

# **Die Nadeln der erwachsenen und keimenden Koniferen und die Phylogenie dieser Klasse, eine phylogenetisch-anatomische Studie**

VON HERMANN ZIEGENSPECK, Königsberg (Pr.)

## **Einleitung**

Es ist eine oft beobachtete Tatsache, daß die Keimformen vieler Pflanzen (wir erinnern an die australischen Akazien) vielfach konservativer (PORSCH, 2) sind als die erwachsenen Individuen. Hier finden wir, daß die Keimformen komplizierter sind als die fertigen Stücke. Wir müssen uns aber hüten, in eine starre Benützung dieser Auswirkung des biogenetischen Lehrsatzes zu verfallen, weil vielfach eine Spezialisierung der Jugendformen eine phyletisch alte Form vortäuschen kann, wo doch nur eine Reaktion auf andere Umweltfaktoren erfolgt (KARNY, 1). Gerade die große Selbständigkeit der Keimpflanzen hat durch Kainogenese bei pflanzlichen Objekten manches verwischt, es betrifft daher diese Denkrichtung weniger die Fragestellung der Botanik als diejenige der Zoologie, wo man damit die großen Zusammenhänge weiter Teile des Stammbaumes hat klären können. Wir werden den biogenetischen Lehrsatz nur mit äußerster Skepsis bei weiten Linien anwenden können, aber innerhalb geringerer Reichweite ist damit doch etwas anzufangen. Wir wollen es daher im Nachfolgenden versuchen, diese Denkrichtung innerhalb der Koniferen anzuwenden (GOEBEL, 6, OUDEMANN, 7, MEZ, 8, BEISSNER, 5, DOLLO, 4).

Wir wollen zunächst den eigentlichen Ausgangspunkt der Koniferen nicht vornehmen, sondern mit dem Grunde der eigentlichen *Coniferales* im engeren Sinne beginnen.

## **Die Keimlinge von *Cunninghamia sinensis* (39)**

Von *C. sinensis* standen mir Keimlinge zur Verfügung. Die Zahl der Keimblätter ist zwei. In der Achsel eines derselben erkennt man ein ruhendes Auge, wir haben also schon sehr bald eine Plusseite. Genau um 90 Grad verdreht stehen die beiden nächsten Nadeln, die dünner und kleiner sind. Nunmehr wird die Wirtelstellung aufgegeben und die auseinandergerückten Blätter nähern

sich gegenseitig immer mehr einander so, daß eine verwickelte Stellung herauskommt. Das Stämmchen wächst zunächst aufrecht, allmählich aber eilt die eine Seite voraus und die überneigende Spitze wandert herum. Der antidrome Ausgleich richtet die Stämmchen später auf.

Die ersten Nadeln sind fein und kurz, sie sitzen mit breitem Grunde auf; das Polster wird deutlicher, je älter sie werden. In ihrer abgeplatteten Gestalt ähneln sie ungemein den Primärnadeln der *Pinaceae*. Mit dem Alter werden sie größer und breiter. Es kommt die große flache Form heraus und zwei Streifen kennzeichnen die Unterseite. Solche breit aufsitzende Tannennadeln mit feiner Spitze besitzen die Keimlinge bereits am Ende des ersten Jahres. Sie sind nun schon 3 cm lang und 2 mm breit. Der zweite Trieb beginnt zunächst mit kleineren Nadeln und deren Vergrößerung führt bis zu 4 cm, der Grund ist 3 mm breit. Allmählich geht die indifferente Primärnadel in die spezifische Sekundärnadel über.

Im mikroskopischen Bilde fehlt den Primärnadeln ein ausgesprochenes Transfusionsgewebe. Aber das Oxalat in den Wänden ist zugegen. Die Spaltöffnungen haben völlig die Gestalt dieser Kreise. Das erstreckt sich auch auf die Verholzung. Sie heben sich deutlich aus der Epidermis heraus, die durch Bastfasern gestützt ist. Der Plattenaufbau des Mesophylls (F. J. MEYER, 17, A. MEYER, 23) ist in klarer Weise durchgeführt.

Bei älteren Nadeln kommt das flankenständige Transfusionsgewebe heraus. Der Harzgang ist nur in der Mitte anzutreffen und liegt über dem Siebteile. Er ist in den Parenchymstrang einbezogen, der das Bündel umgibt. Gegen die Oberseite macht sich eine Andeutung von Palissaden geltend, die Mesophyllplatten lassen durch Löcher eine offene Verbindung entstehen.

Selbst die Nadeln erwachsener Stücke lassen viele Ähnlichkeiten mit den Primärnadeln der *Pinus*-Arten erkennen. Ihr Rand ist gezähnt, der Grund breit nach Art von Schuppen. Die Dorsiventralität ist auch im Innenbau völlig durchgeführt. Die Panzerung der Oberseite mit Hypodermfasern ist stark, wodurch die Nadeln stechen. Die Palissaden und Leitzellen sind aus den mehr neutralen Mesophyllzellen entstanden. Doch die Platten als solche sind völlig geblieben. Die Leitzellen sind groß und ebenfalls längsgestreckt und plattig. Ins Mesophyll sind Fasern eingestreut.

Der Breite des Blattes entsprechend ist das Bündel flach und etwas verbogen. Die Scheide ist nur auf der Oberseite deutlich kennt-

lich, an den Flanken findet sich ein kräftiges Transfusionsgewebe. In die Furche des ausgehöhlten Siebteiles ist der Harzgang gelagert. Daneben sind aber die beiden kleinen seitlichen Harzgänge vorhanden, die etwas der Unterseite sich nähern und bei *Abies* allein vorliegen.

Wir sehen also in der undifferenzierten Primärnadel einen Typ, der ebenso leicht *Abies*, *Pinus* und die *Taxodiaceae* ableiten läßt. Gewisse Anklänge an die Araukarien kann man mit Lortsy (13) ebenfalls finden. Wir werden nunmehr bestrebt sein, die Gruppe der

### ***Abietineae* (38)**

anzureihen. Ob wir hier von Familien reden wollen oder nur Unterfamilien, ist letzten Endes persönlicher Geschmack. Wir möchten wenigstens den Kreis um *Abies* als eine Sonderentwicklung charakterisieren. Wir beginnen mit der Gattung

#### *Abies.*

Die Keimblätter einer nicht genau bestimmbar Art waren zu vieren gestellt. Die Zahl kann aber bis auf acht steigen. Das macht uns in der Erklärung nicht die geringste Schwierigkeit. Es ist der zweite Wirbel „herabgerutscht“ und somit die Natur und Funktion der Keimblätter auf höhere Glieder mit übertragen. Ähnlichem begegnen wir bei den Koniferen sehr oft, wir bitten das bei *Widdringtonia* und *Callitris* Dargestellte zu vergleichen. Zu beiden Seiten der Mittelrippe haben die Cotyledonen oben einen Streifen. Das ist bei Keimblättern eine gewohnte Sache und darf nicht zu phylogenetischen Schlüssen herangezogen werden. Wir müssen bedenken, daß die Funktion des Aussaugens des Prothalliums erfordert, daß die Außenseite eine andere Entwicklungsrichtung nimmt, und das ist die spätere Unterseite. Sonst im Innenbau haben wir ganz den Aufbau der Primärnadeln von *Cunninghamia*. Das Palissadengewebe ist undeutlich und natürlich durch Atemhöhlen unterbrochen. Die Palissaden unscharfer Prägung stehen beiderseits. Das Mesophyll ist deutlich plattig. Das Transfusionsgewebe ist schwach, doch deutlich in der Ausbildung auf dem Siebteile. Über dem Holzteile, da, wo ja das Zentripetalholz sein müßte, fehlt es. Kennzeichnend ist die Einzahl des Bündels. Am Rande finden wir je einen der Unterseite genäherten Harzgang.

Es ist möglich, von solcher Organisation sowohl *Abies* wie *Picea* abzuleiten. Die Tanne unterdrückt die Stomata oben und erlangt durch scharfe Betonung der Dorsiventralität die charakteristische Nadel. Die Fichte bleibt indifferent.

Zwei der Nadeln sind sich genähert, die anderen sind weiter auseinander. Offenbar ist eine Seite die Plusseite: dadurch werden die Nadeln verbogen und wachsen auseinander. Die beiden nächsten, deutlich kleineren Nadeln stehen im Paare und nähern sich auf der einen Seite. Die Bevorzugung der einen Seite erzeugt immer weitere Verdrehung und ein Auseinanderrücken der Nadeln, so daß die Wirtelstellung und die Gegenständigkeit aufgegeben werden und komplizierte Stellungen erscheinen. Bei genauem Hinsehen finden wir diese Plus- und Minusseiten bei sehr vielen Koniferen. Im Innenbau gleichen diese völlig den erwachsenen Nadeln.

Über dem Holzgewebe fehlt das Transfusionsgewebe vollständig, dagegen ist es sehr gut an den Flanken entwickelt. Die Mittelteile über dem Siebteil und seine Mitte selbst bilden Fasern aus. Durch das Auseinanderrücken der Siebteile erfolgt ein Spalten des Bündels. Dabei erfolgt eine Verdrehung des Bündels, so daß eigentlich der Holzteil mit seinen beiden Flanken und dem daselbst befindlichen Transfusionsgewebe an das Mesophyll stößt. Es wird dadurch die Versorgung der Nadel verbessert. Im Siebteil und Holzteil war vor der Spaltung ein „Markstrahl“ zu sehen. Die Lagerung ist so, daß unten ein Transfusionsgewebe mit „Hadrombau“ kommt. Hierauf folgt eine Parenchymbrücke zum Siebteil, nun erscheint der Holzteil. Wenn man einen Vergleich ziehen will, so kann man das Transfusionsgewebe mit den Markstrahlen zwischen den Bündeln vergleichen, diese lagern dann hier eben frei. Die Drehung des Bündels und seine Spaltung hat eine gewisse Ähnlichkeit mit der gleichen Erscheinung bei der Sektion *Diploxyla* von *Pinus*. Während dort aber eine Bevorzugung der Unterseite in der Entwicklung eintritt, ist es hier eine der Flanken.

Für die Beurteilung des Transfusionsgewebes in funktionaler Hinsicht ist das Betrachten der Flächenschnitte und Längsschnitte der Nadeln sehr wertvoll. Deutlich kommt an der Berührungslinie mit dem Siebteile jener Wechsel von lebendigen Elementen und toten Tracheiden zur Geltung. Die einen verbinden mit dem Hadrom und sind in Überzahl, die anderen in geringerer Zahl leiten zum Phloëm. Sie dienen dem Ausgleich der Kohäsionsspannungen und der Leitung plastischen Materials. An dem Umfange beider Elemente erkennt man wieder, wie wenige Bahnen eigentlich plastisches Material zur Ableitung braucht und wie große Wassermassen dagegen als Rohsaft emporgeleitet werden müssen.

Die Spaltöffnungen fehlen oberseits völlig. Hier stehen später deutliche Palissaden und hypodermale Bastfasern. Die Unterseite

hat die Streifen und die Stomata. Beim Betrachten eines aufrechten Sprosses oder der Spitze der Seitensprosse sieht man die grüne Oberseite. Die Nadeln sind bei manchen Arten oben etwas kleiner. Die richtige Lagerung auf den Seitensprossen, die Scheitelung, erfolgt durch die Drehung der Nadelstiele.

Wir sehen also in *Abies* eine Entwicklung, die zu einer Ausprägung der noch undeutlichen Dorsiventralität von *Cunninghamia* und den Keimblättern von *Abies* führt. Hand in Hand mit der Betonung der äußeren Dorsiventralität geht die der inneren. Es kommt zu scharfer Gliederung in Plattenschwammparenchym und Plattenpalissaden. Das Bündel wird ebenfalls verbreitert und gespalten. Auf der Oberseite gehen alle Stomata verloren und diese werden auf der Unterseite in den Streifen gehäuft. Gleichzeitig mit dieser Dorsiventralität der Nadeln muß eine solche der Benadelung der Seitenzweige kommen. Das erfolgt hier durch das „Kämmen“ der Nadeln. Nur in seltenen Fällen gibt es eine undeutliche Verkleinerung der oberen, aber immer seitlich verdrehten Nadeln. Streng geht die Streifenseite, die morphologische Unterseite, wirklich nach unten.

Eine zweite Reihe, die ebenfalls zu primärer Dorsiventralität geht, beginnt mit

#### *Pseudotsuga.*

Hier ist der Prozeß wie bei *Abies* noch nicht so weit fortgeschritten. Im Inneren ist das Bündel normal und gleicht fast dem der *Cunninghamia*. Innerhalb der deutlichen Scheide ist an die Flanken des Bündels ein Transfusionsgewebe angelegt.

Das Mesophyll der gefurchten Nadel besitzt noch keine ausgeprägten Palissaden. Im Plattengewebe zeigen sich Neigungen zur Einbuchtung der Wände nach Art von Armpalissaden. Die Längsschnitte lassen die Gliederung der Platten in reich verzweigte, dichter gelagerte Zellen nach oben (wie bei der Tanne) erkennen. Daneben sieht man knorrige Idioplasten. Mit der Abflachung der Nadeln beginnt sich an den Seitenästen auch eine Dorsiventralität der Beblätterung geltend zu machen. Diese erfolgt hier etwas anders als bei den Tannen. Werden die Seitennadeln und die unten wohl verdreht, so verdrehen sich die nun nach oben gelegten nicht, sondern werden nach vorn gelegt. Die Unterseite schaut dabei nach oben. Die etwas seitlichen werden ebenfalls nur gebeugt, aber nicht umgewendet.

Die Keimlinge von *Pseudotsuga* gleichen nach den Bildern von HICKEL (26) denen von *Tsuga* so sehr, daß keine weiteren Erinnerungen nötig sind. Völlig gleiche Art der Nadellegung zeichnet

### *Tsuga*

aus. Hier kommt nun als neues Moment eine ausgesprochene Anisophyllie hinzu. Die oberen Nadeln der seitlichen Äste sind zwar genau wie bei *Pseudotsuga* geschildert mit der Unterseite nach vorn gelegt, aber sie sind offenkundig verkümmert. Die seitlichen mittelgroßen Nadeln drehen sich. Die untersten größten Nadeln neigen sich unter Drehung auf die Seite. Die ganz medianen machen nur eine Vorbeugung. Es wird hier also durch die Anisophyllie und andere Art der Scheitelung etwas ganz Analoges wie bei der Tanne erzeugt. Hier war die Dorsiventralität noch nicht so scharf festgelegt, als die Scheitelung begann. Nun wird bei ihrem Eintritt die „Fehlbildung“ durch Anisophyllie ausgeglichen.

Im Innenbau haben wir bei *Tsuga* eine hochgradige Dorsiventralität. Die Scheide um das Bündel ist verschwommen, weil die Zellen auf der Seite viel größer sind als über dem Sieb- und Holzteil. Der Harzgang ist hier median, wie man ihn sonst bei den Taxodien findet. An diesen hochgradig abgeflachten Nadeln verwundert uns die nur seitliche Ausbildung des Transfusionsgewebes nicht. Auf's Deutlichste ist die Gliederung des Mesophylles in Palisaden und Schwammparenchym von Plattenbau durchgeführt. Diese Nadeln stellen ein Schulbeispiel für ein dorsiventral gut durchgegliedertes Plattenmesophyll dar. Die verkleinerten Nadeln der Oberseite zeigen ein Stehenbleiben auf nicht völlig durchgegliedertem Zustande der Einzelgewebe. Die Stomata vollenden die Ausgliederung bis zum Auseinanderweichen der Zellen, dann setzt die Entwicklung aus. Nur wenige lassen den Spalt erkennen.

Die Keimblätter sind hier nach den Angaben der Literatur (PILGER, 3, LOTSY, 13) auf 3—6 vermehrt. Wir möchten das auf ein Übertragen der Keimblattfunktion auf weitere Glieder der durchlaufenen Entwicklung betrachten, wogegen wir nichts Ursprüngliches darin erblicken können. Unter den *Abietineae* ist hierin vielleicht *Keteleria* mit ihren nur zwei Keimblättern das Urwüchsige. Wir gehen auf diese Gattung nicht ein, weil wir es uns vorgenommen haben, nur selbstbeobachtete Dinge zu behandeln.

Sollen wir die *Tsugareihe* kurz wiedergeben, so ist zunächst die Dorsiventralität der Nadeln nicht scharf. Es werden die

Seitenzweige aber dorsiventral benadelt dadurch, daß sich die Nadeln oben nach vorn legen, unten nach oben andrücken. Das ist, so lange der Innenbau auf beiden Seiten fast gleich ist, funktionsgemäß und erworben worden bei *Pseudotsuga*. Wenn nun die Dorsiventralität des Innenbaues erscheint, so muß die schlechte Lagerung durch Anisophyllie ausgeglichen werden (*Tsuga*).

Das Betrachten des Blattgrundes von *Abies*, *Tsuga* und *Picea* zeigt uns ganz schöne Beziehungen, welche die Primitivität von *Abies* deutlich wiedergeben. Bei den *Taxodiaceae*, also sagen wir bei *Cunninghamia*, ist der Blattgrund zunächst breit. Die Scheitelung der Nadeln erfolgt durch Verdrehen des Grundes. Unter den *Abietineae* ist *Abies* dadurch ausgezeichnet, daß sie deutlich einen gegen das Blattpolster abgesetzten Stiel hat, dieser ist aus dem Blattgrunde entstanden. Er vollführt die Drehung, dabei sieht man die Drehung teilweise auf den Blattgrund übergreifen. War der Stiel bei *Abies* noch nicht ganz deutlich, so ist er das bei *Tsuga* und *Pseudotsuga*. Er ist ebenfalls aus dem Blattgrunde entstanden. Daneben ist aber das Polster etwas erhaben. Die Nadeln sind unter dem Stiel abgesetzt.

Ganz anders liegen die Dinge bei

#### *Picea*.

Hier ist der Blattgrund gleichmäßig und nicht verdreht. Dafür ist aber das Blattpolster deutlich hochgezogen und bildet einen Stiel, der also morphologisch etwas anderes als bei den anderen Koniferen außer *Cedrus* und *Larix* ist.

Diese Nadeln sind über dem Stiele abgesetzt.

Die Vermehrung der Keimblätter bei *Picea* auf 3—11 ist im gleichen Sinne wie bei *Tsuga* zu bewerten. Sie sind ziemlich fein und tragen aus den bei *Abies* erwähnten funktionellen Gründen die Spaltöffnungen nur oben. In dem Bündel fehlt das Transfusionsgewebe völlig, die Scheide dagegen kann man bemerken. Auf der Oberseite ist die Mittelrippe frei von Spalten. Auf dem Querschnitte sind die Keimblätter dreieckig. Sonst ist eine unscharfe Dorsiventralität noch angedeutet. Die Stomata zeigen das Nachhinken der Verholzung.

Diese schwache Zweiseitigkeit bleibt nun bei den Folgeblättchen, den Primärblättern, erhalten. Es bleiben die Spalten auf beiden Seiten als Züge in Streifenform.

Sehr bald werden die Nadeln schlank und geben die Dorsiventralität völlig auf. Das machen auch die Nadeln von *Picea Omorica*

mit. Es werden die Nadeln förmlich von der Seite zusammengedrückt und damit viereckig.

Bei der Omoricafichte setzt nun nach einiger Zeit nach und nach eine andere Entwicklungsrichtung ein. Unter Abflachen der Nadel und Vergrößerung des Mesophylles werden die Spaltöffnungen unten unterdrückt, nur vereinzelt kann man die Andeutung der Stomata finden. Die Streifen bleiben aber als aus anderen Zellen gebildet noch erkennbar. Ebenso ist die Mittelrippe noch erhaben, wie dies ja *Picea* auszeichnet. Die Unterseite erhält sonst völlig das Aussehen der Oberseite der Tannennadeln. Sie wird glänzend und glatt. Hingegen werden die Spaltöffnungen auf der Oberseite reichlich vermehrt und ganz wie bei der Tanne in zwei mächtige Streifen angeordnet. Gleichzeitig macht sich eine Biegung der Nadeln geltend, die die Oberseite verkürzt. Der Mittelstreifen der Unterseite bleibt kräftiger und es gehen von ihm aus Abdachungen nach den Rändern, eine Bildung, die noch deutlich die Abstammung von der gewöhnlichen Fichtennadel erkennen läßt, welche ja auch in der Keimentwicklung durchlaufen werden muß. Betrachtet man daher einen Sproß dieser Omoricafichte von oben oder einen Seitentrieb von der Spitze her, so gewahrt man nur die weißgestreiften Oberseiten. Der Anblick ist also gerade umgekehrt wie bei der Tanne. Soll nun die Ausbildung des Sprosses in dorsiventraler Richtung erfolgen, so muß eine gegenüber *Abies* und auch *Tsuga* ganz anders geartete Stellung der Nadeln einsetzen. Die oberen Nadeln legen sich wie bei *Tsuga* einfach noch vorne, sie wenden dann ihre funktionelle Oberseite, aber morphologische Unterseite nach oben. Die Seitennadeln machen die entgegengesetzte Drehung wie bei der Tanne durch. Sie drehen mit ihrem Stiele die spaltenfreie morphologische Unterseite nach oben. Die unteren Nadeln legen sich entweder zur Seite oder, wenn sie median stehen, gehen sie nach vorne und liegen nun invers mit der funktionellen Unterseite nach oben.

Wenn wir diese drei Dinge kurz rekapitulieren, so können wir sagen: Die Nadeln dieser drei Vertreter (Omoricafichte, Schierlingstanne und Tanne) sind alle drei dorsiventral. Das eine Mal ist die morphologische Oberseite die funktionelle Unterseite. Die beiden anderen zeigen das Zusammenfallen von Morphologie und Funktion.

Bei *Tsuga* und *Picea Omorica* legen sich die oberen und unteren Nadeln nach vorne. Hierdurch kommen sie an Seitensprossen bei



*Tsuga* oben, bei *P. Omorica* unten in eine funktionswidrige Lage. Die Tanne legt alle auf die Seite. Zwischenlagen drehen nun bei *Tsuga* und *P. Omorica* die funktionelle Unterseite nach unten, also im Hinblick auf die morphologische Seite jede in entgegengesetzter anderer Richtung. *Tsuga* dreht so wie *Abies*. Die Omoricafichte hat eben in ihren Vorfahren, den anderen Fichten, die Entwicklung zur allseitigen morphologischen und funktionellen Gleichheit und nur „innerlich“ begründeten Stellung an den Seitenzweigen durchgemacht, wie es jeder ihrer Keimlinge wiederholen muß. Sie muß die Dorsiventralität der Nadeln mit einer andersartigen Stellung und inneren Umstellung der Nadeln erreichen. Das Ganze ist ein schönes Beispiel des Irreversibilitätsgesetzes.

Wir wollen nun den anatomischen Innenbau der *Picea*-Nadeln betrachten. Im Bündelbau ist die Omoricafichte noch völlig den anderen Fichten gleich. Während das Transfusionsgewebe bei den Tannen die Entwicklung auf den Siebteil zu nahm, ist dasselbe bei *Picea* völlig allseitig innerhalb einer deutlichen Scheide. Das Bündel ist einfach. Dieses Beibehalten des omnifazialen Bündelbaues, nachdem er einmal in eine bestimmte Richtung gelenkt war, ist ebenfalls ein sehr wertvolles Beispiel für das oben angezogene Gesetz der Irreversibilität (KARNY, 1, DOLLO, 4, MEZ, 8). Die Tanne dagegen ist leicht auf *Cunninghamia* zurückzuführen und auch leicht mit den Primärblättern der Kiefern zusammenzubringen.

Im Mesophyll fehlt den Fichten die Gliederung in Palissaden und Schwammgewebe. Die Omoricafichte läßt auf dem Querschnitte kaum einen Unterschied erkennen.

Die Längsschnitte lassen diese Unterschiede deutlicher erkennen. Bei der Tanne ist das Schwammparenchym in schöne Platten geordnet. Nach oben zu teilen sich diese in eine Art Trichterzellen, darauf noch mehr in die eigentlichen Palissaden. Nach unten kommen kaum Teilungen heraus.

Bei der gewöhnlichen Fichte sind die Platten kaum differenziert. Sie sind gleichmäßig. Das ermöglicht noch eine Ausbildung des Palissadengewebes bei ihrem Abkömmling. Die Omoricafichte hat auf der morphologischen Unterseite die Teilungen der Platten zu Palissaden. Doch sind diese nicht so scharf herausgearbeitet wie bei der Tanne. Gegen die Rippe der Oberseite finden wir sie ebenfalls. Auch hier gibt sich noch die Neigung zur gleichen Ausbildung verschwommen kund. Der dorsiventrale Innenbau ist also noch nicht völlig erreicht.

Die Harzgänge der Fichten stehen noch genau an der alten Stelle. Der ganze Kreis der *Abietineae* neigt zur Bildung von Stielen an den Nadeln.

Wir möchten nun diesen interessanten Formenkreis verlassen und uns den

### ***Pineae***

zuwenden. Will man diesen Kreis verstehen, so muß man die Nadeln der Zedern genau betrachten.

### ***Cedrus***

Leider mußte ich auf die Keimlinge verzichten. Auch sie haben nach den Angaben der Literatur die große Anzahl der Keimblätter, nämlich 9—11. Da ich sonst die Beobachtung gemacht hatte, daß alte Stockausschläge und selbst die Langtriebe latent oder deutlich die ancestralen Merkmale behalten, so wandte ich mich deren Studium zu und wurde nicht enttäuscht.

Die Langtriebe beginnen mit langen, dünnen, fast stielrunden Nadeln, welche keine Augen tragen. Es folgen breitere und oben abgeflachtere Nadeln. Mit der weiteren Entwicklung nimmt deren Größe ab und die Kurztriebe erscheinen in den Achseln derselben. Unten sind mehr Kurztriebe vorhanden, nach oben zu verarmen sie wieder. Zugleich werden die Nadeln schmaler und runder. Am Ende der Jahrestriebe findet man kürzere Nadeln, die manche Ähnlichkeit mit denen der Fichten haben.

