührende und polygonal abplattende Holztüpfel besitzen, ein Merkmal, welches bei fossilen Coniferen noch viel häufiger in Erscheinung tritt. Auch eine derartig hohe Zahl von Pollensäcken (bis 15) findet sich bei keiner anderen rezenten Conifere. Im Baue der weiblichen Infloreszenzen stehen die *Araucarioideae* etwa auf der Organisationshöhe der *Saxegothaeinae*, denn sie haben Zapfen, bei welchen die Deckschuppen als Zapfenschuppen ausgebildet, und die Samenanlagen median gestellt und umgewendet sind. Doch sind die Zapfen nicht fleischig, sondern holzig und unendlich grösser als bei dieser Gruppe. Die Markstrahlen des Holzes sind von dem gleichen einfachen Baue, wie er uns in der ganzen Familie der *Taxocupressaceae* begegnet. Die Verteilung der Harzgänge in den Blättern ist hingegen eine sehr mannigfaltige und von dem Verhalten dieser Gruppe fast stets abweichend, indem zumeist seitenständige Harzgänge anwesend sind. Wie die *Saxegothaeinae* stammen sicherlich auch die *Araucarioideae* von nicht zapfenbildenden Formen ab. Doch gibt es unter den heute lebenden Sippen keine einzige, welche man als einen Vorfahren derselben bezeichnen könnte. Vielleicht ist da an die *Cordaitinae* zu denken, welche gleich den *Ginkgoinae* noch keine Zapfen ausbildeten, im übrigen aber dem Coniferen-Typus schon in hohem Masse nahe kamen, oder doch an den Cordaiten nahestehende Gruppen der *Ginkgoinae*. Insbesondere sind es der primitive, dem der Araucarioideen sehr nahe kommende Holzbau und die grossen, vielnervigen Blätter der Cordaiten, welche den ausgesprochenen Gedanken nahelegen. Dass sich die Zapfen der *Araucarioideae* aus den weiblichen Cordaiten-Infloreszenzen entwickelt haben, halte ich zwar für wahrscheinlich, wage es aber nicht als bestimmte Hypothese hinzustellen, da die letzteren doch zu wenig gut bekannt sind, um eine vollkommen einwandfreie Homologisierung zu ermöglichen.

Die Differenzen zwischen den beiden Untergruppen sind, wie aus der speziellen Schilderung hervorgeht, sehr bedeutende und beziehen sich sowohl auf die männlichen und weiblichen Fortpflanzungsorgane als auch auf die Beschaffenheit des Vegetationskörpers, insbesondere die Blattform und die Verteilung der Harzgänge in den Blättern. Die Gruppe der *Agatheae* hat — bei anderer Verteilung der Harzgänge — die gleiche Blattgestalt wie die Arten von *Podocarpus* Sectio *Nageia*, das ist zweifellos die älteste unter den rezenten Coniferen, welche noch am meisten an die der Cordaiten

erinnert. Die *Araucariaceae* haben zum Teil vielnervige Blätter mit breiter Basis und stehen in dieser Hinsicht einzig da unter den Coniferen der Jetztzeit und erinnern gleichfalls an die Cordaiten. Auch die Tatsache, dass das Endosperm der Araucarien Stärke führt, und die hypogäische Keimung der Sectio *Colymbea* sind sehr primitive Charaktere. Die Araucarien mit einnervigen Blättern sind wohl jüngere Formen und vermitteln den Uebergang zu den beiden anderen Unterfamilien der Abietaceen. Es darf jedoch nicht verschwiegen werden, dass die Kluft, welche sie von diesen trennt, dessenungeachtet eine tiefe ist.