Im wesentlichen geht diese Wandlung der Nadeln auch bei den Kurztrieben durch. Zunächst kommen kürzere und breitere, dann längere und schmalere Nadeln. Der abgeflachte Querschnitt geht verloren, er nähert sich dem rundlichen. Am Ende des Jahres kommen dann kurze dünne Nadeln. Merkwürdigerweise reißt die Entwicklung der Spitze des Langtriebes die Kurztriebe an der Spitze des letzten Jahres mit. Sie entwickeln sich ebenfalls stark in der geschilderten Art. Je weiter man zur Spitze kommt, desto ärmer werden die Kurztriebe. Das kann, wie man bei genauem Hinsehen sieht, so weit gehen, daß nur eine einzige Nadel herauskommt. Damit ist das Extrem der *Pinus*reihe, das Erschöpfen der Kurztriebe, eigentlich erreicht.

Haben wir also schon in dem Jahrestriebe der Zeder die Entwicklungsrichtung zu *Pinus* vorgezeichnet, so gilt das auch im Bau der Nadeln.

Die breiten Nadeln, nennen wir sie ruhig Primärnadeln, sind äußerlich deutlich dorsiventral und gegen die Enden zugespitzt. Die beiden Harzgänge liegen den Rändern unten genähert. Spaltöffnungen gibt es auf beiden Seiten in zwei Streifen jederseits rechts und links vom Mittelstreifen. Dieser ist erhaben. Die Nadeln haben keine fixe Lichtlage. Wenn also die Entwicklungsrichtung an die Fichtennadeln anklingt, so unterscheidet sie von dieser der äußere dorsiventrale Bau. Schon an den breiten Nadeln beobachtet man ein Verkümmern der Flanken.

Im Innenbau ist die Dorsiventralität nicht gegeben, wie das Fehlen der fixen Lichtlage begreiflich macht. Hier ist schon die Richtung auf *Pinus* weit vorgezeichnet. Der Plattenbau des Mesophylles ist aufs Beste zu erkennen. Die Zellen der Mitte des Querschnittes lassen kaum die Faltenwände erscheinen, am Rande dagegen sind ausgeprägte Armpalissaden. Die Längsschnitte geben hier viel mehr Aufschluß, die Innenzellen lassen die Neigung zu Leitzellen durchblicken. Die Zellen sind gestreckt, größer und inhaltsärmer als die mehreren Schichten auch in der Querrichtung gekammerter Armpalissaden. Die bald unnötige Gliederung des Mesophylles ist hier noch erhalten, damit ist die Möglichkeit zur Entwicklung auf *Larix*, also zur Dorsiventralität, noch gegeben.

Das Bündel der Nadeln ist noch dorsiventral. Auf der Oberseite des Holzes mangelt das Transfusionsgewebe innerhalb der Scheide. Dagegen an den Flanken und über dem Siebteile ist es mächtig entwickelt. Das Durchflechten mit lebenden Zellen gilt hier ebenfalls. Unmittelbar über dem Siebteile finden sich Fasern. Das Strecken der Zellen des Transfusionsgewebes in die Quere und die Holztüpfel, sowie das Durchwirken mit lebendigen Zellen ist besonders auf Längs- und Flächenschnitten klar zu sehen. Diese Organisation ergreift auch die Gefäßbündelscheide, wo gleichfalls ein Wechsel lebendiger und toter Zellen auftritt.

In den fast stielrunden Nadeln der späteren Triebteile beobachtet man eine Rückbildung der Fasern der Bündel, dafür werden die Hypodermisfasern geschlossen. Das Transfusionsgewebe greift auch auf die Hadromseite über. Die Mesophyllschichten sind einfacher gebaut und nähern sich somit mehr *Pinus* an.

Bei *Picea* hatten wir erwähnt, daß sich *Cedrus* in den Nadeln der Langtriebe wie diese verhielte. Es ist deutlich ein Polster als Stiel entwickelt und dieser ist gegen die Nadel oben abgesetzt. Die Nadeln der Kurztriebe wachsen bei manchen Zedern schon deutlich

wie bei *Pinus* interkalar, und da ist der Stiel verschwommen. Von dieser Gestaltung der Zedern ist es ein leichtes, die Gattung

*Pinus* (REINHARDT, 36)

herzuleiten, die eine Fortbildung der Zedern ist. Hier müssen wir hinsichtlich der Jugendformen, die uns so manchen Aufschluß geben, zwei Typen unterscheiden: die mit langem Beibehalten und die mit raschem Überspringen der Primärgestalt. Das sind Dinge, die über die nähere und weitere Verwandtschaft nichts Sicheres aussagen, wenn man auch dazu neigen möchte, die Formen mit langem Jugendkleide als älter oder als neotene Formen aufzufassen. Den Entscheid kann nur ein eingehendes Studium der Gattung bringen, das wir hier nicht vornehmen können.

Zum Studium sind natürlich die Formen mit langsamer und lückenloser Metamorphose geeignet. Wir sehen bei ihnen wie an einem Filmbande die Zustände der phyletischen Entwicklung vor unseren Augen abrollen. Uns standen davon *Pinus Pinea*, *P. halepensis*, *P. pyrenaica* und *P. canariensis* zur Verfügung. Besonders günstig ist, daß diese Formen zum größten Teil den abgeleiteten *Diploxyla* angehören. Besonders die genaue Betrachtung eines etwa fünfjährigen Stückes von der Pinie war wertvoll. Die unteren Internodien hatten die einfache allseitige Benadelung. Die Tatsache, daß Seitentriebe konservativer sein können, trifft hier zu. Die ersten Nadeln eines Jahres sind zunächst klein, sie werden länger, um wieder abzunehmen. Das ist allen bisher betrachteten Koniferen mehr oder minder eigen, vornehmlich jedoch den Zedern. Der Übergang von flacheren Nadeln zu schmaleren ist nur angedeutet.

Wenn etwa im sechsten Jahre die ersten Kurztriebe mit unreifen Nadeln erscheinen, so sind sie wie bei der Zeder zunächst vereinzelt und dem Grunde genähert. Nur langsam werden sie zahlreicher. Es kommt die schopfartige Häufung zum Vorschein, welche im Alter etwas abnimmt.

Bei *Pinus canariensis* ist der Übergang zur Kurztriebform am unverzweigten Stämmchen ziemlich plötzlich. In etwa 1 m Höhe beginnt der Trieb mit ziemlich breiten Primärnadeln. Mit ihrer Verkleinerung tragen sie in den Achseln Kurztriebe. Bezeichnenderweise hatten sie drei Nadeln. Gegen Ende des Triebes kommen wieder breite, aber kurze Primärnadeln mit Blattgrün. Die Schopfgestalt ist hier rasch übergangen.

*Pinus pyrenaica* behält ebenfalls lange das Kleid der Jugendform. Die mittelalten Stücke führen hier immer 3 Nadeln. Nur an

den Enden der Jahrestriebe sinkt die Zahl auf zwei. Je weiter man hinaufkommt, desto mehr zweinadelige Kurztriebe treten auf. Die jungen Seitenäste tragen sehr lange das Kleid der Jugend. Nach einiger Zeit gehen auch sie in die Altersform über. Gegen das Ende des Jahrestriebes verschwinden die Kurztriebe. Es kommen dann nur leere Schuppen. Die jungen Seitentriebe haben dann ebenso wie der Haupttrieb früher kurze Jugendnadeln.

Auch das Studium der Keimlinge von *Pinus halepensis* zeigt ein ähnliches Bild wie die Pinie. Die tiefsten Seitenäste haben noch lange Zeit das Jugendkleid, während es der Hauptstamm längst verloren hat. Auch die schopfige Anhäufung der Kurztriebe in der Mitte der Jahrestriebe kann man beobachten.

Am Stengel erscheinen zunächst vereinzelte Kurztriebe mit bis zu sieben Nadeln. Diese haben die Folgeform der Nadeln. Die nächste Zone besitzt noch die kurzen Jugendnadeln und in ihren Achseln drei Nadeln am Kurztriebe. Gegen das Ende desselben Jahrestriebes erscheinen die zweinadeligen Kurztriebe. Vor Beginn der Kurztriebe am Internodium sieht man nur Jugendnadeln. Hierauf folgt die Zone mit Schuppenblättern.

Die Seitentriebe folgen dieser Regel insofern, als bei ihnen an die Stelle der Schuppen noch lange Jugendblätter treten.

Wir können also in diesen Stücken noch Anklänge an die Zedern sehen. Es kann sich aber nicht um irgendeine Anpassung der Jugendformen handeln, sondern um eine Art Larvenstadium, das früher oder später abgelegt wird. Besonders möchte ich die reicheren bis siebennadeligen Kurztriebe hervorheben.

In vieler Hinsicht sind die Keimlinge von *Pinus pumilio* und *P. Laricio* viel weniger eine Wiederholung der Stammform. Die Jugendnadeln des zweiten Jahres tragen bereits in den Achseln die Kurztriebe. Es ist eigen, daß diese hier oft nur eine Nadel führen. Am Ende des zweiten Jahres bereits treten die Jugendnadeln zurück und die Schuppen kommen zum Vorschein. Die Kurztriebe haben natürlich hier wie auch bei den anderen Kiefern noch daneben Schuppen als Reste reicherer Entwicklung. Die Primärnadeln sitzen mit breitem Grunde auf. Es kommt auch später kein Stiel in Erscheinung. Wie die Schwarzkiefern verhalten sich bekanntlich auch die *Pinus silvestris*, *P. montana* und von Vertretern einer anderen Gruppe *Pinus excelsa*.

Es mag vielleicht von einem gewissen Interesse sein, daß nach dem Forleulenfraß auch an erwachsenen Stücken das Auftreten

von Jugendblättern beobachtet wurde. Auch etwas reichere Kurztriebe konnten gelegentlich gefunden werden. Die Ungunst vermag offenbar wieder das Kleid der Jugendform zu erzeugen, weil die „Hemmung“ weggefallen ist.

Die Vielzahl der Keimblätter bei den Kiefern ist im gleichen Sinne wie oben zu deuten. Sie kann von 5—18 steigen. Es folgen auch gleich die Nadeln in zerstreuter Stellung. Wir deuten die Dinge jedoch hier nicht in dem Sinne, daß etwa schon vorhandene Anlagen geteilt werden, sondern die Organisation der Keimblätter wird auf eine weitere Stufe der Organisation übertragen. Die allerjüngsten Stadien untersuchte ich bei der gemeinen Kiefer. Sie lassen sich nicht leicht von denen anderer *Abietineae* und *Pineae* unterscheiden. Die auf sie folgenden Primärblätter sind dünn und deutlich dorsiventral gebaut.

Wie bei allen Keimblättern sind die Stomata auf der Oberseite gelagert. Diese ist dreieckig um den Mittelnerv eingebrochen. Die Oberseite ist hier viel kräftiger, als man sie sonst bei den Kiefern zu sehen gewöhnt ist. Das einfache Bündelchen hat wie bei den „Urformen“ der Nadeln das Transfusionsgewebe nur an den Flanken. Die Bündelscheide ist ganz leidlich ausgeprägt. Die Armpalissaden kann man jedoch schon deutlich erkennen.

Ganz ähnlich sind die Primärblätter gestaltet. Die dreieckig gebrochene, also an *Cedrus* stark erinnernde Oberseite führt ebenfalls Spaltöffnungen. Auch die Unterseite ist eckig. Das Bündel ist noch dorsiventral im Transfusionsgewebe organisiert. Über dem Xylem fehlt letzteres. Dagegen ist es an den Flanken innerhalb der betonten Scheide erhalten. Das Bündel hat nur einen Strang. Das Mesophyll ist schon völlig das der Folgenadeln. Die zwei Harzgänge stehen wie bei der Zeder. An den erwachsenen Stücken finden wir natürlich Unterschiede. Diese sollen hier nicht angegeben werden, da wir ja keine systematische Anatomie schreiben wollen. Das hat ENGELMANN (18) (BESSNER, 3) in verdienstvoller Weise getan. Vielleicht möchte ich doch hervorheben, daß die eigene Verdrehung der Nadeln bereits an diesen jungen Stücken da ist.

Wir wollen uns nun den etwas besser ausgebildeten, erstarkten Primärblättern zuwenden. Völlig übereinstimmend mit den Zedern ist das Vorhandensein nur eines Bündels im Strange. Bekanntlich gibt es später zwei Sektionen, die *Haploxylo* und *Diploxylo*, die, wie der Name sagt, ein oder zwei Holzteile haben. Die *Haploxylo* möchten wir für zuerst abgezweigte und ihre eigenen Wege ge-

gangene Arten halten, wobei es auffällt, daß es hier viel häufiger fünf Nadeln gibt. Daneben kann aber auch die Zahl bis auf eine verarmen.

Unter den *Diploxylo* finden wir zwar auch noch einige Formen mit fünf Nadeln, doch sind das nur wenige. Das Spalten der Bündel ist das Abgeleitete, wofür wir aus der Entwicklungsgeschichte einige Belege kennen.

Die Betrachtung des Bündels der ausgewachsenen Primärblätter bezeugt wieder mangelhaftes Vorhandensein über dem Xylem, dagegen kräftiges Auftreten über dem Siebteile. Von Fasern konnte ich in meinen Präparaten nichts finden. Die beiden Harzgänge stehen völlig identisch mit denen der Zedern jederseits einer dem Rande genähert.

Das Mesophyll ist oft noch weniger fortgebildet als bei der Zeder. Die Armpalissaden können sehr undeutlich und nur durch chlorophyllreichere Zellen ersetzt sein. Stomata sind auf beiden Seiten zugegen. Von einem Einflusse der Dorsiventralität kann bei diesen Jugendblättern keine Rede sein; denn sie stehen ebenso ohne fixe Lichtstellung wie die Sekundärnadeln. In dem Baue stehen die nunmehr geschilderten Primärnadeln von *Pinus Laricio* der Zeder etwas näher als die anderer schlanker benadelter Formen.

Betrachtet man sich die noch einzeln stehenden Nadeln der Kurztriebe von *Pinus Laricio*, so findet man durchaus etwas Ursprüngliches. Obwohl sie sonst völlig den Charakter der Kiefernadeln tragen, haben sie nur ein Einzelbündel. Es ist völlig haploxylo. Es wird von allen Seiten angezapft und ist von einem allseitigen Transfusionsgewebe umgeben. Das Ganze hüllt eine deutliche Scheide ein, deren radiale Wände oft wie ein CASPARYScher Streifen verholzt sind. Das Plattenmesophyll ist mit Armpalissaden versehen. Die Faserhypodermis fehlt. Die ersten Nadeln sitzen noch mit etwas breiterem Grunde, später ist dieser schlanker und das Wachstum erfolgt völlig interkalar.

Für die Ableitung der *Diploxylo* aus den *Haploxylo* ist die Betrachtung der Nadeln der Kurztriebe mit drei Nadeln von *Pinus halepensis* wertvoll, weil hier ebenfalls unzweideutig nur ein Bündel zugegen ist. Dagegen haben die Nadeln der Folgeform zwei Bündel. Diese Pflanze macht also eine lange Metamorphose durch, in deren Laufe sie die verschiedensten Zustände der Vorfahren in seltener Klarheit wiederholt.

In manchen dieser dreinadeligen Kurztriebe fand ich eine Andeutung des Klaffens der Bündel im Siebteil, während nichts davon im Hadrom bemerkbar war. Ja es finden sich in den allerersten der zweinadeligen Kurztriebe auch noch haploxyle Bündel, so daß die Bezeichnung als Hemmungsbildung nicht stichhaltig ist. Das Klaffen der Siebteile bei völlig vereinigttem Holzteile konnte ich an solchen Stücken ebenfalls sehr gut sehen.

Auch die Harzgänge der Kiefern machen die Wandlung mit, zuerst sieht man nur die beiden für *Cedrus* bezeichnenden, dann erst kommen die anderen Gänge hinzu. Oft aber bleiben die ersteren beiden Gänge allein erhalten (*Pinus leucodermis*). Vielleicht von einem gewissen Werte ist die Tatsache, daß in den Nadeln vieler *Haploxylo* das Transfusionsgewebe über dem Xylem kümmerlich ist. Will man die ontogenetische Entstehung der Kiefernadel aus der Primärnadel und phylogenetisch aus der Nadel der Zeder umreißen, so kann man von einer Förderung der Unterseite und Minderung der Oberseite reden. Dabei wird bei den *Diploxylo* das Bündel auseinander „gezogen“.

Daß diese Denkart richtig ist, bezeugen die an den Keimlingen von *Pinus Laricio* gar nicht seltenen runden, nur in Einzahl vorhandenen Nadeln. Die zwei flankenständigen Harzgänge der normalen Nadel nähern sich so, daß sie sich fast berühren, weil das Mindern der Oberseite zum Extrem getrieben wird. Die Bündel sind hier noch weiter gegeneinander verbogen. Die Holzteile wenden sich fast den Rücken zu.

Die phylogenetische Entwicklung verlief also genau so, wie sie jetzt noch in der Ontogenie sich abspielt: Das Bündel war ehemals für ein fast dorsiventrales Blatt nach der Art der Zedern gebaut. Im Holzteile gehen die Transfusionsgewebe kaum nach hinten ab, wohl aber nach den Seiten. Es greifen diese auch über den Siebteil. Im Innern dieses Bündels finden wir eine deutliche mediane Markstrahlreihe. Mit dem Verkümmern der Oberseite greift das Transfusionsgewebe auf die Zone über dem Holzteile, bis es an allen Seiten völlig gleich, das Bündel somit für eine unifaziale, stielrunde Nadel gebaut ist. Der Zerfall tritt ein und erfolgt durch Auseinanderdrehen. Wir haben aus dem haploxylen ein diploxyles Bündel entstehen sehen.

Das kann noch weiter gehen, zumal wenn eine Nadel verkümmert. Damit erwächst das Bild einer „verwachsenen“ Nadel.



Einen anderen Weg als die *Diploxylo* schlagen vielfach die *Haploxylo* ein. Während die ersteren die Unterseite bevorzugen, ist das hier z. B. bei *Pinus excelsa* anders. Hier wird die Unterseite verkümmert. Die Nadeln sind dreieckig. Gerade der Vergleich mit der Zeder gibt die Erklärung. Der Unterseite sind die beiden seitlichen Harzgänge genähert. Die Spaltöffnungen der Unterseite verkommen. Die Oberseite mit dem erhabenen Mittelnerven und den beiden Spaltöffnungsstreifen erkennt man nun leicht. Das Transfusionsgewebe ist auf der Mitte der Oberseite etwas schwächer. Vielleicht von Interesse ist, daß man durch diese Erkenntnis bereichert auch an den Dreier-Nadeln der *Pinus halepensis* die Mittelrippe oben noch erkennen kann. Doch werden daselbst schon die Stomata unterdrückt.

Vom Bau der alten Nadeln von *Pinus* mögen ganz kurz einige weniger bekannte Dinge angeführt werden. Die Armpalissaden haben auf den Längsschnitten ebenfalls am Rande die Einbuchtungen, nicht dagegen die anderen Sammelzellen. Bei denen stellen sich keine Wände dem Stoffaustausch hindernd in den Weg. Der Plattenbau ist sehr deutlich durchgeführt und auch schon von anderen eingehender beschrieben (FRITZ J. MEYER, 17).

Das selten so fein gegliederte und kräftig ausgeprägte Transfusionsgewebe wird auf dem ganzen Umriss aus lebenden und toten Zellen gebildet. Die Ähnlichkeit mit den Markstrahlen wird besonders auf Längs- und Flächenschnitten klar. Die lebenden Zellen haben gegeneinander sowie gegen die Tracheiden und gegen die Scheide einfache Tüpfel und unverholzte Wände. Sie durchwirken das ganze Gewebe. Zumal in der Nähe des Leptoms sind sie häufig. Die lebenden Protoplasten hängen an den Räumen der toten Tracheiden und helfen die Kohäsionszüge abgleichen. Daneben vermitteln sie den Austausch der lebendigen Leitbahnen mit dem Blattgewebe.

Sowohl im Transfusionsgewebe wie in der Scheide finden sich tote Zellen mit verholzten Wänden. Diese haben gegeneinander die best ausgebildeten Hoftüpfel. Gegen die lebenden Zellen haben sie nur auf ihrer Seite den Hof. Die Spezialisierung in lebende und tote Zellen ist also wie in den Markstrahlen durchgeführt, wobei die Elemente einander sehr ähnlich sind. Ob man nun beide Gewebe miteinander homologisiert oder analogisiert, ist letzten Endes von keiner großen Wichtigkeit. Ich möchte aber das erstere tun.

Wir konnten also von einer Gestaltung nach Art der *Cunninghamia* in der Jugend eine Entwicklung feststellen, die die fixe Lichtlage nicht ergreift, sondern unter teilweiser Aufgabe der Dorsiventralität zu den Zedern führt. Von diesen geht nun die erste Entwicklung zu den Kiefern. Die bereits bei den Zedern vorhandenen Kurztriebe verarmen bis auf wenige Nadeln. Aber an den Keimlingen kann man noch die ursprünglichere Belaubung der Zedern wieder erkennen. Die Anatomie führt zu einer völligen Aufgabe der Dorsiventralität, die sich selbst bis auf den Gefäßteil erstreckt. Das Transfusionsgewebe wird allseitig. Wir können zwei Entwicklungen unterscheiden, die *Haploxylo* mit der Bevorzugung der Oberseite und die *Diploxylo* mit der der Unterseite. Bei letzteren tritt eine Zerteilung des Bündels ein. In der Anatomie können wir also streng genommen von einer Aufgabe der Dorsiventralität durch Überentwicklung einer Seite reden. Interessanterweise sind die Nadeln der ersten Kurztriebe der *Diploxylo* öfters haploxylo. Ein Zeichen, daß sie die Gestaltung dieser als die der Stammformen durchmachen müssen.

Die Brücke zu *Cedrus* ist auch leicht aus dem Stiele der Nadeln zu ziehen. Zunächst sind diese ohne Stiel, dann kommen bei manchen Primärnadeln die Stiele heraus, die deutlich aus dem Polster entstehen. An den Kurztrieben ist die Sache wie bei der Zeder durch das interkalare Wachsen verwischt.

Hatten wir hier eine Reihe, die durch Überbildung einer Seite die Dorsiventralität verliert, so kommen wir von *Cedrus* aus nun zu einer anderen, die die etwas unterdrückte Dorsiventralität wieder auf ganz eigene Weise herausbildet. Dabei kommt es nicht zu einer gleichen Gestalt wie etwa bei *Abies*. An den Anfang stellen wir

#### *Larix.*

Daß die Reihe so zu lesen ist, das bezeugen die Lärchenkeimlinge, die ausdauernde Nadeln haben. Der Laubwechsel ist ein ontogenetischer und phyletischer Neuerwerb. Die 4—8 Keimblätter fallen im Herbst. Auf sie folgen spiralig gestellte Nadeln, die Kurztriebknospen tragen. Die oberen Blätter sind ausdauernd. Die Kurztriebe treiben das nächste Jahr aus. Die Entwicklung geht wieder so. Es bleiben ebenfalls die oberen Blätter stehen, nun geht nach den Angaben der Literatur die Entwicklung normal mit Seitenlangtrieben und Kurztrieben. Vielleicht von Interesse mag auch die Möglichkeit eines partiellen Etiollements zu Gelbgrün sein.

Hierin tritt somit eine Annäherung zum Verhalten der Angiospermen auf.

Beim Betrachten der Bilder von HICKEL (39) erkennt man, daß auf die Keimblätter eine Stellung zu zweien im Wirtel folgt, allmählich erreichen diese durch Auseinanderziehen und Verdrehen die zerstreute Stellung.

Auf den ersten Blick möchte man die Lärchennadeln als eine proleptische Zedernadel betrachten, die nicht zur vollen Ausbildung gelangt, sondern auf dem Jugendstadium stehen bleibt.

So sehr der äußere Anblick den Gedanken aufdrängt, so wenig wird man davon durch die Anatomie überzeugt. Wir gehen zunächst von den schön dorsiventral gebauten breiten Blättern der Langtriebe von *L. leptolepis* aus. Das Bündel zeugt von einer bedeutenden Umwandlung, welche mit dem lockeren Aufbau der Nadeln und dem Anstieg der Transpiration zu tun haben wird. Dieser bedingt bei einer Pflanze mit nicht sehr guter Wasserversorgung zeitweilige hohe Kohäsionszüge. Der Hadromteil des Bündels hat zunächst völlig normalen Bau. Während sonst einfach der Siebteil diesem gegenübersteht, wird in der Mitte ein neuartiges Sekundärholz hineingeschoben. Dieses ist wie sonst bei Nadelhölzern ungewohnt mit Parenchym durchflochten. Die Organisation geht somit über die *Pinaceae* hinaus und klingt stark an die Angiospermen an.

Eine solche Durchflechtung mit lebendigen Zellen ermöglicht viel höhere Kohäsionszüge. Während nämlich sonst nur die Wandung der Umgebung des ganzen Hadromes angespannt wird, hängt jetzt die viel umfangreichere Durchflechtung mit Parenchym an jedem Einzelgefäße. Die Spannung bei Wassermangel gleicht sich so leichter durch Spannen der Zellwände und Protoplasten aus. Die Oberfläche der Leitbahnen ist, ohne daß die „POISEUILLESche Zahl“ (ZIEGENSPECK, FUCHS, 24) herabgedrückt ist, vergrößert. Bekanntlich ist außer von der Länge der Einzelemente die Leitfähigkeit vom Quadrate des Durchmessers abhängig. Das mag vielleicht mit der Beobachtung RENNERS im Zusammenhang stehen, daß die Schließhäute der Tüpfel bei der Lärche vielfach durchbrochen sein können. Damit ist auch eine Verkleinerung des Widerstandes bei der Leitung gegeben, die RENNEN (25) fraglos mit Recht mit einer größeren Wasserdurchströmung zusammenbringt.

Dafür kann nun das Transfusionsgewebe bei *Larix* verkümmern. Die Scheide um das Bündel ist dagegen deutlich kennt-

lich. Zwischen der Scheide und den eigentlichen Leitelementen ist nur eine Zelllage zu sehen.

Als den Verlust des Transfusionsgewebes fördernd wird man allerdings bei den Lärchen das Blattwerfen betrachten müssen. Dadurch fallen die mächtigen Kohäsionszüge im Winter aus, wo die Versorgung aus dem gefrorenen Boden und durch die metakutisierten Wurzelspitzen unmöglich ist (MULLER, 26). Das Erfrieren der Koniferen ist ja fraglos zumeist eine Zerstörung der Leitbahnen durch Eindringen von Luft.

Die Bündelscheide hat verholzte Wände an der radialen Berührungsfläche ihrer Zellen, so daß das Bild eines CASPARYSchen Streifens oft in Präparaten, die mit Phloroglucin-Salzsäure behandelt wurden, vorgetäuscht wird. Auch im Transfusionsgewebe fällt die starke Durchflechtung mit lebendigen Zellen auf.

Die Spaltöffnungen sind zudem weniger eingesenkt, als das sonst bei den *Pinaceae* der Fall ist. Ihrer Gestalt nach haben sie sich aber nicht von dem Banne der Vererbung frei machen können. Sie sind völlig nach dem Schema gebaut und verholzt. Die Bastfasern am Rande und in der Hypodermis sind verkümmert. Dagegen ist das Mesophyll ganz nach der Art der Zeder gebaut. Alle Zellen sind auf dem Querschnitte als Armpalissaden gebaut. Die Längsschnittsbilder gleichen völlig denen der Zeder. Es sind die Interzellularen zwischen den medianen Schwammparenchymplatten nur viel größer. An den Rändern ist Armpalissadengewebe, das auch Einbuchtungen auf der Richtung der Längsschnitte trägt.

In den Nadeln der Kurztriebe besonders von *Larix sibirica* ist der Bau der Bündel einfacher. Der Holzteil ist normal einfach und von einem mit Parenchym gemischten Transfusionsgewebe, das auch hier Spaltentüpfel hat, in einer Schicht umgeben. Die Nadeln haben die Dorsiventralität sehr betont. Auf der Oberseite ist das Armpalissadengewebe reicher, auf der Unterseite sind die Stomata vermehrt und das Schwammparenchym deutlicher. Die Stomata sind auf der Oberseite völlig unterdrückt, um unten den zwei Streifen entsprechend aufzutauchen.

Wir sehen also eine Entwicklung zur Dorsiventralität aus der Nadel der Zeder unter Unterdrückung der Spaltöffnungen oben. Die ehemaligen Streifen kann man noch an den größeren Zellen und den senkrechten Querwänden auf Abzügen erkennen. Die Festigkeitselemente bleiben auf der Mittelrippe oben und unten im Bündel und an den Rändern erhalten.

Leider konnte ich während der Arbeit nicht die Jugendformen studieren, welche sicher manchen Einblick gewähren.

Die Kurztriebe der Lärche sind ganz verschieden angeordnet, je nachdem der Zweig mehr vertikal oder horizontal liegt. Es sind die einen allseitig gestellt und auch allseitig benadelt. Die anderen sind flach benadelt und etwas in der Querrichtung verschoben. Die Nadeln legen sich nun im gleichen Sinne. Der Grund der Nadeln der Langtriebe verhält sich völlig wie bei der Zeder, auch an den Kurztrieben ist der Stiel verwischt oder verschwunden, weil das Polster fehlt.

Dieser dorsiventrale Bau der Seitenzweige ist bei

*Pseudolarix*

ins Extrem getrieben. Die Zweige entwickeln sich aus schuppig-dachziegeligen Knospen. Die Langtriebe konnte ich zur Untersuchung nicht mehr im Laube benützen, da dieses schon abgestorben war. Die Blätter sollen zerstreut an ihnen stehen und abstehen.

Die ebenfalls abfallenden Blätter an den Kurztrieben sind ganz flächenartig gestellt. Die Kurztriebe stehen selber auf die Seite. Die Zweige sind also dorsiventral verästelt. Die hellgelben Nadeln sind unten mit zwei Streifen versehen. Sie stehen gerne sich fächerartig genähert und sind gebogen.

Das Bündel dieser Kurztrieb-nadeln hat die Durchflechtung des Xylems mit Parenchym restlos auch für die primären Anteile durchgeführt, so daß der Bau völlig dem der Angiospermen gleicht. Das Sekundärholz ist als solches auf dem Querschnitte kaum kenntlich, weil alles mit Parenchym durchsetzt ist. Es geht seitlich vom Holzteile als eine Zellage aus, ohne den Siebteil zu umfassen. Der Siebteil ist nicht in zwei Teile geteilt. Das ganze Bündel ist unter der deutlichen Scheide mit einer lebenden Parenchymschicht umgeben. Diese bildet sonst das Transfusionsgewebe, hier ist sie nicht als solches konfiguriert. Das Mesophyll ist auf dem Querschnitte völlig in zwei Schichten geteilt. Das Plattenschwamm-parenchym besteht aus langen Zellen mit einer Art Gürtelbandkanälen. Die Armpalissaden überziehen die Oberseite der Nadel. Die Stomata sind nur auf der Unterseite an den zwei Streifen zu finden.

Die Zellwände sind in der Epidermis nach außen vorgewölbt. Die Bastfasern oben und unten, in der Mitte und im Bündel sind sehr kümmerlich, auch am Rande kaum kenntlich. Wir haben hier

eine Ausbildung eines Laubblattes in Nadelform, wie wir es in gleicher Merkwürdigkeit sonst nicht so leicht in den Reihen der Koniferen finden.

Die Kotyledonen sind am Keimling in 3—6-Zahl, wie das ja bei den *Pinaceae* sich herausgebildet hat. Die Gattung ist nach dieser Bauart weit aus den Zedern abgeleitet. Nach den Bildern von HICKEL (39) macht es den Eindruck, als ob hier die Wirtelstellung sehr bald verlorenginge.

Die Längsschnitte ergeben sehr gut das einseitige Assimilationsgewebe und das sehr lockere Parenchym auf der anderen Seite. Das Sekundärholz hat ebenfalls wieder die Spaltentüpfel und die kurzen Zellen wie bei *Larix*. Es ist ein ins Bündel gerutsches Transfusionsgewebe. Sonst ist nichts Absonderliches mehr zu berichten.

Die Verkettung mit den Zedern geschieht also durch die Kurztriebe und durch die ausdauernden Nadeln der Keimlinge. Auch das Vorkommen von Armpalissaden kann man nur als eine Rück Erinnerung an die Aufgabe der Dorsiventralität betrachten. Das Bündel hat mit der Lockerung des Baues und der Erhöhung der Transpiration andere Anforderungen zu erfüllen und wird mit Parenchym im Hadromteile durchflochten.

Wir verlassen nun diese Spitzenentwicklung und gehen an den Ausgangspunkt der ganzen *Abietineae* und *Pineae* zurück, nach unserer *Cunninghamia*. Wir kommen nun zu einem Formenkreis, welchen man zumeist als

### ***Taxodieae***

umreißt. Häufig reiht man mit mehr oder minder Recht auch noch *Cunninghamia* selbst ein.

Betrachten wir eine Nadel von

#### *Sequoia sempervirens*,

so haben wir eine Gestaltung, welche völlig an die dieser Pflanze erinnert. Von der Nadel der *Abies*arten unterscheidet sie sich scharf durch das Fehlen eines Stieles. Dieser war eine erworbene Eigenschaft der *Abietineae*. Dieser umgebogene Grund der Nadeln, der eine Vorstufe der Nadelstiele ist, eignet allen *Taxodieae*, solange sie noch Nadeln haben. Nur von solcher Gestaltung lassen sich die Polster- und Schuppenbildungen ableiten. Wir möchten bemerken, daß der Nadelstiel vielfach den *Pinaceae* mangelt. Sie haben dann den Polsterstiel. Sie sind in den Primärblättern der Jugendformen ebenfalls ursprünglicher gebaut.

Daß von dieser Form sich die Polster und Schuppen tragenden Formen gut ableiten lassen, bezeugt das Vorkommen einer Benadelung an den Blütenzweigen bei *Sequoia sempervirens*, wie sie *Sequoia gigantea* immer hat.

Die Nadeln stehen an den Seitenzweigen sehr gut gescheitelt. Ein eigentlicher Stiel ist noch nicht vorhanden, sondern sie gehen aus einem breiten umgebogenen Grunde hervor. Die jungen Zweige sind grün und die Polster gut entwickelt. Man kann eine gewisse Neigung zu Kurztrieben erkennen. Diese sind kürzer und haben kleinere Nadeln. Diese beginnen jedes Jahr kurz, erweitern sich und enden sich allmählich verkürzend. Die Wendung bringt eine gewisse Ungleichheit des Grundes mit sich.

Auf der Oberseite sind keine Spaltöffnungen. Diese sind in zwei Streifen unten vorhanden. Da die Primärblätter der nahe verwandten *Cryptomeria* auch oberseits Stomata tragen, so werden dies wohl auch die Jugendblätter hier haben. Im Inneren besitzen die Nadeln eine deutliche Gliederung des Mesophylls. Die Palisaden sind auf der Oberseite deutlich kenntlich. Das Plattenschwammparenchym ist bereits etwas durchlocht und es finden sich Anastomosen, so daß die Plattenschichtung etwas aufgegeben erscheint.

Die Harzgänge sind in Dreizahl vorhanden. Der eine lagert über dem Siebteile, die beiden anderen sind wie bei der Tanne den Rändern genähert.

Das Bündel ist etwas verbreitert, das Xylem aber noch dicht geschlossen. An das Bündel ohne deutliche Scheide setzt seitlich ein Transfusionsgewebe vom Bau der Tannennadeln an.

Nach den Abbildungen von HICKEL (39) zu schließen, sind die ersten Blätter genau im Wirtel mit dem Keimblattpaare gestellt. Auch in den Folgeblättern bleibt eine Zeitlang die paarige Anordnung und Wirtelstellung erhalten, allmählich werden die Wirtel auseinandergezogen und die zerstreute Stellung kommt heraus. An den jungen Seitenzweigen der Keimlinge scheint das gleiche nur rascher einzutreten. Sie sind aber noch nicht gescheitelt.

*Sequoia sempervirens* ist somit im Blattbau ein Typ, der sehr gut zwischen den *Podocarpeae* und *Taxaeae* einerseits und dem Grunde der *Abietineae* andererseits vermittelt.

Von hier aus gehen drei Entwicklungen aus. Die eine geht zu den Taxodien, die zweite zu den Cryptomerien und *Cupresseae*, die dritte endlich zu den *Taxaeae* und *Podocarpeae*.

Gehen wir zunächst zu

*Taxodium.*

Als Übergang dient hier am besten *Taxodium mucronatum* und *T. distichum*. Die bei *Sequoia sempervirens* schon vorkommende Andeutung der Gliederung der Seitenzweige in Lang- und Kurztriebe wird hier bis zum Ende durchgeführt. Die Langtriebe lassen die Nadeln eher verkümmern. Sie sind am Grunde noch groß, aber sie verkümmern bald zu allseitig gestellten Schuppen. Bei ihnen ist die Rinde nicht so grün wie bei den von Anfang an schwächeren Kurztrieben. Die Nadeln sind hier dünn und extrem gescheitelt. Bei *T. distichum* sieht man deutlich die Verdrehung des Grundes. Die derberen Nadeln von *T. mucronatum* haben die Drehung etwas weniger deutlich. Dafür ist eine Art Stiel vorhanden. Das Abwerfen der Kurztriebe ist natürlich mit einem lockereren Bau der Nadeln und größerer Weichheit verknüpft.

Der Bau der Nadeln von *T. mucronatum* ist insofern eine deutliche Konvergenz zu denen der *Larix*- und *Pseudolarix*gruppe, als hier jegliche Festigungsorgane fehlen. Der Plattenaufbau ist völlig erhalten. Das Schwammparenchym ist langgestreckt und die Palissaden deutlich. Außer auf der Unterseite finden wir auch Stomata in geringer Anzahl rechts und links von der Mittelrippe oben. Das Bündel zeigt eine Durchflechtung mit Parenchym. Das Transfusionsgewebe ist normal vorhanden. Auch die Längsschnitte ergeben dasselbe Bild. Von Harzgängen hat sich nur der mittlere gehalten.

Die Nadeln von *Taxodium distichum* sind vielfach noch dünner als bei der anderen Art. Wir finden bei etwa gleichem Bau des Bündels usw. im Mesophyll eine nur undeutliche Gliederung. Die Zellen haben gewellten Wandverlauf.

Es könnte also ein noch größerer Anklang an die *Pineae* durch die Armpalissaden gefunden werden. Die Kotyledonen sind stark auf 4—9 vermehrt.

Soweit man nach den Bildern HICKELS (39) schließen kann, bildet sich auch bei *Taxodium* die zerstreute Nadelstellung langsam aus einer in Quirlen heraus. Die Nadeln scheinen, soweit die Bilder diesen Schluß zulassen, ziemlich den jungen von *Cunninghamia* zu gleichen. Ein Ausdauern von Nadeln findet nicht statt. Die Seitenzweige erscheinen bald gescheitelt. Die Reduktion kann in diesem Kreise noch weiter gehen. Die Übergänge von *Taxodium* zu *Glyptostrobus* sind fließend. Bei diesen sind die Blätter der



Haupttriebe schuppig. An den Kurztrieben macht sich ebenfalls eine Vereinfachung der Nadeln geltend. Sie sind zu dornartigen Gebilden geworden. Es ist sehr charakteristisch, daß die Scheitelung erhalten bleibt. Die Flächen werden verkleinert, aber es kommt zu keiner Abrundung. Deutlich greift eine breite Ansatzlinie an den Stamm und man erkennt so die Abstammung aus *Taxodium* mit Flachtrieben und zeiliger Nadelstellung.

Wir sehen also von einer an *Cunninghamia* anklingenden Gestaltung eine ganz eigene Entwicklungsreihe ausgehen. Die Nadeln werden am Grunde ohne Stiel verbogen. Die Triebe werden in Langtriebe und diesen ähnlich gestaltete Kurztriebe von nur beschränkter Lebensdauer umgewandelt. Bei aller Ähnlichkeit im Bau der Nadel bestehen doch große Unterschiede gegen *Larix* und *Pseudolarix*, welche sich eben nur durch eine konvergente Entwicklung in anderer Richtung erklären lassen. Dort ging die Entwicklung über die verkürzten Kurztriebe unter Vernachlässigung der Dorsiventralität der Benadelung und Nadeln. Diese kommt erst nachträglich heraus. Hier ist die Dorsiventralität der Nadeln von Anfang an betonter. Es können sich daher nur andersartige Kurztriebe herausbilden, welche als Ganzes abgeworfen werden. Wollen wir also den Unterschied betonen, so können wir das eine Mal von Nadeln reden, welche blattartig werden, das andere Mal von Kurztrieben, die wie Blätter abgeworfen werden. Endlich kommt eine Verkümmerng der Nadeln heraus, die zu Schuppen führt.

Wir sahen schon in der Entwicklung zu *Glyptostrobus* eine neuartige Aufgabe der Dorsiventralität der Nadeln und Zweige erscheinen, die dadurch erreicht wird, daß von den Blättern nur der Grund übrig bleibt. Dafür werden die Ansatzstellen der noch nicht gestielten Nadeln vergrößert. Es kommt das Nadelpolster in Erscheinung. Wir sehen hier, daß der Sproß, der einmal die Benadelung mit dorsiventral gebauten Nadeln trägt und dadurch selbst dorsiventral geworden ist, wieder auf anderem Wege zur Allseitigkeit zurückkehren kann. Er kommt damit wieder in die Möglichkeit der Aufgabe der fixen Lichtlage der Seitenzweige.

Das beginnt bereits in der Blütenregion von *Sequoia sempervirens* und wird in der Organisation von

#### *Sequoia gigantea*

schon in der vegetativen Zone durchgeführt. Leider hatten wir keine Keimlinge zur Verfügung. Die Nadeln werden zu Dornen verkümmert; eine Scheitelung der Anlagen kommt nicht zum Vor-

schein. Die Polster der Nadeln entwickeln sich stark und verschmelzen an den Seitenzweigen, so daß ein gleichmäßiges grünes Rindengewebe den Stengel der Seitentriebe anschwellen läßt. Aber die zerstreute Stellung der Nadeln bleibt.

Die Nadeln verlieren zumeist ihre Festigungsorgane. Die Oberseite nimmt etwas mehr ab als die Unterseite, doch sind beide vorgewölbt und der ehemalige Blattrand ist deutlich erhalten. Die Ober- und Unterseite führt Spaltöffnungen. Gleichzeitig macht sich eine Schwellung des Mesophylls geltend, die die Nadel der runden Form annähert. Die Mesophyllschichten behalten den Plattenbau bei. Es ist das Palissadengewebe auf dem Querschnitt nicht, wohl aber auf dem Längsschnitt durch die dichtere Stellung zu erkennen. Die Schwammparenchymsschichten haben sich in der Richtung quer zum alten Längsdurchmesser des Querschnittes gestreckt. Dadurch kommt ein eigenartiger, gebogener Verlauf heraus. Der Harzgang ist in die Nähe des Bündels gerückt, weil die Nerven Umgebung ebenfalls angeschwollen ist. Das Bündel hat keine Wandlungen durchgemacht. Es gleicht völlig dem von *Sequoia sempervirens*. Trotz der fast völligen Abrundung der Nadeln ist die Anordnung der Stomata in je zwei Streifen auf Ober- und Unterseite vorhanden.

Die Keimblätter sind hier auf 4—6 vermehrt. Die Zahl der Glieder der Wirtel ist hier, nach den Abbildungen von HICKEL (39) zu schließen, bald auf zwei gekommen. Sie werden sehr bald auseinandergezogen und verdreht, so daß eine zerstreute Stellung herauskommt. Betrachtet man sich die Bilder, so erkennt man deutlich den allmählichen Übergang von einer echten Nadel zu einem Dorne und endlich einer Gestaltung wie die erwachsene Pflanze.

Aus dieser ist ohne Schwierigkeit ableitbar

*Cryptomeria japonica*,

wobei diese bereits auf der Schneide der Überleitung zu den *Cupressineae* steht.

Bei *Cryptomeria japonica* kommen nach der Angabe der Literatur zwei Keimblätter vor. Doch bildet HICKEL (39) drei ab.

Nach den zwei Keimblättern, die an unseren Stücken vorgekommen waren, kommt eine Zone mit dorsiventralen Nadeln, die sehr an die Primärnadeln von *Cunninghamia* erinnern, auf die wir zum Vergleiche ebenso zurückgreifen können wie auf *Abies*. Sie sind zunächst gegenständig. Dann kommt die bekannte Verdrehung, welche die verwickelten Stellungen erzielt.

Deutlich kann man in den Abbildungen von HICKEL die Dreierwirtel sehen, welche auf die drei Keimblätter seiner Stücke folgen. Diese Dreierwirtel sind uns für die Ableitung der *Cupressineae* ebenso willkommen wie die Gegenständigkeit unserer Exemplare. Auch bei den Dreierwirteln kommt das Auseinanderziehen und Verdrehen.

Diese unveränderten, ja gegen oben zu etwas größeren Primärblätter von Nadelgestalt mit schmalem Grunde bekleiden den Trieb über den Kotyledonen. Gegen Ende desselben werden sie kleiner und schuppenartig. Bis hierhin trägt der Trieb fast gegenständige drei Kurztriebe. Auch diese beginnen mit den gegenständigen Nadeln mit schmalem Grunde. Sehr bald aber kommt wieder die Verdrehung und eher als am Hauptsproß die Verbreiterung des herablaufenden Grundes und die Rundung der oberen Nadelteile.

Vom nächsten Triebe ab ergreift dieselbe Nadelgestalt auch den Sproß und die Folgeform ist erreicht. Auch späterhin pflegen die nunmehr ebenfalls verdrehten Seitentriebe die anfängliche Gegenständigkeit der ersten beiden Nadeln zu wahren. Wir sehen hier in der Abrundung der primär dorsiventralen Nadel und in der Vergrößerung der Blattpolster eine Entwicklung, die innerhalb der *Taxodieae* schon sehr weit fortgeschritten ist, aber in den *Cupressineae* in den Spitzen bis zur Schuppenbildung fortgesetzt wird.

Es gilt nun die Anatomie der Primärblätter zu beschreiben. Diese lassen sich sehr gut mit denen von *Cunninghamia* vergleichen. Das Bündel ist normal gebildet. Es hat nur eine undeutliche Scheide. Innerhalb derselben ist nur wenig Transfusionsgewebe zu beiden Seiten des Holzteiles (1—2 Zellen) entwickelt. Außerhalb der undeutlichen Scheide geht eine Verlängerung mit wenigen Zellen nach der Seite.

Auf der Oberseite des Blattes ist eine kleine Ausbuchtung und unter derselben finden wir einige Fasern. Hier sind deutliche, gestreckte Palissaden vorhanden. Nach den Seiten wird das verwaschen, es finden sich zwei Streifen Stomata. Nach der Unterseite sind die Zellen isodiametrisch. Dem Rande genähert ist ein Harzgang über dem Siebteile vorhanden. In den Wandungen sind später große Oxalatkristalle gelagert, das gilt besonders von den isodiametrischen Zellen. Sehr häufig sind vornehmlich die Zwickel damit versehen. Der Längsschnitt bezeugt einen Plattenparenchymbau, wie ihn etwa *Cunninghamia* hat. Das Schwammparenchym und die Palissaden sind ausgebildet, aber nicht betont. Schon etwas ältere

Blätter besitzen einen erhabenen Streifen auf der Unterseite, welcher den schmalen Harzgang führt. Auf diesem Streifen fehlen natürlich die Stomata, welche also hier auf Ober- und Unterseite in zwei Streifen stehen. Die Seitenränder sind hier förmlich hinaufgeschoben. Wir können das am besten aus der Lage der beiden Rand-Harzgänge ersehen, welche hier nach oben gezogen sind.

Will man die Entwicklungsrichtung schon hier umreißen, so kann man sagen:

Die Mittellinie der Oberseite vergrößert sich ebenso wie die der Unterseite. Nur findet das besonders mächtig daselbst statt. Die beiden Spaltöffnungen tragenden Flanken dagegen bleiben so ziemlich gleich. Da nun gleichzeitig das Mesophyll anschwillt, so werden die Spaltöffnungen tragenden Teile mehr auf die Flanken geschoben. Die Nadel wird einem Sechseck genähert. Das Mesophyll zeigt die Entwicklung zum Parenchym am Rande mehr gleichmäßig. Das Blatt wird mehr rund.

Die Harzgänge an den Flanken verschwinden. Da am Grunde der Nadel das Schwammparenchym in der Mitte der Nadel besonders anschwillt, so bekommt man das Heraufrücken des Blattgrundes. Man könnte natürlich vielleicht richtiger sagen: Der Blattgrund beginnt sich in dieser weniger dorsiventralen Anlage zu entwickeln und die weiter oben gelegenen Teile verschmelzen mit ihm.

Für den verschwundenen Harzgang wird der in den Primärnadeln kleine über dem Siebteil mächtig vergrößert; da aber das Mesophyll über ihm sich ebenfalls kräftig gestaltet, so wird er mehr nach innen gerückt. Auch diesen Umstand kann man für das Übergreifen des Grundes heranziehen, weil in ihm immer die Neigung zu einem Harzgang besteht.

Noch jüngere Blätter gehen in der Entwicklung so weiter, daß die Unterseite sich etwas nach der Seite in der Mitte ausdehnt. Wir bekommen eine unten abgerundete Nadel. Der ihr zugehörige, bereits auf die Flanken gelegte, Spaltöffnungen führende Streifen dehnt sich ebenfalls, der obere etwas weniger. Die Nadel wird dadurch wieder abgeflacht, aber bifazial. Deutlich erkennt man die beiden Ränder an dem Hervortreten an den breiten Flanken.

Dieses Verlieren der dorsiventralen abgeflachten Nadel, das Abrunden und der Wiedererwerb der abgeflachten Gestalt ist sehr interessant. Wir sehen hierin wieder die Wirkung des biogenetischen Lehrsatzes in der Ontogenie verwirklicht, an eine Änderung

der Gestalt durch physiologische Einwirkungen der Umwelt können wir hier nicht denken, da sich die Wandlung auf einem viel zu kurzen Stämmchen vollzieht.

Das Bündel wird verhältnismäßig wenig ergriffen. Da das Transfusionsgewebe nun nach den breiten Flanken geht, so wird damit eine günstige Versorgung mit Leitbahnen nach Siebteil und Holzteil erreicht.

Das Schwammparenchym wird in einer ganz merkwürdigen Form ausgebildet. Das Bündel wird etwas verbreitert.

Der in den Primärnadeln deutliche Plattenaufbau wird allmählich aufgegeben. Die Zellen des Mesophylls strecken sich, sofern sie Schwammparenchym abgeben; das erfolgt etwas schief. Gleichzeitig verkommen einige Zellen der Platten und dadurch löst sich die Platte in ein immer noch regelmäßiges System eines Wirtels von langgestreckten Schwammparenchymzellen auf. Bei *Araucaria Cunninghami* konnten wir Ähnliches finden. Aber das, was hier so langsam in der Ontogenie erfolgt, das steht dort unvermittelt da.