Die *Cunninghamioideae* haben bereits normal getüpfelte Tracheiden und sind aus diesem Grunde und wegen der verholzten Gefäßbündelscheide der Blätter und der verminderten Zahl der Pollensäcke zweifellos höher organisiert als die *Araucarioideae*. In bezug auf den Bau des Holzes, die Zahl der Samenanlagen und das Verhältnis der Fruchtschuppe zur Deckschuppe stehen sie auf der Entwicklungshöhe der Taxodioideen und wurden infolgedessen auch oft mit diesen zu einer Gruppe vereinigt. Für *Cunninghamia* ist es in der Tat schwer zu entscheiden, inwieweit ihre Uebereinstimmung mit dieser Gruppe auf Verwandtschaft und inwieweit nur gewissermassen auf Konvergenz beruht. Ihre Unterschiede von den Taxodioideen sind nämlich abgesehen von der Blattform und Beschaffenheit der Zapfen nicht durchgreifend, indem die für sie charakteristischen zwei seitlichen Harzgänge (neben dem dorsal medianen) und die verholzte Gefäßbündelscheide der Blätter auch bei *Sequoia* sich finden. In den beiden erstgenannten Merkmalen allerdings weicht sie so sehr von den Taxodioideen ab und nähert sich den Araucarioideen und Abietoideen so beträchtlich, dass man die Ursache für die früher erwähnte Uebereinstimmung doch wird in der Konvergenz infolge gleicher Entwicklungshöhe suchen müssen. Auch die aufgeblasenen Markstrahlzellen im Holzkörper von *Cunninghamia* sprechen für ihre Verwandtschaft mit den Araucarioideen, mit welchen allein unter allen Coniferen sie dieses Merkmal teilt.

Von den zwei Untergruppen: *Cunninghamiaceae* und *Sciadopityeae* ist nur noch über die letztere zu sagen, dass sie durch die zwei zu einem Symphyllodium verwachsene Assimilationsblätter führenden Kurztriebe und die mit dünnschuppigen Blättern besetzten Langtriebe sowie durch die Verteilung der Harzgänge in den Blättern und die Zapfenform so sehr an *Pinus* und durch den Holzbau speziell an die ursprünglichsten Sektionen dieser Gattung: *Strobus* und *Cembra* erinnert, dass wohl nicht daran zu zweifeln ist, dass *Pinus* von *Sciadopitys*-artigen Formen abstammt. Wegen des Besitzes von nur zwei Pollensäcken repräsentiert *Sciadopitys* ein etwas vorgeschrittenes Stadium als *Cunninghamia*. Diese ist als Vorläuferin der *Sapineae* zu bezeichnen.

Die *Abietoideae* sind wegen der stets nur in Zweizahl auftretenden Pollensäcke und Samenanlagen, sowie wegen der freien, stark entwickelten Fruchtschuppe zweifellos die höchststehende Gruppe der *Abietaceae*. Auch in bezug auf den Holzbau sind sie sehr weit vorgeschritten, indem bei

vielen Formen Harzgänge vorkommen, die Markstrahlen sehr oft Tracheiden führen und die Markstrahlparenchymzellen in der Regel abietoid getüpfelt sind. Der geschlossene Tracheidensaum und die stets verholzte Bündelscheide der Blätter und die Stabilität in der Verteilung der Blattharzgänge sind gleichfalls sehr abgeleitete Merkmale. Aus all dem Gesagten ergibt sich, dass die Abietoideen nicht nur unter den Abietaceen, sondern unter den Coniferen überhaupt die höchste Stufe der Entwicklung erreicht haben. — Sie sind zweifellos Deszendenten der *Cunninghamioideae* und aus diesen durch vollkommene Separierung der Fruchtschuppe und Reduktion der Samenanlagen auf die konstante Zahl zwei entstanden zu denken.