Will man diese Wandlung in der Gestaltung bei *Cryptomeria* völlig verstehen, so kann man sie folgendermaßen umreißen:

An dem Anfange steht eine dorsiventral gebaute Flachnadel. Es kommt aber nicht zum Erreichen der Dorsiventralität der Zweige. Da diese durch die Nadeln schon eingeleitet ist, so muß die Pflanze die Nadeln zu Dornen verkümmern, um die fixe Lichtlage der Zweige aufzugeben und eine Allseitigkeit der Zweige wieder zu erhalten. An die Stelle der verkümmerten Nadeln treten die Nadelpolster, welche die Rinde der Zweige zu einem Assimilationsorgan umgestalten, das den Verlust der Nadeln ausgleicht.

An diese Gestaltung bei *Cryptomeria* lassen sich zwanglos die

### ***Cupressineae* (34)**

anreihen. Wenn wir diese so recht studieren wollen, müssen wir die verwickelte Keimgeschichte von ursprünglichen Typen ansehen. Wir wählen hierzu die *Actinostrobeae* und von diesen

#### *Widdringtonia.*

Die großen Zapfen und die langsam verlaufende Metamorphose sind wohl beide ein Zeichen für die Ursprünglichkeit dieser Kreise.

Die Zahl der Keimblätter ist wie bei vielen *Cupressineae* noch meist zwei, doch kommen gelegentlich auch drei vor. Bei der untersuchten *W. Whytei* waren es fast immer zwei. Sie sind sehr breit

und blattartig. Die beiden nächsten Blätter sind in einem zweigliedrigen, den Keimblättern gekreuzten Wirtel gestellt. Auch die nächsten Blätter stehen in Wirteln. Es sind hier vier Nadeln zusammengerückt. Sie bilden mit den vorigen entweder einen Winkel von etwa 45 oder 135 Grad. Der Wirtel ist gekreuzt. Es ist gerne eine Seite in der Größe bevorzugt, diese entfaltet sich auch eher. Die Wirtel sind so gegeneinander verdreht, daß acht Zeilen am Stämmchen entstehen. Das Stammspitzchen macht kleine Nutationen durch, die sich sehr bald ausgleichen.

Die Keimblätter selbst haben auf der Unterseite zunächst kein Chlorophyll, während die Oberseite sehr bald dieses hat. Später bekommt auch die Unterseite das Chlorophyll. Auf der Oberseite liegt ein Harzgang. Die subepidermalen Bastfasern entwickeln sich erst allmählich, auch setzt die Verholzung langsam ein, und zwar beginnt die Außenlamelle der Zelle damit. Auch die Stomata zeigen die Verholzung verzögert. Den Anfang machen die beiden zwischen den Schließzellen gelegenen Wände. Die Außenseite wird dann ergriffen, die Innenwand zuletzt. Hierdurch gewinnen die Ergebnisse von PORSCH (2) an *Podocarpus* ein etwas anderes Bild.

Die Wandungen der Epidermiszellen haben die Imprägnation mit Oxalatkristallen. Deutlich kann man bei der Wandbildung die innerste Schicht als aus Amyloid gebildet erkennen, später wandelt sich auch diese in Kollose um.

Im Innern des Keimblattes steht ein monarches Bündel. Dieses ist an den Flanken mit einem deutlichen Transfusionsgewebe mit Hoftüpfeln versehen. Auf dem Holzteile liegen solche Speichertacheiden nur vereinzelt. Die Auflage der verholzten Lamellen erfolgt bei ihnen von innen. Es werden die Formen der Hoftüpfel gleich gebildet.

Die ersten Primärnadeln sind deutlich dünn und flach. Sie sitzen mit schmalen Grunde. Später werden sie hart. Die ersten Seitentriebe tragen genau den gleichen Typ der Benadelung. Es ist sehr charakteristisch, daß immer der eine Trieb begünstigt wird. Die anderen Augen der vier Wirtelblätter werden ausgegliedert, aber deutlich unterdrückt. Es wandern so die Triebe um den ganzen Stamm herum. Die flachen Blätter bleiben längere Zeit erhalten, sie werden nur nach oben etwas kleiner. Ist das erreicht, so wird die Viergliedrigkeit der Wirtel aufgegeben. Deutlich wird die eine Seite kleiner. Endlich verkümmert diese Seite ganz und die drei erhaltenen kurzen Blätter ordnen sich so, daß die geförderte Nadel einen

größeren Winkel mit den beiden anderen bildet, als diese miteinander. An der geförderten Nadel stehen nun die Seitentriebe. Diese sind gegenständig. Doch bleibt das nicht lange, es drehen sich die Zeilen und wir erhalten fast eine Drittelstellung der Zweige. Interessanterweise behält der Stamm die kurzen, aber immer noch dorsoventralen Nadeln bei, während die Seitenzweige diese Art der Belüftung sehr bald aufgeben.

Der zweite bis sechste Seitentrieb steht so, daß die Seitenzweige in der Horizontalen abgehen. Die Benadelung ist auch hier wieder sehr merkwürdig. Das erste Paar ist noch flach und zu zweien im Wirtel. Es hat nur in einer Blattachsel einen Trieb. Das zweite, ebenfalls gegenständige Wirtelpaar ist bereits der Gestalt der Folgeform von *Cryptomeria* ähnlicher gebaut. Ihr Grund ist verdickt und geht als Polster in den Zweig über. Es kann das Auge nach oben austreiben, wodurch ein aufrechtes Seitenzweiglein entsteht. Meistens aber sind die in der Richtung der Horizontalen nach vorn verlagerten Wirtel steril. Das bleibt, wenn wir weiter nach oben kommen, während noch die Seitennadeln der anderen Wirtel etwas abstehen. Sie tragen in der Achsel beider Nadeln Seitenästchen, weiter oben nur mehr in einer immer abwechselnden Richtung. Das Intervall zwischen den nach der Seite stehenden und nach vorne gelegten Wirteln wird kleiner als zwischen diesem und dem folgenden nach der Seite spreizenden.

Die Nadeln dieser vorgelegten Wirtel werden eher verkürzt. Kennzeichnenderweise erfolgt das oben eher als unten. Wir kommen zur Anisophyllie unter Abplatten der Äste.

Die Äste zweiter Ordnung eilen wieder denen erster Ordnung voraus. Je höher wir an den Stämmchen hinaufkommen, desto eher setzt diese Wandlung der Nadeln und Seitenäste ein. Die Seitenäste zweiter Ordnung beginnen sich zuerst zu verdrehen und richten sich schief, zuletzt steil nach oben. Es wird der Zweig mit der schmalen Kante nach oben gestellt.

Vom sechsten Aste an wird das immer stärker, so daß am neunten Aste die Seitenäste zweiter Ordnung alle auf Hochkant gestellt sind. Sie gehen nach oben und nach unten. Aber die ersten Seitenäste zweiter Ordnung gehen noch nach der Seite und drehen sich selber. Damit ist die *Thuja*-artige Beschuppung erreicht. Betrachten wir die Entwicklungsgeschichte dieser Pflanze, so haben wir eigentlich die ganze Entfaltung der *Cupressineae* in der Ent-

wicklung. bis zu *Biota* hinauf. Wir können die ganze Phylogenie der Entwicklung an der Jugendform studieren.

Wir müssen vielleicht noch bemerken, daß die Organisation der Blätter bei so senkrecht stehenden Zweigen noch ziemlich gleichmäßig bleibt. Es werden nur die oberen und dann auch die unteren jetzt seitlich an den Breitseiten der Äste stehenden Zweige rückgebildet. Bei anderen Formen, wie *Thujopsis dolabrata*, werden die Zweige nicht aufrecht gestellt, sondern bleiben seitlich. Dann werden die oberen Seiten der Zweige unterdrückt und nur unten kommen die Streifen und Stomata heraus. Bei *Cupressus* kann man deutlich sehen, daß die zuerst aufrechten Seitentriebe sich umlegen und dann erst die Dorsiventralität wieder auf dem bei *Thujopsis* leicht sichtlichen Wege umgewandelt wird. Wir sehen wieder die Irreversibilität. Die Seitenlage muß durch eine neuartige Anpassung wieder erreicht werden. Wir wollen nicht auf Einzelheiten eingehen, da diese bekannt sind.

Die Entwicklungsgeschichte von *Callitris* ist sehr interessant, da sie viele Stufen erkennen läßt und zu einer eigenartigen Form führt. Falls man keine Keimlinge besitzt, so kann man leicht auch an den Stockausschlägen die Entwicklungsgeschichte studieren. Diese erhalten, wenn sie unten herauskommen, auch an alten Stücken immer wieder die Jugendform.

Die jungen Blätter sind weich und grau bereift, das Polster ist kräftig unter den weichen dorsiventralen Nadeln entwickelt. An den Seitenzweigen stehen sie nicht zu viert, sondern zu dritt im Wirtel. Solange noch die Nadeln vorhanden sind, beobachtet man ein seitliches Zusammenpressen ganz nach Art von *Cryptomeria*. Gleichzeitig damit entwickelt sich der Grund sehr stark. Der Zweig wird damit vierzeilig. Die seitlichen Nadeln verstärken die Unterrippe und damit bekommt der Zweig die Flachsproßgestalt. Während die seitlichen Blätter in dieser Richtung abgeplattet werden, bleiben die nach oben und unten stehenden Nadeln dorsiventral. Da sich der Grund auch nach oben hochzieht, so werden die Stengel ganz platt. Langsam verkümmern die Nadeln immer mehr und die platten Zweige verlängern sich stark. Es kommt dann eine Gestalt heraus, welche in mancher Hinsicht an die *Ephedra*-Arten erinnert. Sonderbarerweise kommen an unteren Ästen immer wieder Rückschläge in die Jugendform mit den kurzen Internodien heraus, so daß ein ganz krauses Bild entsteht. An den Seitenästen kann aber trotz verkümmelter Nadeln ein kurzes Internodium vorhanden sein.



wir haben damit eine Gestalt, wie wir sie bei *Widdringtonia* beschrieben haben.

Während nun *Widdringtonia* und *Cupressus* verhältnismäßig lange die Flachnadeln haben, verlieren die *Callitris*-Arten diese rascher. Ganz wertvoll ist vielleicht auch die früher einsetzende Anreicherung der Wirtel. Es wird förmlich die Zwischenstufe der nur zwei Blätter übersprungen und das Keimblatt bereits ist mehrwirtelig. Dadurch kommt ein neues Licht in die Vielzahl der Keimblätter. Diese sind also durch ein Überspringen einer Frühform der Organisation entstanden und etwas Abgeleitetes, nichts Primitives, wie man so gerne glauben möchte. Die Stomata verholzen hier in der Jugendform vielfach unvollständig, weil diese eben das Folgestadium nicht erreicht.

Soll man die Organisation der *Cupressineae* wiedergeben, so kann man aus der Jugendform ableitend folgenden Weg schildern. Zunächst haben wir einen Typ von Nadeln, die in einer vollkommenen Dorsiventralität eine ursprüngliche Form widerspiegeln. Diese sind bei Ausgangsgruppen wie bei den *Actinostrobeae* sehr nadelartig. Bei den abgeleiteten Gattungen wird diese Organisation mehr und mehr verkürzt, die Nadeln werden etwas fleischiger. Bei den Vorfahren war nun die Dorsiventralität auch auf die Benadelung übertragen. Davon erkennen wir in den Kreisen nichts mehr. Es wird im Gegenteil zunächst durch Verkümmern der Nadeln die allseitige Gestaltung der Zweige wiedererlangt. Das muß nach dem Irreversibilitätsgesetze auf anderem Wege geschehen. Es wird hier durch die Bildung der Polster erreicht. Die Blattspitze verkümmert nicht, aber die Fläche setzt aus. Dafür wird die Ansatzstelle am Stengel kräftig ausgebildet, wie man besonders gut an Keimpflanzen von *Frenela* (*Callitris*) sehen kann. Hierdurch werden die Zweige zu allseitiger Lichtausnützung befähigt. Die Seitensprosse werden dünn und erlangen so einen equisetoiden Typ. Dieses ist besonders bei *Frenela* deutlich zu sehen. Die Beschuppung ist ebenso allseitig, wie die Stiele rund sind. Die Seitenflachsprosse sind hinfällig, während die Haupttriebe die Wandlung nicht mitmachen. Sie erlangen erst später eine dieser Organisation ähnliche Gestaltung. Da sie allseitig bleiben, so sind sie auch bei den Arten weiter so gestaltet, welche noch folgende Wandlungen durchmachten.

Nun geht die Entwicklung wieder zu einer bifazialen Gestaltung der Seitentriebe. Diese werden, obwohl noch aufrecht stehend, flach zusammengedrückt. Damit ist eigentlich die Form des Flach-

sprosses schon vorgebildet. Nur ein kleiner Schritt ist das Legen auf die Seite und die anatomische Differenziation, so daß die Dorsiventralität, die schon verloren war, nun auf ganz anderem Wege wieder erlangt wird. Das kann sogar so weit gehen, daß in den plattgedrückten Flachsprossen in den Nadeln oben und unten die Bündel verkümmern und unten die Palissaden verkommen.

Je weiter eine Gattung innerhalb der *Cupressineae* abgeleitet ist, desto rascher werden die „Larvenstadien“ im allgemeinen durchlaufen. Daneben kommen auch künstliche und natürliche Neotenien vor, so daß das Bild der Entwicklung nicht allein aus der Nadelgestaltung wiedergegeben werden kann, sondern die Zapfen usw. mit herangezogen werden müssen.

Nachdem wir die organographische Gestaltung betrachtet haben, müssen wir uns nun noch etwas mit der Anatomie beschäftigen. Vor allem ist das Vorkommen von Spaltöffnungen auf den Primärblättern von einer gewissen Wichtigkeit.

Bei *Widdringtonia* und auch den ebenfalls ziemlich tief stehenden *Cupressineae* finden wir auf beiden Seiten der Primärnadeln noch Stomata. Es hat den Anschein, als ob die Primärnadeln der oberen Entwicklungen der *Thujineae* dazu neigen, die Spaltöffnungen der Oberseite zu verlieren.

Wir sehen sehr frühzeitig die Entwicklung eingeleitet, welche ja bei der Dorsiventralität der Flachsprosse zu einer vollkommenen Ausbildung führt.

In der Anatomie der Flachsprosse scheinen auch gewisse Unterschiede in den Gruppen vorhanden zu sein. Bei den *Actinostrobeae*, also *Widdringtonia* und *Callitris*, entwickelt sich im Gegensatz zu *Thuja* ein mächtiges Transfusionsgewebe, wenn das Bündelchen in das Schüppchen abgeht. Wir können das eigentlich als einen Ersatz des Bündels, das in die Länge der Nadel geht und hier wenig Wert hat, verstehen. Die Wirkung in die Breite, welche die Organisation mit sich bringt, wird also durch ein anderes Gewebe erreicht. Wir werden ähnliches bei manchen *Podocarpus*-arten wieder finden. Die *Junipereae*, welche wir bald behandeln werden und die ebenfalls am Grunde der *Cupressineae* abgehen, zeigen ein gleiches Verhalten, wenn sie zur Flachsproßbildung gelangen.

Bei den Thujen wird das besonders durch eine sehr kräftige Ausbildung von Schwammparenchym aus langgestreckten Zellen erreicht. Dieses Gewebe kommt noch bei den anderen Gattungen

zum Vorschein. Es vertritt die Stelle des Plattengewebes. In den Polstern vereinigt es allein die Palissaden mit den Bündeln des Ästchens. Deutlich kann man besonders das Verkümmern der Bündel aller Schuppen beobachten, die auf den Breitseiten flachgedrückter Sprosse liegen. Sehr schön ist das unter anderem bei *Callitris*.

Während diese ganzen Reihen der *Actinostrobeae*, *Cupressineae* und *Thujineae* sehr bald zur Polsterbildung und zur Verkümmern der Nadeln übergingen, ist das nicht sogleich bei den

### *Junipereae*

der Fall. Wie bei den *Callitris*arten kann im Gegensatz zu den meisten *Cupressineae* die Zahl der Kotyledonen auf 2—6 vermehrt sein. Ganz interessant ist auch das Vorkommen von Viererwirteln hier wie dort in den auf die Keimblätter folgenden Blättern. Die *Junipereae* gehen zunächst zur Ausbildung der Nadeln, und zwar auf einem besonderen Wege. Der bei *Sequoia* noch fehlende Stiel wird kaum erreicht, er ist höchstens durch eine Verengung der Nadel angedeutet. Die Entwicklung geht aber nicht etwa von der Folgeform der Nadeln der *Taxodiaceae* aus, sondern von der noch undifferenzierten Jugendform der Nadeln, wie wir sie bei den *Actinostrobeae* und *Cryptomeria* studiert haben. Auch haben wir wieder einmal die so oft gefundene Erscheinung, daß eine Neuentwicklung nicht von einem vollkommenen Organe ausgeht, sondern von einer noch indifferenten Jugendform. Wir möchten das auf den Umstand einer Aufgabe der extremen Dorsiventralität zurückführen. Die Nadeln wurden nicht so einseitig dorsiventral wie bei *Sequoia*, sondern es waren zunächst nur die Jugendformen mit allseitiger Bildung der Stomata vorhanden wie etwa die Nadel der *Actinostrobeae*. Es ist hier der Fall analog gelagert wie bei der *Picea Omorica*.

Es kommt nun, wenn eine Dorsiventralität erzeugt wird, nicht mehr zu der alten Bildung, sondern das muß auf anderem Wege erreicht werden. Noch manche *Juniperus*arten besitzen die Spaltöffnungen in geringer Zahl und rudimentärer Ausbildung auf der Unterseite. Die meisten Arten lassen hier keine erkennen, sondern nur auf der Oberseite.

Die Primärnadeln des Wacholders sind schlanker und länger. Später kommen besonders bei manchen Spielarten des gemeinen Wacholders breitere, nach oben eingebogene Nadeln heraus. Falls die Sprosse bei Formen mit Nadeln sich horizontal legen, so ver-

drehen sich die Wirtel nicht, sondern die Nadeln und besonders die Zweige beugen sich nach vorne. Dann kommen die Oberseiten mit ihren Spaltöffnungen auch in eine funktionsgemäße Lage. Besonders schön ist diese eigenartige Dorsiventralität der Zweige bei *Juniperus nana* zu beobachten. Da der Nadelstiel fehlt, muß die „Scheitelung“ durch einen anderen Weg ersetzt werden. Eines aber ist allen *Junipereae* eigen, das sie deutlich an die *Cupresseae* anschließt, die Wirtelstellung der Blätter. Wir hatten diesen Umstand bei den *Cupresseae* hervorgehoben und dieses Erbstück werden die *Junipereae* nicht los. Die Organisation der Primärnadel bleibt bis zu einem gewissen Grade erhalten.

Die Unterseite der Nadeln des gemeinen Wacholders ist völlig wie die Oberseite sonstiger Nadeln ausgebildet. Das gilt besonders von den Fasern der Hypodermis. Die gebogene Unterseite ist nach oben vorgezogen und kann die Oberseite mit ihren Spaltöffnungen einhüllen. Die Bündel sind stark in die Breite gezogen. Die Bündelscheide fehlt, dafür ist das Transfusionsgewebe reichlich an den Flanken entwickelt. Der Unterseite genähert verläuft der einzige Harzgang. Hierin ähnelt die Nadel sehr denen anderer *Cupresseae*. Im Siebteile finden sich einige Bastfasern. Ein Unterschied im Mesophyll der Unter- und Oberseite fehlt, höchstens ist auf dem Querschnitte das Durchsetzen mit Atemhöhlen zu bemerken. Die Nadeln von *Juniperus nana* unterscheiden sich nicht wesentlich anatomisch.

Ein Beispiel sehr schöner Metamorphose ist *Juniperus chinensis*, dessen Keimgeschichte nachfolgend behandelt sein soll (SILVA TAROACA und CAMILLO SCHNEIDER, 28).

Die junge Keimpflanze trägt zunächst solche Blätter, wie wir sie eben für *Juniperus communis* beschrieben haben. Sehr frühzeitig nähert sich das Blatt dem Typ von *Juniperus nana*. Das gilt vom Stämmchen wie von den ersten kurz bleibenden Seitentrieben. Die Blätter sind zunächst zu zweien gegenständig in Wirteln gestellt, dann kommen dreigliedrige Wirtel heraus. Hier gilt nun eine andere Regel als bei *Widdringtonia* und *Cupressus* usw. Während dort der Hauptast der konservative war, ist er hier der fortschrittliche. Er erreicht die Folgeform zuerst. Auch wieder ein Beispiel für die Verschiedenartigkeit von auf den ersten Blick sich gleichenden Konvergenzen. Die Nadeln werden nun kürzer und am Grunde macht sich auf der Unterseite das Polster geltend. Zugleich werden die Nadeln näher gestellt. Die Dreizeiligkeit

schwindet wieder und es kommen gekreuzte Wirtel aus zwei Gliedern heraus. Damit wird die Bildung der Seitenzweige aus sechs Zeilen in vier Zeilen gewandelt. Endlich werden die Nadeln schuppenförmig und stehen sich sehr genähert an den Ästen. Dasselbst werden die Seitenzweige oben und unten unterdrückt, es bilden sich flache Lagen aus. Hier kommen die Polster stark zur Geltung.

Bei *Juniperus Sabina* bleiben die Achsen etwas konservativ, indem die Nadeln in Ein-Drittel-Stellung und in der Haifischzahngestalt mit einer Spitze erhalten bleiben.

Bei *Juniperus chinensis* gilt bei der Umwandlung, daß der erste Teil der Triebe vielfach die Schuppenform hat und an der Spitze wieder die Jugendform zurückschlägt. Es kommt dadurch zu einem oft ganz merkwürdigem Aussehen, das einer Art sympodialer Verzweigung gleicht.

Bei dieser Umwandlung wollen wir zunächst das Schicksal der einzelnen Gewebe verfolgen. Die Epidermis der Oberseite bleibt bei dem Schrumpfen der Nadel ziemlich unverändert. Auch an den kleinsten Schuppen findet sich die eingewölbte Oberseite mit einer unscharfen Mittelrippe und zu beiden Seiten die reichlichen Stomata. Die Lage am Stamme ist gleichgültig. Auch die Epidermis der Unterseite bleibt unverändert. Es kommen keine Spaltöffnungen an Stelle der verlorenen wieder heraus.

Betrachtet man dagegen das Polster der Nadel, auch wenn es noch nicht überwiegend ist, so sieht man deutlich zwei Reihen von Stomata auf ihm. Es wird also durch ein anderes Organ die Schicht geschaffen, welche die Stomata in der für die anderen Genera geltenden Richtung trägt. Diese Auswirkung des Irreversibilitätsgesetzes ist sehr merkwürdig und zeigt wieder, wie konservativ die Organe sind.

Der Harzgang auf der Außenseite der Nadel über dem Siebteile bleibt nur solange in der Nadel deutlich, als diese noch einigermaßen umfangreich ist. Dagegen behält er seine Lage an derselben Stelle im Polster bei. Es ist so, als ob von der Nadel nur die Spitze allein übrig bliebe.

Auch das Bündel mit seinem breiten Xylemteile ist nur solange in voller Entfaltung vorhanden, als noch eine Nadel da ist. Später wird es offenbar schwächer. Das zuerst sehr mächtige Transfusionsgewebe ist dann fast verloren. Das Mesophyll war bereits mit dem Schwellen der Nadel etwas verändert worden. Die auf

der spaltöffnungsfreien Mittelrippe über dem Xylem gelegenen Zellen hatten sich stark vermehrt und sind völlig palissadenartig geworden. Auch das um die Stomata gelegene Mesophyll ist etwas langgestreckt. Da mit dem Dickerwerden der Nadel das Gewebe am Rande abnimmt, so kommen die Palissaden der Unterseite etwas weiter herein. Wenn nun die Schuppe in Erscheinung tritt, so verschwinden diese Gewebe wieder, nur die Palissaden der nach außen gerichteten Unterseite bleiben deutlich kenntlich. Das Polster nimmt nun das gleiche Gewebe auf, wie es sonst auf der Oberseite gelagert war.

Die mittleren Schichten behalten am Rande in der verkürzten Nadel den Charakter des Plattengewebes länger bei. In der Nähe des Bündels entsteht zuerst in der bei *Cryptomeria* geschilderten Weise ein Bild des Schwammparenchyms auch auf dem Querschnitte. Das gleiche gilt von dem Polster. Es möge noch erwähnt werden, daß hier das Transfusionsgewebe sich außerordentlich als ein Band entwickelt, das von dem Bündel aus nach den Rändern zieht. Es ist schon vorhanden, wenn das kleine Bündel gerade vom Bündel des Stengels abgeht. Die Effiguration der Wände und die Tüpfel gleichen restlos denen vom Wacholder.

Dieses Gewebe wird bei den Thujen z. B. nicht in gleicher Weise angelegt, sondern hier wird durch sehr lang gestrecktes Schwammparenchym die gleiche Wirkung erzielt. Die Effiguration des hier auch in stark flachen Nadeln nur klein bleibenden Transfusionsgewebes ist ganz anders als bei den *Juniperus*abkömmlingen. Wir sehen hier verschiedene Reihen in verschiedener Ausgestaltung.

Bei *Widdringtonia* dagegen, welche wir ja mit dem Grunde von *Juniperus* verketteten möchten, ist das Transfusionsgewebe und der Anschluß an das vom Stamme abgehende Bündel ganz genau so gestaltet wie bei *Juniperus*. Das gilt auch von der Effiguration seiner Wände.

Betrachten wir die Familie der *Cupressineae* im Zusammenhange, so können wir im Bau der Nadeln und Schuppen eine bald gegabelte Entwicklung erkennen. Die dorsiventrale Beblätterung der Zweige und die Folgenadel der Taxodien wird aufgegeben. Die Entwicklung kommt aus der Primärnadel heraus, welche noch keine ausgeprägte Dorsiventralität im Innenbau hat und die Stomata auf beiden Seiten trägt. Die Entwicklung der einen Reihe ist schon bei *Sequoia* und noch mehr *Cryptomeria* vorgezeichnet. Die Nadel verkümmert zu einem Dorn, später zu einer Schuppe.

An die Stelle der Nadel kommt der Rutensproß und der Flachsproß. Das Assimilationsgewebe wird von dem Nadelpolster geliefert. Allen diesen Entwicklungen ist die Wirtelstellung der Nadeln eigen. Wir hatten diese als ein Organisationsmerkmal der Primärnadeln hingestellt. Da, wo der Wirtel zu reich an Gliedern ist, verarmt er, aber er wird nicht wie sonst bei den Folgenadeln auseinandergezogen.

Die andere Reihe, die *Junipereae*, bildet zunächst die Dorsiventralität der Primärnadel wieder aus. Aber die Wirtelstellung bleibt, und das muß auf anderem Wege geschehen, wie die ursprüngliche Dorsiventralität. Es kommt die Oberseite in die Erscheinungsform der Unterseite. Da die Wirtel da sind und der Stiel nicht erscheint, so muß durch Neigen des Stengels an den Seitentrieben die funktional richtige Nadelstellung in gewissen Fällen (*Juniperus nana*) erzeugt werden. Wir möchten bitten, hier das bei der *Picea Omorica* Gesagte zu vergleichen.

Aber auch diese Richtung kommt in das Fahrwasser der Rutenbildung. Doch müssen sich dabei Unterschiede gegen die anderen *Cupressineae* ergeben, die in dem Besitze der Stomata auf der Oberseite liegen. Gerade solche doch scheinbar ganz kleintlichen Dinge zeigen in ihrer Beharrlichkeit die Gültigkeit des Irreversibilitätsgesetzes (CARNY, 1, PORSCH, 2).

Im Baue des Grundes der Nadeln verhalten sich die *Cupressineae* in ihrer Gesamtheit wie die *Taxodineae* ursprünglicher Gestaltung. Ich sehe hier von *Taxodium* mit seiner Andeutung des Stieles unter Verengung des anisomeren Grundes ab. Einen Stiel konnte ich bei den *Cupressineae* nie beobachten. Da wo wie bei den Primärnadeln eine Drehung der Nadeln erfolgt (*Retinospora*), erfolgt sie unverkennbar durch den Blattgrund. Bei keiner der Formen ist die Nadel abgesetzt, außer bei *Juniperus*. Aber auch hier mangelt der Stiel, die richtige Stellung muß hier durch Legen der Zweige erreicht werden.

Wir wollen nun wieder an den Ausgangspunkt unserer Ableitungen zurückkehren und gehen zu den

### *Taxoideae.*

Wir beginnen mit den

#### *Cephalotaxae.*

Die Nadeln dieser Familie haben keinen Absatz gegen das Polster. Sie sind fast ungestielt und rasch in den Grund zusammen-

gezogen. Die Scheitelung der Blätter, welche hier in seltener Schönheit ausgeprägt ist, erfolgt durch Verdrehen des anisomeren Blattgrundes. Diese Organisation läßt sich ohne jegliche Schwierigkeit von *Sequoia sempervirens* ableiten.

Am einfachsten dürften vielleicht noch die Grundtriebe junger Stücke sein. Wir hatten leider keine Keimpflanzen zum Studium. Die Triebe entstammten aber der ersten Triebzone. Sie waren allseitig benadelt, ohne daß eine Überverlängerung der Nadeln vorhanden wäre. Hervorgehoben möge die reiche Ausbildung der Blattpolster werden, welche ein Erbstück von den Sequoien her sind und latent die Entstehung der Schuppen mit sich tragen, die hier in diesem Aste nicht realisiert ist. Am Ende jedes Triebes stehen verkürzte Schuppenblätter mit deutlichem Polster. Diese Art der Beblätterung ist bei den Sequoien ja auch ausgeprägt. Die Seitentriebe haben schon an so jungen Stadien die deutlichste Dorsiventralität der Beblätterung durch Scheiteln und Verdrehen der schmalen Blattgründe.

Später werden die Seitenblätter ausgeprägter ungleichseitig als die das ebenfalls schon andeutungsweise zeigenden Blätter der Haupttriebe. Die Blätter sind sichelartig gebogen und stark verlängert.

Betrachten wir den Grund der Nadeln, so können wir in der ungleichseitigen Ausbildung des Grundes die Drehung der Nadeln mit dem breiten Grunde, wie ihn *Sequoia* zeigte, wieder erkennen. Wir haben hier aber ein Verkümmern der umgewendeten Seite und damit ist der Stiel angedeutet.

Betrachten wir den Querschnitt der noch nicht verbreiterten Blätter, so finden wir erstens die Oberseite über dem Mittelnerven noch eingebuchtet, wie das ja bei dem Ausgangspunkt unserer Betrachtung ebenfalls so war. Es ist bereits eine strikte Gliederung in Oberseite und Unterseite durchgeführt. Die Unterseite trägt reichlichst längs gestellte Spaltöffnungen. Das Mesophyll hat eine Gliederung in Palissaden, die auf der Oberseite stehen, und in Plattenschwammparenchym durchgeführt. Das alles ist aber nicht ins Extrem getrieben. Es ist so, wie wir das etwa bei *Abies* fanden. Sklereiden sind nicht zugegen. Das Bündel hat auf der Phloemseite einen kleinen Sekretgang. Das Bündel ist nicht sehr stark verbreitert. Die Scheide ist nicht zu erkennen. Das Transfusionsgewebe ist deutlich an den Flanken des Holzteiles angesetzt. Man erkennt schon hier sehr deutlich sein Durchwobensein mit Paren-



chym. Es grenzen viele tote Zellen mit Wandeffiguration an Parenchymelemente.

Besieht man sich die Blätter etwas weiter oben oder an den Seitenzweigen, so erkennt man schon einige Umwandlungen in den noch nicht übergrößerten und verbreiterten Bildungen. Auf dem Holzteile hat sich eine parenchymatische Falte aufgeworfen. Dieser Falz mag wohl aus mechanischen Umständen seine Entstehung genommen haben. Ebenso ist der Rand als Wulst nach unten vorgewölbt. Im Mesophyll ist die Bildung der Palissaden deutlicher.

Noch mehr ins Extrem werden diese Dinge bei den breiten, langen Blättern getrieben. Das Bündel wird hier vergrößert. Das Transfusionsgewebe ist immer noch an den Flanken, es hat aber keine besondere Betonung erfahren. Die wesentlichsten Wandlungen ergreifen das Mesophyll. Die Oberseite ist in die schönsten Palissaden umgewandelt. Das Mesophyll ist stark in die Länge gestreckt. Zur Festigung der Nadel sind die schönsten knorrigen Idioplasten eingestreut. Während die Wände der Palissaden von Oxalaten verschont bleiben, sind die des langgestreckten Plattenparenchyms dicht damit besät. Gegen die Stomata zu werden die Zellen andersartig geformt, etwa so, wie es die normalen Schwammparenchymzellen sind. Besonders instruktiv für diesen Aufbau des Mesophylls sind Längsschnitte quer zur Breitseite. Hier sieht man überzeugend den Plattenaufbau. In den Idioplasten findet man eine ausgeprägte Schichtung der Membran, die deutlichst einen Wechsel doppelbrechender und nicht doppelbrechender Lamellen erkennen läßt.

Wir finden hier im Blattbau Dinge, welche uns ungemein an die *Podocarpeae* erinnern.

Die Keimblätter von *Cephalotaxus* sind breit und groß, sie bleiben zumeist im Samen haften, nur selten breiten sie sich aus. Die ersten Blätter sind wie gewohnt nach HICKEL (39) gegenständig und kurz. Erst allmählich kommen die großen Nadeln. Wir können hier also schon die Kotyledonen von *Torreya* angedeutet sehen. Von den

#### *Taxae*

standen mir in reichster Auswahl Keimlinge von *Taxus baccata* zur Verfügung. Die Keimblätter sind hier in Zweizahl vorhanden. Auf sie folgen die Primärblätter. Zwischen den einzelnen Stücken bestehen da in der Blattstellung gewisse Unterschiede. Es gibt

Stücke, bei denen die Nadeln in zweigliedrigen Wirteln genau gekreuzt sind. Es können so bis vier Wirtel sein. Während die ersten Blätter nur wenig von der genauen Gegenständigkeit abweichen, wird das immer stärker, je weiter wir nach oben kommen. Bei anderen Stücken ist der Übergang in die sechszeilige Stellung eher gewährleistet.

Mit der Verdrehung geht das Auseinanderrücken Hand in Hand. Wir kommen also wie so oft aus der  $\frac{1}{2}$ - zur zerstreuten Stellung.

Schon äußerlich machen sich gewisse Wandlungen der Blätter geltend. Zunächst war oben eine Furche, dann kommt die Rippe heraus. Der anfangs nur undeutliche Stiel der Nadel wird immer besser. Das kaum vorhandene Polster kommt langsam etwas heraus, obwohl es nur rudimentär in Erscheinung tritt.

Die Keimblätter machen eine gewisse Ausnahme unter den Koniferen. Sie haben die Spaltöffnungen auf beiden Seiten. Die Gliederung in Palissaden und Plattenparenchym ist zwar angedeutet, aber noch nicht straff durchgeführt.

Als Besonderheit sei das Fehlen jeglichen Harzanges erwähnt, wie bei der erwachsenen Pflanze. Das Mesophyll hat ganz Plattenbau.

Um das Bündel herum ist die Scheide leidlich zu erkennen, der Holzteil ist von der gewohnten Gestalt. Das Transfusionsgewebe ist seitlich angelegt. Es ist nicht stark ausgeprägt.

Die Eibenblätter sind kein sehr weit spezialisierter Typ. Es ist ungefähr die Organisation der jungen Nadeln von *Cephalotaxus*. Eine Furche sitzt auf der Oberseite, daselbst fehlen bei dem erwachsenen Blatte die Stomata. Auch der Rand ist etwas heruntergekrümmt, aber nicht so wulstartig. Die untere Epidermis ist an der Außenwand gebuckelt. Das Mesophyll besitzt die Gliederung in Palissaden oben und langgestrecktes Plattenparenchym in der Mitte. Dieses hat auf dem Querschnitte Interzellularen, wodurch allmählich eine Ausbildung wie bei den Dikotylen angebahnt wird. Es ist also die Gliederung ganz so wie dort, eher noch etwas weiter getrieben in der Ausbildung eines normalen Schwammparenchyms. Die Längsschnitte ergeben völlig den Plattenbau. Zwischen den Palissaden sind auf dieses zu Trichterzellen, dann in der Richtung der Quere gestellte Zellen eingeschaltet. Es macht den Eindruck, als ob eine Gliederung in Trichterzellen und Leitzellen angebahnt würde.

Das Bündel hat auf beiden Flanken ein Transfusionsgewebe von der bei *Cephalotaxus* geschilderten Art. Es hat eine Wandeffiguration von Ringen und Spangen. Die Entwicklung ist eher besser als dort. Die Scheide ist nur nach oben über dem Siebteile kenntlich, im Holzteile nicht. Dieser ist nicht durchflochten mit Parenchym.

Besonders typisch sind Flächenschnitte. Hier sieht man deutlich den Ansatz der Längszellen des Mesophylls an das zum Teil mit Netzverdickungen versehene Transfusionsgewebe.

Beim Studium dieser Bilder kann man in Versuchung geraten, das sekundäre Holz als mit dem Transfusionsgewebe analog oder vielleicht sogar homolog zu setzen. Bekanntlich wachsen die Bündel im Stamme der Angiospermen nicht so, daß von den zentralen Holzprimanen die Entwicklung nur nach vorne ginge, sondern es bildet sich, wie CHAUVEAUD zeigte, eine Entwicklung nach der Seite heraus (CHAUVEAUD, 19). Die so entstehenden kürzeren Zellen haben dieselbe Gestaltung wie das Transfusionsgewebe. Man muß sich nur die Lösung der Querwände der kurzen Glieder vorstellen und man hat ausgesprochene Tracheen.

Um das Bild der Entwicklung von *Taxus* zu vervollständigen, möge nur noch angeführt werden, daß die primären Nadeln sich nicht nur äußerlich, sondern auch anatomisch als einfacher erweisen. Vornehmlich gilt das von dem Schwammparenchym. Dieses hat noch völlig in den undeutlichen Palissaden die Gestalt wie etwa bei *Abies*.

Das Betrachten des Blattgrundes läßt bei *Taxus* einen deutlichen Stiel erkennen, der gegen das Polster abgesetzt ist, also aus dem Blattgrunde stammt, ähnlich wie bei *Abies*.

Die sonst *Taxus* ähnlichen Nadeln von *Torreya* zeigen den Stiel wie *Cephalotaxus*; der Absatz gegen das Polster fehlt. Man könnte hier diese Gattung dazwischenstellen.

Die Nadeln von *Torreya grandis* sind denen von *Taxus* ungewein ähnlich. Sie haben aber den Harzgang wie *Cephalotaxus* und die deutlichen Streifen auf der Unterseite. Im Mesophyll macht sich ein Durchlochen der Platten geltend. Der Rand greift weit nach unten herein, ohne eine Wulst zu bilden. Die hypodermalen Fasern sind deutlich. Idioplasten fehlen. Die Nadel steht somit in vielen Dingen zwischen *Cephalotaxus* und *Taxus*. Das Palissadengewebe ist deutlich wie bei ersterem. Nicht unerwähnt dürfen die

hypogäen Kotyledonen sein. Aber wir werten diese wie bei *Ginkgo*, manchen *Araucarien* und *Cycas* als eine Ableitung aus.

Nachdem wir diesen Ast erledigt haben, möchten wir uns nun den

### ***Podocarpeae***

zuwenden. Wir beginnen mit *Saxegothea*. In der Gestaltung des Laubes finden wir äußerlich an den erwachsenen Nadeln, welche wir allein untersuchen konnten, wenig Unterschiede von den Nadeln der Eibe.

Das Bündel besitzt auf der Siebteilseite einen einzigen Harzgang. Der Aufbau des Bündels mit seiner unkenntlichen Scheide und seinem seitlichen Transfusionsgewebe ist uns nichts Absonderliches.

Die Epidermis hat oben keine Stomata und einen Belag von hypodermalen Fasern. Die Rippe ist erhaben. Es hat das Mesophyll eine ganz andere Ausbildung erlangt. Das Plattenparenchym ist in sehr große inhaltsarme Zellen umgewandelt, welche das Bündel rechts und links flankieren. Das Transfusionsgewebe ist nur wenig reichlich entwickelt und nimmt gegen die Spitze des Blattes zu. Nach oben sind daran die wenig ausgeprägten, sehr chlorophyllreichen Palissaden und unten das gewöhnliche Schwammparenchym angelagert. Wir sehen, daß das Blatt in der Ausbildung des Mittelgewebes vom Bündel zu den *Podocarpeae* überleitet. Mit Recht hat man das Gewebe vom Transfusionsgewebe unterschieden (THOMAS, 10—12) und hat es Mitteldiachym oder Hydrostereom genannt. Es sind die Zellen wie angeschwollen und könnten als Wasserspeicher wirken. Sie vermitteln den Anschluß des Palissadengewebes durch Schwammparenchym und der Mesophyllschichten der Unterseite durch ebensolches Gewebe. Das Bild ist ganz eigenartig, besonders wenn man Längsschnitte ansieht. Verholzte Zellen konnte ich in dem Mitteldiachym nicht finden. Zwischen diesen Zellen ziehen einige lebende chlorophyllhaltige schmale lange Zellen, die Urform von „Geleitzellen“. Das ganze Gewebe ist ein Ersatz für die Nervatur der Blätter.

In der Gestaltung der Nadeln der auch sonst in den generativen Organen sehr an die Sequoien erinnernden *Saxegothea* hatten wir einen für die *Podocarpeae* ziemlich einfachen Typ. Sehen wir von den zur Schuppenbildung führenden Entwicklungsbahnen ab, so können wir innerhalb der Gattung *Podocarpus* die Bildung großer Blattflächen beobachten. Da wir geneigt sind, aus den *Podocar-*

*peae* (wohlgemerkt natürlich nicht aus *Podocarpus* selbst) die *Gnetaceae* abzuleiten, so mußten bei genauem Hinsehen manche interessante Beziehungen zu erwarten sein. Wir können vielleicht Anschauungen gewinnen, wie sich aus der Nadel der Koniferen das Laubblatt entwickelt haben könnte, womit natürlich nicht gesagt sein muß, daß es sich bei der Wandlung von *Araucaria*-Abkömmlingen geradeso entwickelt habe.

An *Saxegothea* können wir Typen wie *Podocarpus Totara* im Blattbau gut anreihen. Wie bei allen Arten in mehr oder minder ausgeprägtem Maße besitzen die Nadeln eine gewisse Starrheit.

Diese wird durch einen kräftigen Panzer hypodermaler Fasern bedingt, die außer unter den Stomata das gesamte Blatt umziehen. Die Unterseite und Oberseite ist deutlich vorhanden. Die Oberseite ist glatt und läßt die Rippe vermissen. Auf der Unterseite stehen in zwei Streifen die Spaltöffnungen.

Der Aufbau der Mesophylls hat noch den Plattencharakter gewahrt. Auf der Oberseite stehen die deutlichen, aber nicht langen Palissaden, unten die Schwammparenchymzellen. Die Mitte der Platten nehmen lange, wenig Chlorophyll führende, große, platte Zellen ein. Nur vereinzelte sind bleich und haben etwas dickere Wände, und runde Löcher durchsetzen die Platten. Der Längsschnitt ergibt ein Bild, das kaum von *Cephalotaxus* verschieden ist. An die Plattenzellen schließen Trichterzellen und schmalere, langgestreckte Zellen gegen die Oberseite an. Von einem Mitteldiachym kann noch keine Rede sein.

Das Bündel ist in die Längssäule eingebettet. Die Scheide des verbreiterten Bündels ist undeutlich. Auf dem Siebteile liegt ein Harzgang. Das Xylem ist breit und an den Seiten mit einem Transfusionsgewebe bedeckt. Dem Bau nach also ist die Nadel eher einfacher als *Saxegothea*.

Die nächste Etappe wird etwa von den ebenfalls noch nicht überlange Nadeln führenden *P. discolor* wiedergegeben. Diese haben nur wenig größere Länge, aber doch schon eine merkliche Verbreiterung. Das Bündel ist stark verflacht, über dem Xylemteile finden wir die Furche der Primärnadeln der Eibe. Das Mitteldiachym ist in der Mitte mit Zellen ohne Grün und mit stark verdickten Wandungen versehen. Die Tüpfel sind noch einfach. Das ganze Gewebe hat sichtlich zugenommen, ohne daß das Transfusionsgewebe verstärkt wäre. Das Mitteldiachym ist hier Festigungs- und Leitgewebe noch ohne scharfe Gliederung der Zellen.

Die Verdickung der Mittelzellen fällt besonders auf dem Längsschnitte auf. Das Transfusionsgewebe hat die Netzeffiguration und ist deutlich als eine Verbreiterung des Xylems und auf der Unterseite des Phloems zu erkennen.

Zwanglos lassen sich Gestalten wie *P. koreanus* angliedern. Das Bündel der nun völlig blattartigen Nadeln von 5 cm Länge und 0,5 cm Breite ist wesentlich verbreitert. Die Mittelrippe ist nach oben hervorgehoben. Im Holzteile des Bündels erkennt man das Durchweben mit Parenchym wie durch Markstrahlen auf dem Querschnitte, die sich auch in das Phloem fortsetzen. Der mittlere Harzgang ist verkleinert und zwei auf die Seite geschobene Harzgänge begleiten ihn. An die Siebteilseite setzen vereinzelt Bastfasern an.

Das schon bei den vorigen Arten umgebogene Transfusionsgewebe ist deutlich V-förmig. In die Öffnung sind die Phloemfortsätze eingeschlossen. Die Wände der Tracheiden haben eine schöne netzige Effiguration. Gegen das Mitteldiachym sind sie von einer Lage Parenchym umgeben. Wir haben wieder das Anhängen von lebenden Zellen an die toten Elemente.

Das Mitteldiachym ist nun sehr stark und lang. Es ist deutlich gegliedert. Die Mitte nehmen die stark verdickten und verholzten „Tracheiden“ ein. Während ihre Längswände keine Tüpfel haben, sind sehr schöne Hoftüpfel an der Berührung mit anderen ihresgleichen auf den schiefen Wänden vorhanden. Ab und zu sind die Platten von Löchern durchsetzt.

An diese Tracheiden des Mitteldiachyms setzen die „Geleitzellen“ desselben an. Es sind die langgestreckten grünlichen Parenchymelemente. Dann kommen kürzere Zellen und das Trichter- gewebe gegen die langen Palissaden der Oberseite. Das Schwamm- parenchym ist unten wenig entwickelt.

Betrachtet man aber die Längsschnitte, so kommt der Platten- aufbau sofort heraus.

Im Wesen gleich, nur noch viel größer und besonders in der Tüpfelung der Tracheiden des Mitteldichyms viel schöner sind die Blätter von *P. macrophyllus*. Besonders schön ist das V-förmige Transfusionsgewebe und die Tüpfelung der „Tracheiden“ des Mitteldiachyms gegen die es umgebenden Parenchymzellen, die vielleicht die alte Gefäßbündelscheide sind. In ihnen ist deutlich eine offene Verbindung infolge Durchbrechens der Tüpfelmembran zu erkennen. Diese Bildung von „Tracheen“ sehr unvollkommener Ge-

staltung werden wir bei den *Gnetaceae* deutlicher sehen. Das Bündel ist noch mächtiger und im Siebteile kommen Bastfasern in regelmäßiger Folge heraus. Diese Vergrößerung und Verbreiterung des Bündels ist vielleicht eine Vorstufe für die Zerteilung. Die Längsschnitte, besonders Flächenschnitte, geben uns ein ganz ungewohntes Bild. Die einzelnen Platten anastomisieren.

Eine noch weitere Verwicklung besitzen die Blätter von *P. polystachys* und die über 20 cm langen und 1,5 cm breiten Blätter von *P. Rumphii*.

Das Bündel erscheint keilförmig, so daß es die breite Oberseite nach oben wendet. In den Nerven sind große Steinzellen mit verholzten Wänden eingestreut wie bei *Gnetum*. Die Verdickung derselben ist aber nicht extrem. Der Siebteil ist V-förmig. Das Xylem hat also im Mittelteil die Längsleitung zu versehen. An das Xylem ist ein hakiges Transfusionsgewebe angeschlossen, dieses umhüllt Harzgänge. Die Siebteile sind nach unten vorgewölbt.

Das Mitteldiachym hat den gleichen Bau, nur sind gegen die Palissaden und auch gegen die Stomata große dicke Zellen eingeschaltet, wie wir sie bei *Saxegothea* fanden. Wir werden in ihnen weniger Festigungsorgane als vielmehr Wasserspeicher sehen.

Führte diese Art der Entwicklung zu einem sehr vollkommenen Typ, der etwas für sich darstellt, so ist der andere durch *P. neriiifolia* dadurch gekennzeichnet, daß hier das Transfusionsgewebe, also Abzweigungen des Gefäßbündels bzw. der Gefäßbündelsäule in Erscheinung treten. Von diesem Typ ist die Ableitung der Blattnerven ohne weiteres möglich.

Betrachten wir das deutlich dorsiventrale, breite sichelige Blatt dieser Art, so fällt die Weichheit unter den *Podocarpeae* auf.

Das Bündel ist ganz eigenartig. Der Xylemteil ist deutlich in einzelne Züge aufgelöst und weitgehend von Parenchym durchspinnen. Auf der Rückseite erscheinen Fasern ebenso wie unten auf dem Siebteile. Die Scheide ist unter ihnen auf der Oberseite kenntlich. Es erfolgt nun ein Anschluß von Tracheiden mit Netzeffiguration, die das Blatt auf beiden Seiten etwa die halbe Breite durchziehen. Sie sind ziemlich langgestreckt und deutlich behöft, vielreihig getüpfelt, wie man das von Tracheengliedern fordert, aber eine Verschmelzung der Zellen fehlt. Das Transfusionsgewebe ist von ebenfalls langgestreckten parenchymatischen Elementen durchsetzt. Auf der Siebteilseite ziehen ebensolche langgestreckte Leitellen mit Plasmahalt. Beiderseits lagern die derben dicken

Steinzellen mit Tüpfeln, wie wir sie oben geschildert haben. Sie gehören dem Mesophyll an. Dieses kommt erst in der zweiten Hälfte des Blattes zur Ausbildung einer Andeutung eines Mitteldiachyms. Die Palissadenzellen und das Schwammparenchym setzen beiderseits auf die Transfusionsgewebe auf.

Sehr instruktiv sind die Bilder der Längsschnitte. Während man am Rande den Plattenbau mit den langen Zellen in der Mitte, den Steinzellen am Rande und den Palissaden fast auf beiden Seiten deutlich erkennen kann, ist dergleichen in der Zone des Transfusionsgewebes nur außerhalb zu bemerken. Das Durchwirken mit Parenchym kommt am Rande des Transfusionsgewebes so zustande, daß Gruppen von Tracheiden entstehen. Wir haben somit schon die Andeutung der Nerven.

Von einer solchen Entwicklung zum Fiedernervblatt, wie es bei *Gnetum* verwirklicht ist, ist nur ein kleiner Schritt. Wir möchten diese Bildung als eine Möglichkeit der Entstehung der Nerven bei *Gnetum* auffassen und darin einen neuen Beweis für die Abstammung dieser Familie aus dem Grunde der *Podocarpeae* erblicken.

Auch hier erweist sich wieder der Grund der Nadeln als ein gutes Verknüpfungsmittel. Bei *Saxegothea* ist deutlich die Verdrehung des Grundes der anisomeren Nadeln zu erkennen. Diese sind in den Grund gezogen, ohne gegen das Polster deutlich abzusetzen. Es gehen nun drei verschiedene Entwicklungen bei *Podocarpus* aus. Die eine behält diese primitive Gestaltung bei, die anderen untersuchten *Podocarpus*-Arten außer *P. neriifolius* bekommen einen immer deutlicheren Stiel. Dieser geht aber unverkennbar aus dem Grunde des Blattes hervor und ist nicht gegen das Polster abgesetzt. Die Drehung wird trotzdem noch von dem Blattgrunde mit übernommen.