Von den *Sapineae* dürfte die erste Subtribus, die *Abietinae*, direkt von *Cunninghamia*-artigen Formen abstammen. Ihre nahe Verwandtschaft mit diesen ergibt sich vor allem aus der gleichen Verzweigung und ähnlichen Blattbeschaffenheit. In bezug auf die Verteilung der Harzgänge in den Blättern lassen sie sich gleichfalls auf *Cunninghamia* zurückführen, in deren Blättern man sich nur die zwei lateralen Harzgänge reduziert zu denken braucht, um zu *Tsuga*, oder die zwei seitlichen, um zu den übrigen Gattungen zu gelangen. Die *Laricinae* sind als eine den *Abietinae* gleichwertige oder doch sehr früh von ihnen abgezweigte Parallelreihe aufzufassen. Innerhalb beider Subtriben lassen sich nach der Beschaffenheit der Markstrahlen des Holzes niederer und höher stehende Formen unterscheiden. Die ersteren, zweifellos die älteren, haben nur aus Parenchymzellen bestehende einreihige Markstrahlen. Es gehören hierher von den *Abietinae*: *Keteleeria* und *Abies*. Die letzteren, offenbar jüngeren und aus ersteren hervorgegangenen, besitzen Tracheiden führende, meist mehrreihige Markstrahlen. Es sind von den *Abietinae*: *Pseudotsuga*, *Tsuga* und *Picea* und alle *Laricinae*¹⁾. Bei *Pseudotsuga* und *Picea* unter den *Abietinae* und *Larix* unter den *Laricinae* treten überdies im Holze vertikale und horizontale Markstrahlen auf, was mit einer Reduktion des Harzparenchyms verbunden ist. Auch die geographische Verbreitung spricht für die Richtigkeit der aus dem morphologischen Verhalten der Sippen auf deren Alter gezogenen Schlüsse. Es befinden sich nämlich unter den Gattungen, welche wir als die älteren ansehen, *Keteleeria* und *Pseudolarix*, welche beide im südlichsten Teile des Areals der *Abietinae* in wenigen Arten, beziehungsweise einer einzigen, verbreitet sind, unter den mutmasslich jüngeren dagegen *Tsuga*, *Picea* und *Larix*, welche in grösserer Artenzahl auftreten und den Schwerpunkt ihrer Verbreitung in den gemässigten und kälteren Distrikten der nördlich extratropischen Zone besitzen. Die als alt angesprochene Gattung *Abies* ist zwar eine der artenreichsten unter den *Abietinae*, enthält aber viele scharf abgegrenzte, also relativ alte Arten und reicht viel weiter nach Süden als *Tsuga*, *Picea* und *Larix*. Die Gattungen *Pseudotsuga* und *Cedrus* sind, obwohl sie bereits komplizierter gebaute Markstrahlen besitzen, ihres geringen Formenreichtums und relikartigen Auftretens wegen dennoch als

1) Nach Tassi (1905) hat *Pseudolarix* keine Quertracheiden.

relativ alte Formen anzusehen, worauf auch einige morphologische Besonderheiten, wie der eigenartige Bau der Hoftüpfel von *Cedrus*, hinweisen. — Wir können also innerhalb beider Subtriben bezüglich der Entwicklungshöhe und des mutmasslichen Alters alte, intermediäre und junge Gattungen unterscheiden. Es sind von den *Abietinae*: alt *Keteleeria*, intermediär *Abies* und *Pseudotsuga*, jung *Tsuga* und *Picea*; von den *Laricinae*: alt *Pseudolarix*, intermediär *Cedrus*, jung *Larix*.

Die *Pinaceae*, umfassend die einzige Gattung *Pinus*, sind, nach der Art der Verzweigung, der Verteilung der Harzgänge in den Blättern usw. zu schliessen, sicherlich mit *Seiadopitys* nahe verwandt und dürften von diesem Genus ähnlichen Formen abzuleiten sein. Die Arten dieser grossen Gattung lassen sich ähnlich wie die Genera der *Sapineae* nach dem Holz- und Blattbau in zwei Gruppen sondern, von denen die eine als die ältere, die andere als die jüngere, aus ersterer entstandene, anzusehen ist. In die eine (*Haploxyylon*) gehören die Sektionen *Strobos*, *Cembra*, *Balfouria* und *Parrya* mit einfachen Markstrahltracheiden und ungeteiltem Blattbündel, in die andere (*Diploxyylon*) die Sektionen *Khasia*, *Pinaster*, *Pseudostrobus*, *Taeda*, *Sula* und *Banksia* mit Zackentracheiden und geteiltem Blattbündel. Von *Haploxyylon* zeichnen sich Sectio *Strobos* und *Cembra* nebst einem Teile der diploxylen Sectio *Pinaster* noch durch andere wohl ursprüngliche Merkmale aus, nämlich durch einzeln auftretende, grosseiporige Kreuzungsfeldtüpfel und im Zusammenhange damit ungetüpfelte Markstrahlzellwände, während *Balfouria* und *Parrya* zahlreiche kleineiporige Kreuzungsfeldtüpfel und reichgetüpfelte Markstrahlzellwände haben und die übrigen Gruppen in bezug auf beide Merkmale intermediär sind. Ueberdies sind *Strobos* und *Cembra* die einzigen *Pinus*-Sektionen mit ungenabelten Fruchtschuppen, ein zweifellos ursprüngliches Verhalten, denn die Nabelung der Fruchtschuppen ist ein abgeleitetes, bei *Pinus* zum ersten und einzigen Male auftretendes Merkmal, vermöge dessen die Gattung unter allen Abietaceen, ja überhaupt Coniferen, auf höchster Stufe steht. Die geographische Verbreitung und Formenmannigfaltigkeit der Sippen steht auch hier mit den auf dem Wege des morphologischen Vergleiches gewonnenen Ansichten in Einklang, indem im allgemeinen zu den als älter angesprochenen Gruppen scharf abgegrenzte Arten mit oft kleinem Areale, zu den als jünger bezeichneten dagegen vielfach formenreiche, weitverbreitete und zum Teil weit nach Norden reichende Arten gehören. Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass die Gattung *Pinus* als die abgeleitetste unter den Coniferen auch die weitaus formenreichste Coniferengattung ist.