Über die Keimung der *Podocarpus*arten ist unter anderem eine Abbildung bei PILGER (3) zu finden. Es sind zwei Kotyledonen vorhanden. Diese sind, sofern sie nicht reduziert sind, genau einander gegenübergestellt. Die späteren Blätter erlangen langsam die zerstreute Stellung.

Es gibt noch eine dritte Entwicklung bei den *Podocarpus*arten, nämlich die zur Schuppenbildung. Wir wollen diese aber nicht hier, sondern bei

#### *Dacrydium*

abhandeln, da dieses uns wenigstens als Herbarmaterial zugänglich war.



Die Zweige entwickeln sich wie bei *Sequoia*, unter Vergrößerung der Polster verkümmern die Nadeln. Bei *Dacrydium cupressiforme* sind sie etwa wie bei *Sequoia*. An der Keimpflanze sind sie pfriemlich (PILGER, 3) allseitwendig mit breiter Basis aufsitzend, abstehend und über 1 cm lang; dann bei weiterem Wachstum werden die Blätter allmählich kürzer dreiseitig, dichter stehend und schließlich übereinandergreifend; sie sind nur 2 bis 3 mm lang.

Bei *D. cupressiforme* ist die Nadel etwa von der Gestalt der *Sequoia*. Die Fasern unter der Epidermis sind jedoch über der Mittelrippe und an den Rändern stark geblieben. Die Stomata sind auf der Oberseite der Nadel vorhanden, die Umwandlung ging also von der Primärnadel aus. Dieses Erhaltenbleiben der Spaltöffnungen auf der Oberseite ist uns im Hinblick auf *Ephedra* sehr wertvoll. Im Innern der Nadel macht sich eine weitgehende Verkümmern des Bündels geltend. Ein Transfusionsgewebe fehlt. Der Plattenaufbau des Mesophylls ist gut erhalten, ohne daß eine regelrechte Gliederung vorhanden wäre. Das Bild gleicht bis in Einzelheiten dem von *Sequoia* und von dem nur einfachen Bündel abgesehen auch sehr dem der Nadeln von *Ephedra*.

Das Betrachten von Abzügen der Haut ist ganz eigen. Die Unterseite hat nämlich die Stomata völlig verloren, nur gegen den Grund zu kommen sie zum Vorschein. Es ist, als ob nur die Spitze einer *Podocarpus*-Nadel erhalten geblieben wäre. Der Randwulst und die Mittelrippe sind bekanntlich daselbst verschmolzen. Auch der Abgang der Nadel aus dem Stämmchen geschieht hier wie bei *Sequoia*, ohne daß ein Transfusionsgewebe von dem Bündelchen abginge, wie das bei den *Cupressineae* mit Schuppenblätter der Fall ist. Wir sehen hier wieder bei größter äußerer Ähnlichkeit doch die durch die Konvergenz bedingten Unterschiede. Mit *Cryptomeria* dagegen hat die Nadel das Zusammenpressen an den Flanken gemeinsam.

Die Keimungsgeschichte der Dakrydien ist gut bekannt (PILGER, 3) und enthält manche Parallele zu den *Cupressineae*. Die Jugendform von *D. intermedium* hat deutlich hängende Zweige mit langen Blättern. Es ist möglich, daß diese Form zum Fruchten kommt. Zumeist kommen jedoch die Schuppenblätter vorher als Altersform heraus.

Bei *D. Bidwillii* zeigen die Jugendformen und (ähnlich *Callitris*) die unteren Zweige älterer Stücke abstehende linealische 5 bis

9 mm lange Blätter. Die alten Stücke führen nur die Schuppen. An einzelnen Ästen finden sich Übergänge. Besonders scharf ist der Unterschied bei *D. Kirkii* und verwandten Stücken. Die unteren schroff gegen die oberen abgesetzten Zweige tragen 3 cm lange Nadeln. Die oberen Zweige sind dicht büschelig gehäuft und haben nur eng angepreßte Schüppchen von 2 mm. Wir könnten uns von solcher Gestaltung leicht die Phyllocladien von *Phyllocladus* ableiten. Wir haben hier schon die Kurztriebe mit anderer Benadelung.

Daneben gibt es jedoch auch noch Arten, welche lange oval-lanzettliche Nadeln besitzen, die am Grunde gebogen sind (*D. taxoides*). Also erinnern sie an eine Organisation, die an *Saxegothea* anklingt.

Wir halten uns bei der Schilderung dieser engbeschuppten Arten an die uns zur Verfügung gewesene *Dacrydium Franklini*.

Die eigentliche Nadel ist fast völlig verschwunden. Es bleibt eigentlich nur die Spitze und der zentrale Harzgang übrig. Das innere Gewebe ist sehr porös. Ein Bündel ist nur mehr im untersten Teile angedeutet. Wir brauchen uns nur die Internodien gestreckt zu denken, dann bekommen wir ein Bild, das stark an *Callitris* anklingt. Da die Zweige hier rund sind, so ist die Ähnlichkeit mit *Frenela* sehr groß, die ebenfalls in der Jugend direkt equisetoid aussieht.

Von der sehr ähnlichen Gestaltung von *Ephedra* würde dabei allerdings das fehlende Polster letzterer einen Unterschied ausmachen. Sehr große Ähnlichkeit liegt bei *Pherosphaera* vor.

Aus dieser Entwicklungsgeschichte dürfte mit Deutlichkeit das Verlieren der Dorsiventralität hervorgehen. Wir sehen, wie die Jugendform dieselben hängenden Seitenäste hat wie die meisten anderen *Podocarpeae*, aber es wird die Folgeform hier eben durch die anders geartete Verteilung der Assimilationsgewebe erreicht, die Blattpolster treten hier in Erscheinung.

Eines aber unterscheidet die Entwicklung der *Dacrydiumreihe* schroff von den *Cupressineae*. Es gibt wie auch bei *Sequoia gigantea* keine Wirtelung. Die Entwicklung muß also aus der zerstreuten Stellung hervorgegangen sein. Es ist nun wieder sehr merkwürdig, wie bei *Dacrydium Franklini* die Wirtelbildung durch Annähern der Paare fast erreicht wird. Das Gesetz der Irreversibilität kommt wieder in den kleinsten Dingen heraus.

*Microcachrys* hat dagegen wirtelige Schuppen, es ist eine andere Entwicklung.

*Arthrotaxis* unter den *Taxodiae* scheint ähnliches zu haben, doch können wir uns hier nur auf Abbildungen berufen.

Wie bei den *Cupressineae* haben wir bei den *Podocarpeae* ein schlagendes Beispiel, wie die fixe Lichtlage nun auf einem neuen Wege wieder erreicht wird, nämlich durch die Bildung von Polsterphyllocladien. Die Keimgeschichte führt hier deutlich von unscharfer Dorsiventralität über Rutensprosse zu „Blättern“.

### *Phyllocladus*

Die Keimgeschichte ist von HOOKER (16) und GEYLER (16a) genauer beschrieben, Abbildungen finden sich in leicht zugänglicher Form bei GOEBEL (14) und LOTSY (13). Die Keimpflanze trägt zunächst gewöhnliche, äußerlich dorsiventrale Blätter. Offenbar ist die zerstreute Blattstellung vorhanden. Bleiben wir zunächst beim Hauptsprosse. Je weiter wir nach oben kommen, desto mehr kommen, wie besonders die von LOTSY kopierte GEYLERSche Abbildung zeigt, die Polster zum Vorschein. Wir haben eine Organisation des Rutensprosses. In den Achseln der noch flachen Stengelblätter kommen Seitentriebe heraus. Diese sind zunächst quer zum Lichte gestellt, erst spätere stellen sich steil aufrecht. Auch hierin gleichen die Dinge völlig denen von *Widdringtonia* und *Callitris*. Die ersten Seitentriebe sind im Wesen auch denen von den genannten *Cupressineae* analog. Deutlich erkennt man den Aufbau aus Schuppen, Polster und Sprossen. Der Grund der Polster bildet immer mehr eine Einheit mit der Rinde des Triebes. Wir möchten dabei am liebsten einen Vergleich mit *Frenela (Callitris) rhomboidalis*-Keimlingen ziehen. Die Verschmelzung wird immer stärker und zugleich der ganze Seitensproß verkürzt. Es muß sich so ein Gebilde herausbilden, das völlig Blattart vortäuscht und ja in physiologischer Hinsicht auch hat. Es kommt nun die aufrechte Stellung heraus. Die Tragblätter am Stamme sind ebenso wie bei den Flachtrieben am Grunde etwas größer, später werden sie kleiner, die anfangs grünen Schuppen werden zuletzt kaum kenntliche Spitzchen.

Wir wollen nunmehr einen fertigen Flachsproß genauer betrachten, wobei wir nebenher erwähnen, daß er gelegentlich wieder in einen allseitigen Rutensproß zurückschlagen kann, von dem er

ja am Grunde ausgeht. Besonders das Eingehen auf die Anatomie ist wertvoll.

Beginnen wir am Grunde eines solchen Flachsprosses, so sehen wir nach den Seiten zwei laterale Bündel abgehen. Diese tragen außen ihren Harzgang und einige Bastfasern, wie uns das bei den Blättern der *Podocarpeae* auch geläufig ist. Tatsächlich führt dieses in ein rudimentäres Blatt. Dieses hat seine Unterseite kräftig entwickelt und paßt gut in die Entwicklung der Schuppen der *Podocarpeae* hinein. Man findet auf den Blättern nur selten Stomata. An der Hauptachse beobachtet man deutlich die Harzgänge auch nach der anderen Seite abgehen, es werden aber nur sehr selten Ansätze zu Blättern gemacht, die in dieser Richtung verlaufen. Sie können gelegentlich als Buckel herauskommen. Das, was von den Blättern sich aber kräftig entwickelt, ist der Polsteranteil. Diese Polster der Blätter und die Seitentriebe verwachsen kongenital miteinander und geben jenes eigene Gebilde ab.

Die Blattnatur der Lateralbündel ist deutlich durch das bei *Ph. alpinus* vorhandene Transfusionsgewebe zu erkennen. Es ist nicht in den Hauptbündeln und in den rudimentären Blättern vorhanden. Nach den Bildern bei LORSY (13) (3, I, 92) zu schließen, ist es seitlich vom Xylem und biegt nach hinten um. Von einem zentripetalen Holze ist auch hier keine Rede. Bei *Ph. trichomanoides* konnte ich es nicht finden. Das Hadrom ist deutlich mit Parenchym durchflochten. Beim Betrachten der Schnitte findet man auch etwas verdrehte Lateralbündel, es sind das scheinbar die Reste von den Blättern des anderen Wirtels. Die Palissaden sind bei *Ph. trichomanoides* deutlich zu erkennen. Sie können bei seitlicher Lage einseitig entwickelt sein. Im Inneren des Gewebes finden wir eine deutliche Umbildung des Mesophylles. Es treten die umfangreichen Zellen auf, wie wir sie bei *Saxegothea* geschildert haben. Besonders die Flächenschnitte lassen diese Zellen prachtvoll hervortreten. Gleichzeitig erkennt man auch den Plattenaufbau des Mesophylles, der uns in den ursprünglichen Typen immer wieder zu Gesicht kam.

Die Epidermis hat jene eigenartigen Hörner, wie sie uns von den *Podocarpeae* bekannt sind. Aus dem Bau derselben ist kein tieferer Einblick in den Bau des *Phyllocladiums* zu erlangen.

Wollen wir also die Entwicklung von *Phyllocladus* verstehen, so müssen wir auf die Gestaltung von *Callitris* zurückgreifen. Die Gestaltung erklärt sich als ein Verschmelzen der aufrecht gestellten

Seitentriebe. An ihrem Aufbau sind besonders die Blattpolster beteiligt, die sind mit den Verzweigungen zusammen zu einem System verschmolzen, das in seiner Anatomie und an seinen Schüppchen den Aufbau erkennen läßt. Es handelt sich also nicht schlechthin um ein *Phyllocladium*, das ja aus Sprossen allein entstanden ist, sondern aus einem Sproßsystem *und* Blattpolstern, die kongenital verschmelzen. Auf einen Umstand müssen wir aber hinweisen: Die Entstehung erfolgt nicht aus Wirteln, sondern aus einer zerstreuten Blattstellung heraus. Ein Blick auf jedes *Phyllocladium* läßt uns das mit Leichtigkeit erkennen. Besonders sind hierzu solche geeignet, die die Gestalt gefiederter Blätter haben. Hier ist an den Blattstielen auch das Herunterlaufen der Polster leicht erkenntlich.

Eine ganz eigene Entwicklung hat die Gattung *Acropyle* genommen, die uns leider nur als Abbildung zugänglich war. Wir haben hier schuppenförmige Blätter an den Langtrieben. Daneben kommen aber ganz eigene Polsterphyllocladien vor. Offenbar ist die Bildung der Blätter hier aus den mächtig vergrößerten Polstern hervorgegangen und stellt zweizeilige sichelförmige Anhängsel des Zweigleins dar, die mit breitem Grunde sitzen.

Organographisch läßt sich hieran am besten

### ***Sciadopitys***

angliedern. Dabei ist aber, wenn man nur die Zapfen ansieht, sofort zu erkennen, daß das keine phyletische Verkettung ist. In dieser Hinsicht gehört sie zu *Cunninghamia* an den Grund. Es fehlen nur die Zwischenglieder, weshalb wir die Behandlung nun erst vornehmen, wo sie organographisch durch Analogie verständlich wird.

In den Nadeln ist diese Gattung einen ganz eigenen Sonderweg gegangen. Leider stand uns kein eigenes Keimlingsmaterial zur Verfügung und wir müssen zur Literatur greifen, die uns nicht alles bringen kann. Wie wir unter anderem GOEBEL (14) (I, 387 und 137) entnehmen, verläuft die Keimung so, daß auf die zwei Keimblätter nur wenige einfache zerstreut gestellte oder unten gequirlte Nadeln folgen.

Gute Abbildungen gibt wieder HICKEL (39). An diesen kann man mit ziemlicher Deutlichkeit erkennen, daß die Primärblätter zuerst gegenständig sind, dann scheinen aber Wirtel herauszukommen. An anderen Stücken sind die Primärblätter nur zu zweien vorhanden und dann gegenständig. Deutlich erkennt man weiter

die mächtige Entwicklung der Polster an den Schuppen unter dem ersten Kurztriebquirle.

Diese besitzen ein einfaches Bündel. Schon im nächsten Jahre verkümmern diese Primärblätter zu Schuppen, deren Querschnitt stark an die der Keimlinge der Kiefern, welche tief geschnitten sind, erinnern. Das Bündel ist aber *bei solchen Schuppen an höheren Stücken* zu verkümmert, um irgendwelche Folgerungen zu ziehen. Am Ende des Triebes kommen schopfig gehäuft die merkwürdigen Doppelnadeln heraus. Durch die Ausrandung und die zwei Bündel sind sie von ganz eigenem Gepräge. Die einfache Ansicht, daß es sich um eine Verwachsung von zwei terminalen Nadeln unter Erschöpfung des Kurztriebes handle, ist ebensowenig völlig zutreffend wie die Annahme von Phyllocladien. Es liegt die Wahrheit in der Mitte. Besonders zu denken gibt das Durchwachsen durch den Kurztrieb, was gelegentlich vorkommt (CARIÈRE, 22).

Die „Doppelnadel“ kann sich gabeln, ja sogar noch weiter teilen. Besonders ist hervorzuheben, daß am Ende ein Wirtel von kleinen Schuppen entstehen kann. Der Ausgang der Entwicklung der Pflanze war die allseitige Benadelung. Nun kam die Reduktion der Nadeln zu Schuppen, und zwar auf Hauptachse und Nebenachse. Es entwickelten sich die Polster ganz mächtig wie etwa bei *Callitris*. Das galt besonders für die Seitenachsen.

Die Schuppen trugen auf der Oberseite die Stomata, aber das verging mit der Rückbildung und dem seitlichen Zusammendrücken derselben. Dagegen entwickelten sich die Polster mächtig an den Seitentrieben. Sie streckten sich interkalar und der Seitentrieb erschöpfte sich in einem solchen Polster-Phyllocladium. Endlich obliterierte die Achse und wir haben die verwachsenen Blattpolster allein mit den beiden Schuppen an der Spitze. Auf der Unterseite des Polsters hatte sich mit dem Umlegen die Spaltöffnungen tragende Seite allein entwickelt, wofür wir ja auch z. B. in *Thujopsis* Beispiele in den Seitennadeln haben. Betrachtet man das ganze Gebilde genau, so kann man es ein kongenitales interkalares Vorwachsen von Nadelpolstern eines verkümmernenden Kurztriebes bezeichnen. Das Ganze ist durch dorsiventralen Bau zu einer „funktionellen“ Nadel geworden. Der Innenbau stimmt damit völlig überein. Auf der Oberseite, also etwa von dem ursprünglich über dem Phloem gelegenen Harzganze ab, ist das Mesophyll als deutlichstes Palissadengewebe ausgebildet. Diese

beiden Gänge bezeichnen den Rand. Der ganze andere Umfang hat das Mesophyll nicht so gewandelt. Das ganze Innengewebe ist von dem lockeren Schwammparenchym erfüllt. Zwischen den Bündeln liegen knorrige, an *Nuphar* erinnernde Idioplasten. Alle Gewebe sind also funktionell so gemodelt, wie es der „Nadelbau“ bei Dorsiventralität erfordert.

Das Bündel weist gar keine Besonderheiten auf. An das geschlossene Hadrom schließt sich beiderseits ein Transfusionsgewebe an.

In den auch später getrennten Spitzchen (den Schuppen möchten wir sagen) stehen sich je ein Harzgang und Phloemteil gegenüber. Vom Xylemteil sind nur die Kappen des Transfusionsgewebes vorhanden. Wie bei allen Nadelspitzen und den extrem zu solchen verkümmerten Schuppen fehlen die Spaltöffnungen. Bei der „Vereinigung“ des Grundes der Schuppen des Nadelpolsters erscheinen in einer tiefen Furche eigenartige Spaltöffnungen unter hochgehörnten Nebenzellen. Die Einzelbündel werden bis tief in dem Grunde des Kurztriebes nicht verschmolzen. Da wo die beiden Polster miteinander verwachsen sind, ist im Mesophyll oben eine Lücke, als ob ein hierher gehöriges Gewebe ausgeblieben wäre. Das ist die obliterierte Achse. Jedes Polster hat nun seine drei Harzgänge; einen großen etwas gegen die Flanke verschoben über dem Siebteile und zwei seitliche, wie sie bei den Primärnadeln uns später noch erscheinen werden. Nehmen wir das Bündel und die Harzgänge zur Orientierung, so wird uns die Doppelnadel etwas verständlicher. Der große Harzgang entspricht dem medianen der *Taxodieae* und von *Tsuga* usw., die beiden seitlichen den Randgängen der *Abietes*.

Die kräftige Entwicklung der Polster unter den Schuppen der Langtriebe stützt noch diese Ansicht. Im Prinzip haben wir die gleiche Gestaltung auf Lang- und Kurztrieben.

Fassen wir also unsere Auffassung von der Doppelnadel von *Sciadopitys* kurz zusammen, so reden wir von einem weitgehend (an Zahl der Schuppen auf zwei und bezüglich der Achse völlig) reduzierten *Polsterphyllocladium* nach Art des eben geschilderten *Phyllocladus*. Die Spitzchen sind die beiden Schuppen, die Nadel dagegen die Polster ohne Achse, nur selten kommt diese einmal heraus. Das Polsterphyllocladium hat die äußere und innere Differenziation einer Nadel soweit erreicht, daß die vollste morphologische und anatomische Dorsiventralität erreicht ist. Es wäre

möglich, daß die Formen, welche fossil in die Nähe zu *Voltzia* gerechnet werden, hier einige Klarheit bringen könnten.

Wir sehen hier eine Sonderbildung, die auf eine weite Ableitung hinweist und wohl Analogien mit vielen *Coniferales* bezeugt, ohne sich jedoch an eine Gruppe direkt anzuschließen. Es ist eine Entwicklung aus dem Grunde der *Urconiferales* mit langer Geschichte und ausgefallenen Zwischengliedern.

### ***Gnetales***

Damit hätten wir die Formenmannigfaltigkeit der eigentlichen Koniferen erschöpft und wenden uns nun den *Gnetales* zu, von denen wir besonders *Ephedra* betrachten wollen (MARKGRAF, 29), weil hier die Ähnlichkeit mit den Koniferen, besonders *Podocarpeae*, am größten ist.

Bei den erwachsenen Pflanzen der *Ephedra*-Arten finden sich zumeist keine ausgesprochenen Blätter und Nadeln. Wenigstens gilt das von den Formen, welche ich in Herbarien fand (*E. monostachya*, *E. distachya*, *E. major*, *E. helvetica*, *E. equisetifolia*). Betrachtet man sich aber die jungen Seitentriebe von *E. helvetica*, so findet man zwei deutliche Nadeln. Noch besser sind diese bei Formen von *Ephedra* „*distachya* L.“ aus Chile und Peru zu erkennen. Hier haben wir zwei lange, unverkennbare, zu zweien gestellte und wirtelig gekreuzte Nadeln. Es werden diese Formen wohl zu *Ephedra andina* gehören.

Unverkennbar sind diese Nadeln am Grunde mit Scheiden versehen. Die Rutensprosse der *Ephedra*-Arten gehören also zweifellos den Typen an, die *nicht* aus Blattpolstern gebildet wurden.

Wir wollen nun die Keimlinge betrachten und nachsehen, ob hier nicht irgendwelche Anhaltspunkte für eine Verkettung mit den Koniferen sich vorfinden. Wir nahmen aus naheliegenden Gründen solche von *E. andina*.

Wie bei allen Arten entstehen aus dem Samen zwei mächtige gegenständige Keimblätter. Diese haben eine große Ähnlichkeit mit denen von anderen Koniferen. Ihrer Konsistenz nach sind die abgeflachten Gebilde weich. Deutlich ist die ausgerandete Oberseite zu erkennen und die Gegend des Mittelnerven unten. Die Seiten der Unterhälfte sind schräg aufgekrümmt. Das Ganze erinnert an die Primärnadeln von Koniferen. Wenn man natürlich mit den Keimblättern in phyletischer Hinsicht etwas vorsichtig sein muß, so besitzen die Keimblätter von *Ephedra* doch eine ganze Reihe



von Eigenschaften, die sie unverkennbar in die Nachbarschaft der Koniferen stellt.

Das gilt zunächst von dem Vorkommen von Kristallen von oxalsaurem Kalke in der Epidermis unter der Kutikula. Diese Schicht liegt etwas von der wie gequollenen Innenlamelle entfernt. In der Aufsicht sieht die Epidermis der Keimblätter ganz fein punktiert aus. Besonders schön ist das Bild, wenn man die Nikols und dazu das Gipsblättchen Rotviolett I einschaltet. Das Bild gleicht völlig dem aller Koniferen und auch der Epidermis des Stengels und der noch zu schildernden sekundären Nadel von *Ephedra*. Auch bei *Tumboa* finden wir eine gleiche Ausgestaltung der Epidermen.

Für die Entstehung der Oxalatkristalle außerhalb der Zelle dürfte das Erscheinen von äußerst feinen Kanälchen in der gequollenen Lamelle der Epidermiszellen der Keimblätter nicht ohne Bedeutung sein. Am besten sieht man sie nach Behandeln mit 12% Salzsäure in der quellenden Innenwand der Epidermen der Keimblätter und Sekundärblätter. Die Bildung erfolgt also auch hier durch Porenwachstum unterhalb der Kutikula. Die Innenlamelle besteht aus Kollose und gibt in der Innenlamelle mit Jod direkt das Amyloidblau.

In der Epidermis der Keimblätter und auch der Folgeblätter, welche bei manchen Arten selbst zu vier stehen können, finden wir die eingesenkten Stomata von völliger Bauart der Koniferen. Es ist also hier nicht etwa die gewöhnliche Jugendform der Stomata vorhanden, sondern bereits die im Verwandtschaftskreise der Koniferen stereotyp festgelegte. Wir stehen nicht an, dieses Merkmal in dem Sinne einer Ableitung aus höheren Nadelhölzern nach Art der Ahnen der *Podocarpeae* zu verwerten. Die Stomata haben wie bei allen Koniferen keine Aufsatzringe auf der Seite der Eisodial- und Episthodialöffnung. In den Außenwandungen der Stomata waren weder bei Primär- noch Sekundärblättern Holzlamellen zu finden. Zum Vergleiche herangezogene Keimblätter von *Widdringtonia* waren vollkommen gleich in dieser Hinsicht gebaut. Die Angabe des Fehlens der Holzlamellen bei den *Podocarpus*arten in den Stomata der Keimblätter ist also gar nicht vereinzelt, sondern viel verbreiteter (KARNY, 1, MEZ, 8, PORSCH, 2).

Betrachtet man noch ältere Keimlinge von *Widdringtonia*, so findet man, nachdem schon der vierte Wirtel ausgebreitet ist, all-

mählich ein Verholzen der Wände, die zwischen die beiden Schließzellen eingeschaltet sind. Die Wände nach den Seiten haben dann kaum einen Hauch von Verholzung. Diese ergreift die oberen Teile eher als die unteren. Es handelt sich nach diesen Erfahrungen mit den Keimblättern um eine Verzögerung der Verholzung der Spaltöffnungen. Diese kommt bei den Keimpflanzen im allgemeinen verspätet, aber sie kommt. Hier bei *Ephedra* dagegen ist das Ausbleiben auch im Alter die Regel. Es ist also nur scheinbar eine größere Ähnlichkeit mit der Stammform. In Wirklichkeit handelt es sich um eine bei *Ephedra andina* ausgeprägtere Hemmung.

Das Mesophyll des Keimblattes und der auch hierin völlig gleichenden Sekundärblätter ist auf dem Querschnitte ziemlich einfach gebaut. Am Rande finden wir etwas kürzere Zellen, welche gegen die Nerven zu mit etwas längeren Zellen vereinigt sind. Der Verlauf der Längszellen ist offenbar schief. Interzellulärräume finden sich auf den Querschnitten nur wenige. Das Betrachten des Querschnittes allein erweckt falsche Vorstellungen, weil wir den Eindruck eines soliden Blättchens bzw. Nadel erhalten. Erst die Längsschnitte bringen hier Klarheit und zeigen unverkennbar die Ähnlichkeit mit den nadelig gewordenen Blättern der Koniferen.

Führt man die Schnitte nahe dem Rande, so wird der Plattenbau mit der Entwicklung des Palissadengewebes am Rande unverkennbar. Auch Schnitte, welche in der Zone der Bündel geschnitten sind, ergeben dasselbe Bild. Kommt man mit den Schnitten in die Zone zwischen die Bündel, so erinnert es ungemein an *Saxegothea*. Das Mesophyll ist in große Zellen ohne Chlorophyll umgewandelt. Das, was einen gewissen Unterschied gegen die Koniferen gibt, ist die schiefe Stellung der Platten. Die Sekundärblätter sind weniger umfangreich und einfacher als die Keimblätter, jedoch prinzipiell gleich aus Platten aufgebaut. Diese Ausbildung ist sicher kein Zufall, zumal wenn es sich wie bei den Sekundärblättern um doch zwecklose „atavistische“ Organe handelt. Auch diese Organisation, die gerade an die *Podocarpeae* erinnert, ist die Folge der phyletischen Abstammung.

Betrachtet man nun das Gefäßbündel, so findet man wie bei vielen Koniferen die Ausbildung zweier paralleler Bündel. Diese sind wie bei den näher verwandten *Cephalotaxaeae*, *Taxae* und *Podocarpeae* (*Saxegothea* und *Podocarpus*) in den Blättern der Altersform nicht zu finden, sondern es findet sich schon in der

jugen Anlage ein einheitliches Bündel, das, in der Mitte beginnend, nach den Seiten geht. Hier wird dann das Transfusionsgewebe mit seinen Speichertracheiden angelegt. Andere Koniferen haben diese aber, so sind bei den Araukarien im Keimblatte z. B. bei *Aur. Cunninghamsi* bis vier vorhanden. Es handelt sich um Aufteilung des Bündels, wie dort gefunden wurde. Diese Entwicklung erklärt uns *Gnetum*, die über *Ephedra* hinausging.

Das Gefäßsystem besteht aus Elementen mit Ring-, Spiral-, evtl. Leiterverdickungen. Ganz ebenso verhalten sich die Keim- und Sekundärblätter von *Ephedra*. Zwischen die beiden Bündel sind parenchymatische Zellen gelagert. Diese Zellen ohne besondere Konfiguration der Wände sind deutlich bei *Ephedra* zu finden. Wir erinnern hier daran, daß auch in den Keimblättern von *Gnetum* eine Andeutung von einem Transfusionsgewebe angegeben wird. Beim Durchmustern unserer Präparate von verschiedenen *Podocarpeae* und *Cephalotaxus* fällt uns die nur an den Flanken deutliche Ausbildung eines Transfusionsgewebes auf. Das sonstige die Bündel umgebende Gewebe gleicht völlig dem von *Ephedra*.

Das ganze Bündel ist nun von einem soliden Parenchymgewebe mit zum Teil geringem Chlorophyllgehalt umgeben. Dies ist eine Andeutung eines echten Transfusionsgewebes.

In den Keimblättern allein, nicht dagegen in den Sekundärblättern von *Ephedra andina* finden wir nun eine Merkwürdigkeit, die uns in hohem Maße an die *Cephalotaxaceae* und *Podocarpeae*, noch mehr aber an *Tumboa* erinnert: die Spikularzellen. Sie sind hier im Gegensatz zu *Cephalotaxus* und *Tumboa* nicht mit Oxalaten gepflastert.

Betrachten wir uns die Blätter der erwachsenen Stücke von *E. „distachya“* aus Chile, so finden wir ein sehr reiches Vorkommen dieser Bastfasern. Wir finden sie in der Nähe des Phloems ebenso wie im Mesophyll und als vereinzelte hypodermale Fasern.

Das Bündel solcher Nadeln läßt deutlich die Andeutung eines flankenständigen rudimentären Transfusionsgewebes erkennen.

Auf den ersten Blick ist die Wirtelstellung bei *Ephedra* und auch bei dem offenbar nahestehenden *Gnetum* etwas Ungewöhnliches, wenn man sie mit Koniferen verknüpfen will. Im Laufe der bisherigen Untersuchungen haben wir aber gesehen, daß das bei Jugendstadien derselben, sogar bei einer großen Zahl die Regel sein kann, wir erinnern unter anderem an *Taxus*, *Widdringtoniae*

Wir hätten also bei *Tumboa*, *Gnetum* und *Ephedra* ein Beharren auf dem Jugendzustande in phyletischer Hinsicht.

Als Merkwürdigkeit möge die Regelmäßigkeit der Sproßbildung in der Achsel der Blätter bei *Ephedra* hervorgehoben werden. Es ist oft eine Seite bevorzugt. Diese trägt allein die Sprosse. Die Seite wandert in einer Spirallinie um das Stämmchen herum. Denkwürdigerweise findet diese Förderung einer Seite auch in dem Wachstum des Sprosses sein Gleiches. Dieselbe geförderte Seite eilt im Wachstum voraus. Hierdurch wird der ganze junge Sproßteil in eine Zickzacklinie gelegt. Das antidrome Wachstum gleicht diese Bevorzugung später aus und der Sproß wird gerade. An den Seitentrieben ist die Förderung der einen Seite leicht daran zu erkennen, daß die Nadeln sich gegenseitig auf dieser genähert erscheinen.

Fassen wir die Ergebnisse zusammen, so können wir hervorheben, daß die Keimlinge von *Ephedra andina* in ihrem Aufbau in organographischer und anatomischer Hinsicht sehr wohl geeignet sind, den Einblick in die Zusammenhänge innerhalb der *Gnetales* und dieser mit *Podocarpeae* zu beleuchten. Wir möchten die gegenständigen Nadeln bis ins achte Internodium, den lamellosen Bau des Mesophylls, die Andeutung des Transfusionsgewebes und die Spikularzellen hervorheben. Die Ableitung durch die Haploidgeneration und die Serologie wird somit auch durch die Auswirkungen des biogenetischen Lehrsatzes in der Gestalt der Jugendformen gestützt.

Im Hinblick auf die Verkettung von *Casuarina* mit *Ephedra* möchten wir noch einige Momente aus der Anatomie von den Ruten sprossen bringen. Diese erweisen sich *nicht* durch die Polster der Blätter, sondern in völlig eigener Weise aus dem Stengel *allein* aufgebaut. Das Assimilationsgewebe der Rinde ist daher nicht mit dem Polster zu vergleichen. In den flachen Teilen des Querschnittes finden wir Stomata ganz nach Art der Koniferen. Die Rippen haben Leisten aus Bastfasern. Unter dem Assimilationsgewebe lagern massenhaft Oxalatkristalle in den Wänden der Rinde, das ist ganz Koniferenart. Diese fehlen dagegen in der Epidermis.

So verhältnismäßig glatt und leicht die Ableitung von *Ephedra* gelang, so große Schwierigkeiten macht

#### *Gnetum.*

Es stand mir reichlich Material von *Gnetum Gnemon* zur Verfügung.

Es ist das ein baumartiger Typ. Die Blätter stehen in dekussierten Paaren. Das Blatt ist völlig dikotylenartig. Es gibt Arten, deren Langtriebe nur Schuppen tragen. Da aber sehr häufig die Keimpflanzen sich anders verhalten, so ist das eine Ableitung. Der Nervatur nach gibt es einerseits Formen, deren Nerven zum Rande gehen, ohne daß ein Netz entstände, andererseits dagegen, wie z. B. bei *Gnetum Gnemon*, ist ein schönes Netz vorhanden.

Es soll nun unsere Aufgabe sein, die Eigenschaften aufzuzählen, die an eine Verkettung mit den Koniferen erinnern. Das wären vor allen Dingen die Spaltöffnungen. Ihrer Gestalt nach zeigen sie den Typ. Eine Verholzung jedoch konnte ich nicht vorfinden. Auch ihre Lagerung ist völlig unregelmäßig.

An viele Koniferen erinnern die hypodermalen, unverholzten Fasern, welche allein die Festigung an der Stelle der ungefestigten Nerven besorgen. Sie sind wie dort häufig unverholzt. Eine Einlagerung von Oxalaten ist nicht zugegen. In den Rippen sind ebenfalls sehr schöne knorrige Idioplasten zu finden. Dagegen nicht mit der Natur der Koniferen stimmt unser Merkmal der Ablagerung von Oxalat in der Wand. Das Gewebe von *Gnetum* ist in allen Teilen mit Kristallsand (Nerven), Oxalatdrusen und auch Einzelkristallen versehen. Diese geben mit Schwefelsäure die Gipsspieße, aber alles liegt im Lumen. Es muß dieses Merkmal ein Neuerwerb von *Gnetum* sein.

Das Mesophyll hat besonders in der Nähe der Nerven die Andeutung von Plattenbau, doch ist das zu verschwommen, um damit etwas anzufangen. Die Palissaden oben sind leidlich, unten ist ein maschiges Schwammparenchym.

Die Nerven haben ganz den Bau der Dikotylen. Man könnte ja eine Ableitung von einem Transfusionsgewebe annehmen und das ist die einzige Möglichkeit, sie aus den Koniferen herzuleiten. Im Bündel des Blattstieles sind mehrere getrennte Bündel vorhanden, welche also schon ins Blatt getrennt eintreten. Die seitlichen geben die Seitennerven ab. Es ist also das Blatt durch *Dedoublement* der Bündel und durch Ausbildung eines Transfusionsgewebes zu Nerven entstanden denkbar. Die Epidermen haben eine merkwürdige Ausbildung der Außenwand, die in vieler Hinsicht an *Drimys* erinnert.

In der Keimungsgeschichte von *Gnetum* sind vielleicht noch mancherlei Hinweise zu finden. Wir möchten nur an jene merkwürdigen, hochgezogenen Protoxylemteile erinnern, die, aus der

Gegend des Saugfußes kommend, unter den Kotyledonen ein Transfusionsgewebe entwickeln (zitiert nach MARKGRAF, 29). An den Keimblättern sollen schon fünf Bündel da sein. Das paßt gut zu *Ephedra*, die ja ebenfalls zwei hatte. — Wir wollen nun auch

### *Tumboa*

betrachten, wobei wir allerdings nur Stücke aus der Literatur wiedergeben wollen. Wir bitten dabei die Bearbeitungen in MARKGRAF (29) und LORSY (13) zu vergleichen, woselbst auch eingehend Literatur angegeben ist. Die Keimblätter haben wie bei *Ephedra* zunächst zwei Bündel, die sich nach vorne weiter gabeln, ohne Anastomosen zu haben. Spaltöffnungen und Palissadenparenchym sind auf beiden Seiten vorhanden.

Auch die sehr jungen Blätter sollen zwei Bündel bekommen. Schon LORSY betont, daß „es in den jüngsten Stadien in keinem wichtigen Punkte von *Ephedra* verschieden sei“. Später wird die Sache durch Gabeln, Anastomosen und Einschieben von neuen Bündeln aus dem Grunde ungemein verwickelt. Man könnte fast von einer nachträglichen Verbänderung des langwüchsigen Folgeblattes reden. Alle Bündel haben ein sekundäres Dickenwachstum. Jedes Bündel ist von einer wohlentwickelten Scheide eingehüllt und von einem einfach getüpfelten Transfusionsgewebe umgeben. Dickwandige, unverholzte Fasern sind darüber und darunter gelegen. Die Anastomosen, welche wir so gerne als Abzweigungen des Transfusionsgewebes auffassen möchten, verlaufen oft blind oder sie vereinigen sich vorher.

Das Zentrum des Blattes wird von einem dünnwandigen Parenchym mit Oxalatbesatz der Wände eingenommen. Das sind also Dinge, die sehr an die *Podocarpeae* erinnern. Verzweigte Idioplasten sind vorhanden.

Die Ableitung aus *Ephedra* ist hier nicht unmöglich, wobei natürlich die heutige *Ephedra* nicht in Betracht kommen kann. Wir erinnern daran, daß bei *Microcachrys* unter den *Podocarpeae* die vierzeilige Stellung der Schuppen vorhanden ist.

Fassen wir die Betrachtung der *Gnetales* zusammen, so können wir verhältnismäßig zwanglos *Ephedra* an die Basis der *Podocarpeae* angliedern. Hieraus geht die Ableitung von *Tumboa* leidlich. Am schwierigsten ist die Ableitung von *Gnetum*. Doch dürfte auch diese nicht als eine Unmöglichkeit hinzustellen sein, wenn sich auch da keine zwingende Ableitung geben läßt. Die generativen Organe dagegen gehen gut.

Es ist nun unsere Aufgabe, nachzusehen, ob von den typischen Koniferenmerkmalen bei

### *Casuarina*

(SOLEREDER, 31) etwas zu finden ist und ob die Ableitung besonders von *Ephedra* sich zwingend bringen läßt. Schon das Betrachten der Stämme mit dem bloßen Auge läßt hier nennenswerte Unterschiede erkennen, die eine Verkettung sehr unwahrscheinlich machen. Während bei *Ephedra* das Assimilationsgewebe ganz eigen aus der Rinde direkt entstanden ist, kann man von *Casuarina* sagen, daß hier die Blattpolster aufgelagert sind. Sehr deutlich z. B. bei *C. equisetifolia* setzen sich die grünen Erhabenheiten in die Zähne der vielen Blätter fort. Auch die Vielzahl ist ein gewaltiger Unterschied. Kaum nach Art von *Ephedra* ist weiter die Behaarung des Stengels.

Oxalatkristalle sind im Lumen von Zellen als *große* Einzelkristalle zu erkennen. In der Epidermis liegen auf der Außenwand eigenartige Knollen. Diese erzeugen sich als doppelbrechend mit dem Polarisationsmikroskop. Diese an der Außenwand der Epidermis gelegenen Körper lösen sich *nicht* in verdünnter Salzsäure. Es handelt sich also nicht um Kalkoxalat. Es werden wohl Kieselsäurekonkretionen mit eigenartiger Stäbchendoppelbrechung vorliegen, wie sie von FREY (30) eingehend an anderen Vorkommen studiert wurden.

Es ist nun noch auf das Transfusionsgewebe einzugehen. Ein solches findet sich in den Flanken der Polster, da, wo diese als zwei Lagen Palissaden in die Rinde übergehen. Man kann natürlich von einem Transfusionsgewebe reden. Aber es sind eben Speichertracheiden, die sich unter dem Mesophyll der Rinde vorfinden. Das nun als Homologie der Koniferen aufzuziehen, ist nicht zwingend.

Schon der Vergleich des Transfusionsgewebes mit dem der Koniferen mit Polster oder Phyllocladienentwicklung lehrt uns die Unterschiedlichkeit. Während das Transfusionsgewebe der Koniferen immer von den Flanken des Xylems ausgeht oder zum mindesten mit ihm verbunden ist, ist das nicht in dem Maße bei *Casuarina* der Fall.

Die Speichertracheiden stehen vor dem Bündel. Sie setzen an der Außenseite am Siebteil an. Eine Zugehörigkeit zum Bündel ist nicht zu erkennen. Es wäre richtiger, das Transfusionsgewebe hier mit dem Mitteldiachym zu vergleichen, womit es eher Ähnlichkeit hat.

Die Spaltöffnungen haben ebenfalls trotz ihrer gar nicht an die Koniferen erinnernden Lage eine gewisse Ähnlichkeit mit denen von *Ephedra*. Aber bereits PORSCH (6) hat auf die fehlende Verholzung der Innenlamellen hingewiesen. Es sind das Konvergenzen, aber keine Homologien. Langes Liegen in konzentrierter Salz- und Schwefelsäure bringt die „Kieselkörper“ in Lösung. Es wäre daran zu denken, daß diese auf die kolloide Kieselsäure lösend wirken oder zum mindesten den Stäbchenaufbau zerstören. Luftblasen sah ich keine, auch dauerte der Vorgang zu lange, als daß Karbonate hätten vorliegen können.

Die Längsschnitte lassen die mächtigen unüberbrückbaren Unterschiede gegen die *Gnetaceae* erst recht erkennen. Die Spaltöffnungen, die bei den *Ephedra*arten längsgestellt waren, sind quer zum Stengel gelagert. Die Oxalatkristalle sind im Innern häufig als Kristallkammerfasern ausgebildet. Die Transfusionszellen sind wirklich vorhanden. Wir werden deren Ausbildung aber aus physiologischen Gründen verstehen. Die Palissaden sind in Platten senkrecht zu ihnen angeordnet. Eine Mittelschicht fehlt. Es muß eine Verbreiterung des kleinen Bündels da sein. Das kann natürlich konvergent immer entstehen. Die Koniferen pflegen, wenn sie Blattpolster entwickeln, das Bündel in der Mitte des Polsters stehen zu haben und Schwammparenchym um es herum. Eine solche Anordnung sah ich nie bei *Casuarina*.

Gerade *Ephedra*, das doch am ähnlichsten mit *Casuarina* sein müßte, ist im Längsschnitte total verschieden. Hier gibt es vom Transfusionsgewebe nicht eine Spur. Die Plattenanordnung ist kaum zu erkennen und das Mesophyll hat die großen Zellen von *Saxegothea*. Im Polarisationsmikroskop sieht man den unüberbrückbaren Unterschied. Hier bei *Ephedra* die prachtvollsten Oxalate in der Wand, dort bei *Casuarina* Oxalatdrusen im Mesophyll. Hier eine völlig von Oxalat freie Epidermis, dort die sonderbaren Kieselkörper. Wer diese beiden Bilder gesehen hat, der wird sie als bestes Beispiel einer Konvergenz ansehen, aber niemals einer Verwandtschaft. Es wäre also in dem Oxalatvorkommen nur die Brücke zu *Gnetum* zu schlagen, aber das ist wieder aus anderen Gründen erschwert.

Selten kann man auf anatomischem Wege die Konvergenz der äußeren Gestalt durch die Unterschiede in der Anatomie so gut belegen wie gerade an diesem Beispiele.



Nachdem wir so den ganzen Formenkreis der *Coniferales* betrachtet haben, wollen wir uns einmal darüber Rechenschaft geben, wie wir diesen anreihen.

### Wo kommen die Koniferen her? (20)

Zunächst müssen wir da das Fehlen großer und breiter Keimblätter hervorheben. Auch da, wo wie bei *Podocarpus* später ein großes Blatt erscheinen kann, fehlen solche. Die Gestalt läßt sich (von überstark umgewandelten Keimblättern wie bei *Torreya* und *Araucaria brasiliensis* abgesehen) immer auf eine schmale Nadel zurückführen.

Das spricht dafür, die Verknüpfung der Koniferen mit *Ginkgoaceae* und *Cycadaceae* abzulehnen und sie an die *Lycopodiales* (SEWARD AND SOFORD, 21) anzulehnen, die ja auch zwei Keimblätter aufweisen. Aber ein Vergleich muß hier wieder die Jugendformen der *Lycopodium*-Arten selbst vermeiden, weil diese durch Mykotrophie so sehr stark umgewandelt sind. Die Ähnlichkeit zwischen den Keimblättern der oben genannten Ausnahmen mit *Ginkgo* und den *Cycadaceae* beruht auch auf einer gemeinsamen Wandlung zur Nährstoffspeicherung. Das bezeugt nur das Abgeleitetsein, nicht aber eine Verkettungsmöglichkeit. Je früher ein Keimling auf „eigenen Füßen“ steht, desto weniger wird er dieser Umwandlung unterworfen sein. Fragen wir uns daher nach der Urzahl der Keimblätter, so kann diese nur zwei betragen. Alle höheren oder minderen Zahlen sind ein Übertragen der Folgeformen der Entwicklung auf die Keimblätter oder ein Verlust oder eine Verwachsung, denn gerade bei den *Selaginellaceae* finden wir die Zweizahl vor.

Es fallen also die Cordaiten als Vorfahren der Koniferen aus, ebenso wie der *Filicales*-Ast überhaupt. Fragen wir uns nun nach der Gestaltung des Urblattes, so müssen wir die Spezialisierung der *Selaginellaceae* ebenfalls ablehnen, wir müssen uns an die Folgeform der Lykpodien halten.

Die Blätter dieser Bärlappgewächse sind zumeist nadelig. Wir sehen von anderen Typen wie etwa den breiten Blättern von *L. squarrosus* oder den reduzierten Schuppen von anderen Arten ab. Sie sitzen mit breitem Grunde und verschmälern sich langsam nach der Spitze. In der Gestalt liegt hier eine wenig betonte Dorsiventralität vor. Das ist eine Folge des Abganges vom Stamme, der den Holzteil mehr oder weniger nach innen trägt. Das diaplektische

Bündel oder die Aktinostele der Lycopodien ist uns dabei nicht maßgebend; denn das ist ebenfalls eine Sonderbildung.

Im Innern der Blätter ist die Dorsiventralität der Lycopodien noch nicht in sehr starkem Maße durchgebildet. In der Mitte liegt ein sehr einfaches Bündelchen. Dieses muß eine gewisse Neigung zur Kollateralität haben, wenn es auch meist durch die Umwandlung des Stengelbündels in Mitleidenschaft gezogen wurde. Um das Bündel zieht sich eine hier nicht übertrieben scharfe Pericykelschicht und dann ein Gewebe, das z. B. ENGLERT (9) als eine Art Transfusionsgewebe bezeichnet hat. Dieser Ausdruck dürfte aber nicht das Wesen völlig treffen, da das echte Transfusionsgewebe dem Bündel selbst angehört, hier dagegen von der Scheide gebildet wird. Einen urwüchsigeren Typ dürften manche Selaginellen verkörpern, die etwas Ähnliches in ihrem Lacunar- oder Trabekulargewebe besitzen. Doch wäre es unserer Meinung nach ebenso unberechtigt, dieses Gewebe nun direkt mit dem Transfusionsgewebe zu identifizieren. Ein richtiges Transfusionsgewebe wird aus der nächsten Nachbarschaft des Gefäßteiles gebildet, stellt also eine Konstruktionsmöglichkeit zur Verbesserung des gegenseitigen Austausches der Zu- und Ableitung mit dem Bündel, und zwar dessen Phloem- und Xylemteil dar. An das Bündelrohr setzen nun die Mesophyllzellen an. Sie werden das Bestreben haben, sich etwas in die Länge zu strecken, damit ein geringerer Widerstand auf dem Wege der Zuleitung erfolgt. Aber alle Mesophylle mit starrer Gliederung sind etwas nicht mehr Ursprüngliches. Die Mesophyllzellen von *L. Hippuris* z. B. gehen sternförmig vom Bündelchen der Nadel aus und dürften wohl dem Urtyp ziemlich nahekommen. Die Neigung zur Bildung von Armpalissaden ist hier wie so oft im Pflanzenreiche zu beobachten.

Wenn eine starre Gliederung des Mesophylls in Schwammparenchym und Assimilationsgewebe eintritt, so ist das eine Fortbildung. Besonders gilt das von Mitteldiachymgeweben, welche hohe Spezialisierungen der Zuleitung darstellen. Wir müssen diese aber völlig von dem Transfusionsgewebe unterscheiden, wie das seit WORSDEL (10) getan wird.

Von einem solchen Nadeltyp lassen sich nun die Koniferennadeln gut ableiten. Von den eigentlichen *Coniferales* bleibt uns noch eine Entwicklung abzuhandeln, welche ebenfalls gar nicht leicht einzureihen ist, weil in ihr eine *alte* Entwicklung vorliegt, bei der die Zwischenformen fehlen.

### *Araucariaceae*

Auch mit den Keimlingen ist nicht allzuviel anzufangen. Wir können höchstens die beiden Entwicklungen zusammenfügen. Die eine Sektion *Colymbea* führt hypogäische Keimblätter, welche zu meist in Zweizahl vorliegen. Das Hypokotyl schwillt stark an und dient als ein Nahrungsspeicher für die Pflanze. Die Kotyledonen sind zu einer eigenartigen Röhre verwachsen, welche später abgeworfen wird, nachdem die Hülle um die Plumula „entbehrlich und überflüssig“ ist. Die Keimpflanze macht nun eine Ruheperiode durch. Die Blätter sind beim Austreiben zunächst klein und nehmen allmählich zu. Das ist uns verständlich; denn wir haben es in dieser Sektion mit einer Entwicklungsrichtung zu tun, welche die Blätter vergrößert.

Den anderen Pol der Entwicklung erstrebt die Sektion *Eutacta*. Hier werden die Nadeln zu Schuppen verkleinert. Die Keimblätter haben die ursprüngliche Form.

Wir hatten Keimlinge von *A. Cunninghamsi* und *excelsa* zur Verfügung und wollen uns an deren Schilderung halten. Auf Literatur wollen wir hier nicht allzu weit eingehen, um unsere Darstellung nicht mit Zitaten zu belasten. Es gibt sehr gute Zusammenfassungen in PILGER, Pflanzenreich (3) und LORSY (13), Stammesgeschichte. Manche Dinge treffen wir auch in der Fundgrube von Beobachtungen in GOEBELS (6) Organographie an (13, 5).

Es sind hier vier Keimnadeln vorhanden. Die Erklärung dürfte hier, wie bei den *Cupressineae* ausgeführt, in einer Übertragung der Keimblattnatur auf Nadeln einer späteren Gestaltung zu suchen sein. Für die Richtigkeit dieser Ansicht spricht das in der Literatur (PILGER, 3) angegebene Vorkommen von zwei Kotyledonen. Wie das bekanntlich für die abgeleitete Keimung von der Sektion *Colymbea* und für die normalen Keimlinge von *Agathis* gilt. Auf die vier dauerhaften Keimnadeln kamen hier unvermittelt die Folgeschuppen, die mit ihrer angeschwollenen Basis das Kleid der endgültigen Gestalt tragen.