Die geographische Verbreitung der Unterfamilien der *Abietaceae* steht mit den über ihr mutmassliches relatives Alter gemachten Annahmen nicht in Widerspruch. Die *Araucarioideae*, die älteste Gruppe, sind nämlich fast ausschliesslich Tropenbewohner und ausserdem nur noch in wenigen Arten in der südlich extratropischen Zone vertreten, die *Cunninghamioideae*, in bezug auf das Alter intermediär, treten nur noch in zwei monotypischen Gattungen im südlichen Teile der nördlich extratropischen Zone auf, die

Abietoideae dagegen, zweifellos die jüngste Unterfamilie, sind in sehr grossem Formenreichtum über die ganze nördlich extratropische Zone verbreitet und reichen nur in verhältnismässig wenigen Arten bis in die Hochgebirgsregionen der Tropen. Nicht nur ihr grosser Formenreichtum überhaupt, sondern auch der Umstand, dass derselbe gerade in der nördlich gemässigten Zone zur Geltung kommt, bekräftigt die auch aus morphologischen Gründen sich ergebende Behauptung, dass sie die jüngste und höchststehende Gruppe der Abietaceen im besonderen und der Coniferen überhaupt sind.

Die paläontologischen Befunde und der Vergleich des Formenreichtums der fossilen und rezenten Coniferensippen bestätigen unsere Anschauungen über die Phylogenie dieser Gruppe.

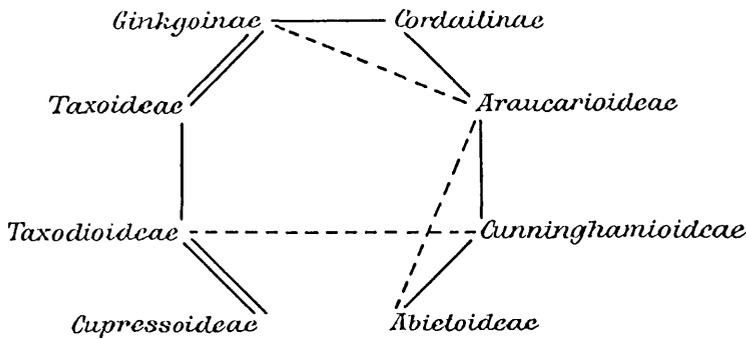
Innerhalb der *Taxocupressaceae* können wir zwar die *Taxoideae* mit ziemlicher Sicherheit nur bis in die Trias (Karbon?) zurückverfolgen, was übrigens gerade in diesem Falle eine Folge der mangelhaften Erhaltung erkennbarer Reste sein dürfte, und ihr Formenreichtum ist auch heute noch — allerdings nur in der Tropenzone — ein ziemlich grosser. Ihre zweifellos unmittelbaren Vorfahren, die *Ginkgoinae*, reichen jedoch sicherlich bis ins Karbon, wenn nicht gar Devon zurück, standen bereits im Perm und unteren Mesozoikum in hoher Blüte und sind heute bis auf einen einzigen Typus ausgestorben. Die *Taxodioideae* begannen erst im Perm, waren im Mesozoikum und Tertiär besonders hochentwickelt und weitverbreitet und sind uns nur in wenigen monotypischen Vertretern erhalten geblieben. Die *Cupressoideae* sind die jüngsten Taxocupressaceen, denn sie traten erst im Jura (Trias?) auf, gelangten erst in der Kreide und im Tertiär zu grösserer Geltung und dürften auch heute noch, wenigstens mit einer Gattung (*Juniperus*), sich von ihrer Entwicklungshöhe nicht allzuweit entfernt haben. Ihre nahe Verwandtschaft mit den älteren *Taxodioideae* wird auch durch das Vorkommen intermediärer Gattungen (*Inolepis*) aus dem Mesozoikum bestätigt.