In anderen Fällen scheint eine Entwicklung vorhanden zu sein, welche völlig der von *Cryptomeria* gleicht. Wir verweisen auf die Abbildungen bei LORSY (13). Es scheinen zunächst flache, äußerlich dorsiventrale Blätter den Dornen und späteren Schuppen vor auszugehen.

Beim Betrachten der Anatomie der Keimblätter von *A. Cunninghamsi* finden wir vier Stränge, welche in eine Hülle aus

Parenchym eingebettet sind. An ihren Seiten befinden sich die Speichertracheiden eines Transfusionsgewebes, die mit lebenden Elementen durchsetzt sind. Das Mesophyll hat durch seine Andeutung von Palissaden am Rande des Umfanges eine undeutliche dorsiventrale Gliederung. Das darunter liegende Gewebe ist wohl wegen der Funktion der Zuleitung etwas langgestreckt, ohne daß man von einem deutlichen Leitparenchym reden könnte. Wir wollen den Namen Mitteldiachym nur dann gebrauchen, wenn es sich um eine starke Gliederung handelt, wenn also z. B. die Zellen anschwellen und derbe Wandungen bekommen oder gar chlorophyllos geworden sind. Sonst empfiehlt sich der neutrale Ausdruck eines Leitparenchyms. Von einer scharfen Ausprägung eines Aufbaues aus Platten kann noch keine Rede sein, wenn man auch die Neigung zur Anordnung in solche parallel zum Querschnitt gestellte Platten feststellen kann.

Die Lage der Spaltöffnungen ist hier die innerhalb des Kreises der *Coniferales* gewöhnliche, sie richten ihren Spalt in die Längsausdehnung der Nadel. Das dürfte zum Teil auf die Art des ausgeprägten interkalaren Längenwachstums zurückzuführen sein, zum Teil ist es aber auch eine phyletisch erstarrte Form. Die Entwicklungsmechanik ist wohl ein mächtiger Faktor, doch ist sie zum Teil sicher in den Erbmassen festgelegt und wird dadurch eben auch der Stammesgeschichte unterworfen sein. Wie im ganzen Familienkreise ist die Ablagerung der Kalkoxalate in den Wandungen hier in Mesophyll und Epidermis aufs beste zu erkennen. Da durch PORSCH (2) auf die Verholzung der verdickten Wände der ohne Spitzen ausgebildeten Spaltöffnungen ein so großes Gewicht gelegt wird, und die Gestalt hier etwas Besonderes ist, das aber nicht nur hier erscheint, so dürften die folgenden Beobachtungen zu beachten sein. Die Umwandlung der Zellulose- oder Colloseverdickungen in Holz, oder sagen wir die Imprägnation mit Stoffen, welche die Phloroglucinsalzsäure-Reaktion geben, ist hier verzögert. Es ist so, als ob eben das Stoma zunächst noch etwas plastisch ist und erst später erstarre. Man muß sich also hüten, hier beim Fehlen einer Verholzung jugendlicher Stomata Schlüsse auf Ancestrales zu ziehen. Es ist sehr wohl denkbar, daß ein Jugendstadium länger erhalten bleiben kann oder auch dauernd wird. Vielleicht allgemein wertvoll ist das Einsetzen der Wandlung in plasmafernen, luftumspülten Zonen der Wandung, weil man neuer-

dings in Chemikerkreisen dazu neigt, die Vorgänge die Verholzung als anaerob hinzustellen (FUCHS, 32).

Die in unseren Keimlingen leider unvermittelt kommenden Schuppennadeln sitzen mit breitem Grunde auf. Das Mesophyll enthält größere inhaltsarme Zellen zwischen etwas schlankeren Leit-zellen eingestreut. Wir kommen so zu einer Art Schwammparenchym, wie wir es noch öfters bei der Schuppenbildung finden. Daneben sind schöne Idioplasten eingestreut, deren körnelige Oberfläche mit Oxalatkristallen besetzt ist, wodurch besonders im Polarisationsmikroskop ein prächtiger Anblick erscheint. Das Transfusionsgewebe geht von den Flanken aus und biegt zum Holzteil herum. Es ist die Folge des allseitigen Anzapfens des Bündels in der gerundeten Schuppennadel.

Wir möchten kurz einige Beobachtungen über die Umstimmung der Seitentriebe hier einflechten, weil sie uns die größere Plastizität des jugendlichen Organismus zeigt. Der Keimling legt sehr bald einen Seitentrieb an, welcher ganz nach Art der Gattung gerichtet ist, wenn auch sein Wachstum nur beschränkt bleibt. In der Hoffnung, diesen Trieb zu weiterem horizontalen Treiben oder gar zu der Aufgabe der korrelativ bedingten Lage zu bringen, köpften wir den Gipfel sehr junger Stücke. Wir waren erstaunt, bereits in so jungen Stadien die Korrelation so fest induziert zu sehen. Dagegen entwickelt sich adventiv ein neuer Hauptsproß aus der Achsel eines der Spitze benachbarten „Blattes“. Da solche Triebe in der „Anlage“ schon an mehreren Nadeln zugegen sind und nicht auf der Minusseite an so jungen Individuen treiben, so liegt also eine Umstimmung eines Auges vor, das sonst eigentlich beim Austreiben zum Seitensproß „determiniert“ war. Aber der schon getriebene Sproß kann seine Richtung nicht mehr aufgeben. Diese Regeneration des Hauptsprosses gelang uns auch noch an älteren, etwa drei Internodien führenden Stücken. Ob das mit der Unterdrückung der Seitensprosse eines Wirtels bei jugendlichen Stücken auch späterhin zusammenhängt, das ist noch zu untersuchen. Sehr gut kann man an etwas älteren Stücken dieses Herumwandern der Plusseite sehen und immer mehr Zweige treten auf.

Wir können also hier eine Entwicklung feststellen, die die primäre undeutliche Dorsiventralität der Beblätterung aufgibt und durch die Dornen und Polster ersetzt. Dafür aber ist schon bei den Jugendpflanzen eine Determination der Seitenzweige eingetreten, die Dorsiventralität zeigen. Die regelmäßige Verzweigung

erzeugt förmlich eine Art Blatt. Noch in Jugendstücken ist ein Ersatz der Krone durch Austreiben von schlafenden Augen möglich.

Betrachten wir die Spätblätter von *Araucaria imbricata*, so ist hier eine andere Entwicklungsrichtung gegeben, die eigentlich auch die Keimblätter der geschilderten Art ergriffen hatte. Die Nadeln werden verbreitert und dabei die Zahl der parallelen Stränge eventuell durch Gabelung der Anlagen, durch seriales Dedoublement der Bündel vermehrt. Leider sind die Keimblätter und ihre aller-nächsten Folgeblätter durch kainogenetische Einflüsse umgewandelt.

Es wird jedoch in jedes Blatt zunächst nur ein Bündel abgegeben, das sich im Polster in drei verzweigt. Die weitere Vermehrung kann später erfolgen. Wir bitten darüber Lorsy und die dortige Literatur zu vergleichen. Wir sehen also hier eine Entwicklung eingeleitet, die in *Agathis* zu Ende geht.

Jedes der in einen solchen Parenchymstrang eingehüllten Bündel hat in dem dicken Blatte eine eingesenkte Lage und wird daher von allen Seiten angezapft. Das Transfusionsgewebe ähnelt dem oben geschilderten.

Es handelt sich um Speichertracheiden, die ebenfalls mit Parenchym durchsetzt, höhere Kohäsionszüge aushalten, weil die lebendigen Zellen hineingezogen werden. An der Spitze des Blattes sind die Züge am größten. Hier ist bekanntlich auch der osmotische Druck im Mesophyll am höchsten. Hier muß das Wasser energischer angezogen werden, um eine „harmonische“ Verteilung im Blatte zu erreichen, die allein bei einem derart einfachen Gabelnetz auf solchen Wegen erreicht wird. Daß gleiche Bildungen auch anderswo erscheinen, ist eine physiologisch-anatomische Folge gleicher Benervung in gleicher Gestalt. Aber darauf nun phyletische Beziehungen zu gründen, ist übereilt. Das Zentripetalholz ist wenigstens bei den *Cycadales* noch deutlich daneben zu finden. Wir werden sehen, daß das auch dort eine *Spezialisierung* ist und nichts Primitives. Man darf nicht ähnliche Entwicklungen mit Verwandtschaft verwechseln. Die phyletische Anatomie (PORSCH, 2, SOLE-REDER, 31) ist weniger geeignet, weite Brücken zu spannen, als innerhalb der Familien und Gattungen zu gliedern.

Von einem Plattenaufbau des Mesophylls kann bei *Agathis loranthifolius* und *A. australis* keine Rede sein. Die Mesophyllzellen sind innen als Leitzellen ohne seitlichen Zusammenhalt aus-

gebildet, wie wir das bei den ganzen *Araucariaceae* sahen. Untereinander anastomisieren die Züge. Während die großblättrige Form die Palissaden in ausgeprägter Form vermissen läßt, finden wir sie bei *A. australis*. Beim Ansehen der Längsschnitte kann man noch eine Andeutung eines Plattenbaues vermuten. Ähnlich stellen wir uns die Ableitung des Angiospermen-Blattes aus dem von *Coniferales* vor.

Das feste starre Blatt der *A. australis* ist mit starken Hypodermfasern versehen, welche der anderen Art fehlen. Dafür erscheinen dort prachtvolle knorrige Idioplasten und am Bündel sind Fasern da.

In der Epidermis fehlen die Kristalle, wofür schöne Zäpfchen in der Celluloselamelle stecken, wie wir sie neulich (33) beschrieben haben.

Wir fassen also diese *Araucariaceae* als einen kümmerlichen Rest einer versunkenen großen Entwicklung von Koniferen auf, aber eine Verkettung mit den Cordaiten ist gar nicht, eine solche mit den Taxodien ist nur aus dem Grunde möglich. Die Reihe ist als eine Umbildung des Nadelblattes zur Schuppe (*Araucaria* z. T.) und eine Verbreiterung der Nadeln zu parallelnervigen Blättern bei *Agathis* zu lesen.

Von der Scheide der Stränge gehen nach allen Seiten Schwammparenchymzellen aus, die keine Plattenanordnung erkennen lassen. Gegen die Oberfläche tragen sie schief gelagerte Palissaden, nach unten sind diese undeutlicher. Wieweit die Schiefstellung mit dem schrägen Stand der Nadeln zu tun hat und ob das induziert oder erblich festgelegt ist, wäre interessant zu untersuchen.

Die hypodermalen Bastfasern, welche die Festigkeit der Nadeln allein bewirken, sind auf der Oberseite unverholzt. Auf der Unterseite dagegen sind sie verholzt. Wir haben hier also wieder die scharfe Verschiedenheit von mechanisch anders beeinflussten Seiten, wie es uns bei Weiß- und Rotholz so geläufig ist. Die dehnungsfähige Zellulose ist oben, die starre Verholzung wirkt unten. Die Untersuchung der Koniferennadeln von diesem mechanischen Standpunkte hat auch sonst noch manches Interessante, doch möchten wir nicht weiter abschweifen.

Indem wir die in den allgemeinen Rahmen der Koniferenausbildung fallenden Eigenschaften übergehen, möchten wir die bei *Araucaria* vorhandenen Polster auf der Oberseite der Nadeln etwas

genauer ansehen. Es sind hochgewölbte Stellen vorhanden. Wir möchten diese nur allzu gerne mit der Ligula der Selaginellen „homologisieren“, doch glauben wir ihre Funktion in der Art des Erhaltenbleibens der Blätter am Stamm nach kräftigem Dickenwachstum zu sehen. Sie dienen zum Ausgleich von Spannungen.

Auf die Ähnlichkeit mit einer Ligula hat übrigens schon SEWARD (21) hingewiesen. Es ist möglich, hier von einem Funktionswechsel des Organes zu reden. Damit würde der Anschluß an *Selaginella* erleichtert.

Auch der Abgang der Blattbündel hat sehr große Ähnlichkeit mit den *Selaginellen*. Es geht beim Abgang der Blattspur ein Bündelrohr mit. Man redet von einem parichnosartigen Pericykel. Des weiteren werden diese Bündel oft konzentrisch. Da aber diese Zellen später faserig werden, so kann man die Sache auch entwicklungsgeschichtlich als eine Anlage von Fasersträngen verstehen. Das Schicksal solcher aushaltender Blattspuren ist eben etwas Besonderes und wir möchten auf die bei LORSY eingehend zitierte MARKFELDTSCHE Arbeit verweisen. Man kann es sehr wohl verstehen, daß die Fasern nicht angelegt werden, bevor das Dickenwachstum erscheint, und dann erst kommen. Es handelte sich also um eine Organreserve, um ein Bündelrohr, das man phyletisch mit dem der *Selaginellen* nicht vergleichen muß, aber kann. Allerdings könnte die Verkettung durch die Annahme eines Funktionswechsels gerettet werden. Es wäre uns das im Hinblick auf die Fruchtschuppe der Koniferen sehr wertvoll, weil wir dann in einer sehr altertümlichen Gruppe die Ligula auch noch im vegetativen Teile erhalten hätten. Damit könnte die Ableitung aus *Selaginella*-artigen Vorfahren gestützt werden.

Von einem Blatttyp, wie es *Araucaria imbricata* darstellt, ist es leicht, die Gestaltung von

### *Agathis*

herzuleiten. Besonders die dünn- und breitblättrige *Agathis loranthifolia* zeigt eine Gestaltung, die durch die Vermehrung und Gabelung der Nerven zustande kommt. Man kann es verstehen, daß man versucht war, dieses Blatt von Cordaiten herzuleiten. Doch handelt es sich, wie schon die Frucht bezeugt, um eine Verbreiterung der Nadeln. Die Reihe hat hier ihr *Ende*, nicht ihren Anfang. Der Bau der Einzelbündel ist gegenüber *Araucaria* nicht viel geändert, doch bedeuten diese Wandlungen einen Fortschritt.



der die Verbreiterung der Blattfläche erlaubt. Im Xylemteile ist eine Durchflechtung mit Parenchym völlig erreicht. Das hebt die Bündel aus dem Rahmen der *Coniferales* und *Lycopodiaceae* heraus, wo Tracheide dicht an Tracheide schließt. Genau so ist es mit dem Transfusionsgewebe. Dieses umschließt das Bündel unten nur seitlich herausgehend, oben, wie BERNARD (11) und WORSDEL (10) gezeigt haben, mächtiger werdend und zuletzt fast allein übrigbleibend. Auch hier müssen wir das Vorhandensein von zentripetalem Holz ablehnen, daß falsche Spekulationen bezüglich der Verwandtschaft der *Cycadales* nahelegen könnte.

Der Nadeltyp der *Taxodieae*, besonders der von *Cunninghamia* ist eher ursprünglicher als der der *Artucariaceae*. Dagegen ist es nicht zu leugnen, daß im inneren Bau der Sexualorgane die Araukarien sich der Stammform mehr nähern, wir bitten unsere Arbeit über die Haploidgeneration zu vergleichen.

Nachdem wir so die eigentlichen *Coniferales* abgehandelt haben, ist es unsere Aufgabe, die anderen Gymnospermen vorzunehmen. Da ist schon nötig, die Möglichkeiten der Verkettung mit den Koniferen zu untersuchen. Von der Behandlung der Fossilien mußten wir leider absehen, da wir nur auf Grund eigener Anschauung urteilen wollen.

### *Ginkgo*

Betrachten wir uns die Blattquerschnitte von *Ginkgo*, so finden wir manche Ähnlichkeit mit den Koniferen, dem stehen jedoch tiefgreifende Unterschiede gegenüber. Wir wollen beides darstellen und die Gegensätze abwägen.

Ein Blick durch das Polarisationsmikroskop belehrt uns von dem Fehlen der für alle Koniferen und die meisten *Gnetales* so charakteristischen Oxalatkristalle in den Wänden. Weder in der Epidermis noch im herbstlichen Mesophyll, noch sonstwo konnte ich solches in den Wänden finden. Von einer nahen Verwandtschaft kann schon deshalb keine Rede sein, weil gerade dies Merkmal eines der durchgreifenden ist. Dagegen finden wir überall große Oxalattrusen, wie sie uns in schönster Ausbildung bei den *Cycadales* bekannt sind. Also könnte man höchstens an *Gnetum* anschließen, womit wieder Spitzen zusammengebracht werden.

Das Betrachten der Epidermis von *Ginkgo* von der Fläche ist sehr wertvoll, da es uns gar nichts von der Art der Koniferen zeigt. Die Zellen sind nicht längsgestreckt und, was vielleicht sehr

wichtig ist, die Stomata stehen in allen Richtungen und nicht alle längs zum Blatte.

Die Epidermis der Blätter hat sehr schöne Poren und Korkwärtchen, die eine Erscheinung sind, welche wir aus anderen als phylogenetischen Gründen hervorheben. Es kommen nun die etwas eingesenkten Spaltöffnungen. Ihre Gestalt erinnert zweifellos an die Koniferen, aber wir konnten nur auf der Außenseite die Verholzung deutlich erkennen, innen fehlte sie häufig oder man konnte sie nicht recht mit Phloroglucinsalzsäure erkennen.

Die Schleimgänge sind nicht mit dem charakteristischen Harze versehen, wenn sie auch morphologisch große Ähnlichkeit mit Koniferen, noch mehr aber mit den *Cycadaceae* haben.

Die Betrachtung der Gefäßbündel läßt besonders im Stiele, aber auch in der Lamina eine Eigenschaft erkennen, die in dieser Schärfe besonders die *Cycadaceae* haben. Die Gefäßbündelscheide ist kräftig verholzt. Wir haben eine ähnliche Ausbildung nur selten bei den Koniferen angetroffen. Der Siebteil des großen Bündels der Blattstiele hat ganz den eigenartigen Charakter der *Cycadaceae*. Wir möchten besonders die Schärfe des Absatzes der Primanen und deren Verschleimung und gelegentliche Verholzung hervorheben. Alles dies eignet den *Cycadaceae* und den Farnen. Um diesen schroffen Absatz geht ein Perizykel innerhalb der Scheide, wie es eigentlich nur bei *Filicales* und *Cycadaceae* so ausgesprochen ist. Zentripetalholz liegt nicht vor.

Die Nervatur der Blätter hat eigentlich nur mit manchen Araukarien und *Agathis* eine gewisse Ähnlichkeit. Wir sind einerseits geneigt, diese dort als eine Sonderentwicklung aus dem Grunde der Koniferen und die Verzweigung der Nerven als eine Neubildung anzusehen und nicht als etwas Ursprüngliches. Andererseits ist die Blattgestalt und die dichotome Verzweigung der Nerven etwas unter den Koniferen ganz Unbekanntes. Hingegen ist die Ähnlichkeit mit primitiven *Cycadaceae* (*Bowenia*, *Stangeria*) und den Farnen, vornehmlich den Eusporangiaten, überzeugend.

Das Transfusionsgewebe ist nicht ausgesprochen vorhanden und hat hier vielleicht etwas vom Charakter eines zentripetalen Holzes. Es ist nur eigen, daß es nur in der Lamina da ist, wo die Bündel doch kümmerlich sind, und nicht oder nur sehr wenig im Stiele. Hier hat übrigens die Gefäßbündelscheide eine sehr

ähnliche Effiguration. Wir möchten dieses Transfusionsgewebe mehr funktionell als Vermittlung zu dem Mesophyll verstehen. Das Xylem ist in der Lamina gut mit Parenchym durchflochten. Ähnliches trat uns ebenfalls nicht in den primitiven, sondern in den abgeleiteten Kreisen der Koniferen entgegen.

Einiger Worte bedarf noch das Mesophyll. Dieses ist sehr undeutlich oder gar nicht plattig. Auf dem Querschnitte erscheinen viele Poren und die Zellen sind eingeschnürt. Gegen die Oberseite stehen Armpalissaden. Dieser Aufbau ist gar nichts so Seltenes. Ihn besitzen unter anderem die *Filicales* in einigen Vertretern. Daß das Mesophyll eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Mittelchym besitzt, verwundert uns ebenfalls nicht. Es ist das eben eine Folge der nur längs verlaufenden Nerven. Bekanntlich finden sich gar nicht unähnliche Bildungen auch bei Monokotyledonen. Wir verweisen da auf *Tritonia aurea* unter den *Iridaceae*, von der A. MEYER (23) in seinem Praktikum vortreffliche Abbildungen gibt, die man fast auf Koniferen übertragen könnte.

Betrachten wir also die Anatomie und Blattgestalt, so können wir keine Eigenschaft finden, welche zwingend eine Verknüpfung mit den Koniferen ermöglichte. Dagegen sind solche Eigenschaften vorhanden, welche die Verknüpfung mit den *Cycadales* und *Ophioglossales* als wünschenswert erscheinen lassen und sie von den Koniferen abtrennten.

Wenn wir also *Ginkgo* nach der Anatomie nicht an die Koniferen anreihen, so werden wir bestrebt sein, ihn an die Farne anzuschließen, und da wird sich am besten die Reihe der Eusporangiaten und unter diesen die *Botrychiaceae* eignen. Damit ist freilich noch nicht gesagt, daß diese etwas Ursprüngliches sind, sondern sie sind in vieler Hinsicht, soweit das mit der Mykotrophie zusammenhängt, sicherlich nicht völlig primitiv.

Nicht gelingt eine Anreihung an *Ophioglossum vulgatum*. Hier ist nur eine deutliche Streckung zur Querachse des Blattes im Mesophyll ohne deutliche Gliederung zu sehen. Dasselbe ist auf Flächenschnitten als gekammert zu erkennen. Die Stomata haben eine Formähnlichkeit mit den *Ginkgoaceae*. Eine Verholzung liegt nicht vor. Ebenfalls nicht zu dieser Gattung paßt der Netzverlauf der ungemein kümmerlichen Bündel. Diese sind kollateral und haben im Gegensatz zu den echten *Polypodiaceae* keine Endodermis in dem Bündelstrang aus Parenchym.

Im äußeren Bau haben die Blättchen von *Botrychium* (*Lunaria* z. B.) eine ungemeine Ähnlichkeit mit *Ginkgo*. Die Nervatur ist identisch.

Auch der Bau der Stomata gleicht, abgesehen von der Verholzung der Außenwände und der auch dort häufig fehlenden der Innenwände, dem dieser Familie und, wie wir hervorheben möchten, auch der *Cycadaceae*. Außen beobachtet man noch die Andeutung der Spitzchen an den eingesenkten Stomata. Das Bündel ist kollateral mit Absetzen der Phloemteile. Eine Endodermis fehlt.

Das Mesophyll ist nicht regelmäßig geordnet. Wenn man die Längsschnitte betrachtet, so findet man hier die größte Ausdehnung; von einem Plattenbau kann keine Rede sein.

Die allergrößten Ähnlichkeiten findet man aber im Bündelbau der Wedelstiele. Sie sind kollateral. Nach außen fehlt die Endodermis und dafür ist eine kräftige mechanische Scheide vorhanden. Dieser kollaterale Bau ist etwas für Farne ziemlich Ungewohntes. Wir möchten aber das für ein ursprünglicheres Merkmal halten und die periphloematischen Bündel von diesen Eustelen ableiten. Die Bündel sehr kräftiger Botrychien wie etwa *B. daucifolium*, sind noch mächtiger, aber immer bleibt die kollaterale Anordnung, wenn auch der Verlauf des Bündels auf dem Querschnitte bogenförmig ist. Das Wertvolle ist die Lage der Primanen in der Mitte des Bogens, von einem Zentripetalholz ist nichts zu merken. Wir halten dieses auch für eine abgeleitete Bildung und nicht für etwas Primäres, schon weil diese Dinge in gewisser Ähnlichkeit bei höheren Pflanzen in abgeleiteten Kreisen erscheinen (Umbelliferen). Von einem gewissen Interesse dürfte die Angabe sein, daß bei den *Ophioglossales* nach WETTSTEIN (20) schwaches sekundäres Dickenwachstum stattfindet. Das ist durch den Bau der Bündel völlig verständlich. Wir sehen ganz gleich gebaute Bündel auch bei *Helminthostachys*. Es sind hier nur mehr Einzelglieder in der Stele. Die Gefäßbündel in den Reihen der *Ginkgoaceae* und *Ophioglossales* sind sich ungemein nahestehend. Sie sind von denen der *Cycadaceae* wesentlich durch das Fehlen eines echten zentripetalen Holzes unterschieden. Wir möchten aber dieses zentripetale Holz als eine Abteilung betrachten und die *Ophioglossales* als primitiver hinstellen als die *Cycadofilices*, welche auf dem Wege zu den *Cycadaceae* abzweigen.

Es ist nun unsere Aufgabe, die *Cycadales* (KRAUS, 35) an die *Ophioglossales* und unter Hinblick auf den Bau der Wedel *Ginkgo* anzureihen. Wenn wir der Meinung sind, daß die *Cycadales* von Farnen abstammen, so müssen diejenigen Typen die ursprünglichsten sein, welche am meisten die Farngestalt im Wedel widerspiegeln, das ist neben *Stangeria* die

*Bowenia*.

Es standen mir zu meiner Untersuchung Keimlinge dieser seltenen Pflanze zur Verfügung. Gerade die Jugendformen sind am meisten in der ursprünglichen Form zu erwarten.

Das Einzelblatt der *Bowenia* hat eine unverkennbare Ähnlichkeit mit dem von *Ginkgo*. Aber damit ist eben die Ähnlichkeit mit dem Primärblatt der Farne an sich gegeben, also auch mit Botrychienblättern. Manche dieser Gattung besitzen ebenfalls die dreiteiligen Wedel unter Gabelung der