Von den *Abietaceae* sind zweifellos die *Araucarioideae*, welche wir aus verschiedenen Gründen als die ursprünglichste Gruppe bezeichnet haben, auch geologisch die älteste, denn ihr erstes Auftreten fällt mit ziemlicher Bestimmtheit schon ins Perm. Die Paläontologie der *Cunninghamioideae*, welche nach einer Auffassung bis in die Trias, nach anderer nur bis in die Kreide zurückreichen, ist leider viel zu wenig bekannt, als dass man aus ihr für oder gegen unsere Anschauungen Schlüsse ziehen könnte. Nur die Tatsache, dass einwandfreie fossile Uebergangsglieder zwischen ihnen und den *Araucarioideae* bekannt geworden sind, spricht für ihre nahen Beziehungen zu dieser Gruppe. Die *Abietoideae* sind jedenfalls jünger als die *Araucarioideae*, denn sie beginnen in der oberen Trias oder gar erst im Jura. Es steht fest, dass die Formen von einfacherem Holzbau, welche wir für die ursprünglicheren halten, tatsächlich die älteren sind. Besonders bemerkenswert ist es auch, dass die *Pinus*-Arten mit ungenabelten Zapfenschuppen früher auftreten als die mit genabelten Zapfenschuppen, dass es

fossile Formen gibt, welche zwischen *Pinus Sectio Strobis* und *Cembra* intermediär sind, usw. Auch die Existenz von fossilen Zwischenformen zwischen *Araucarioideae* und *Abietoideae* kann wohl im Sinne unserer Auffassung ausgelegt werden. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die *Araucarioideae* im ganzen Mesozoikum — und auch die *Cunninghamioideae* in der Kreide — formenreicher und von weiterer Verbreitung waren als heutzutage, während die *Abietoideae* mit mehreren ihrer Gattungen, insbesondere mit *Pinus*, dem abgeleiteten und zugleich formenreichsten Coniferengenus, heute erst in höchster Blüte stehen oder sie doch wenig überschritten haben. Auch ist fast keine fossile Gattung der Abietoideen bekannt geworden, welche von den rezenten wesentlich abweichen würde.

Zum Schlusse verdient noch die Tatsache Erwähnung, dass man bisher keine fossile Conifere kennt, welche als Intermediärform zwischen den *Taxocupressaceae* und *Abietaceae* aufgefasst werden könnte.

Die Beziehungen der Hauptgruppen zueinander lassen sich etwa folgendermassen darstellen 1):



Besondere Beachtung scheinen mir gewisse Parallelismen in der Entwicklung der Unterfamilien der Taxocupressaceen und Abietaceen zu verdienen. In beiden Hauptgruppen begegnen uns — von *Cephalotaxus* abgesehen — als ältere Formen Typen mit uniovulater weiblicher Blüte und median gestellten Samenanlagen, als jüngere solche mit biovulater, oder sekundär uniovulater weiblicher Blüte, in letzterem Falle aber mit lateral gestellter Samenanlage, und als Bindeglieder Typen mit pluriovulater weiblicher Blüte. Die Zahl der Pollensäcke läuft mit der der Samenanlagen zwar nicht immer parallel, ist aber doch im allgemeinen bei abgeleiteten Formen im Vergleiche mit ursprünglichen reduziert, so insbesondere in der ganzen Familie der *Abietaceae*.

Durch das folgende Schema will ich andeuten, wie ich mir die Abstammung der Hauptgruppen der Coniferen vorstelle. Die verschiedene Stärke der Linien soll die verschiedene Entwicklungshöhe der Gruppen in den einzelnen Formationen versinnbildlichen. Punktierung bedeutet mutmasslichen Anschluss.

1) Es bedeutet: || sehr nahe, | nahe, ; entfernte Verwandtschaft.

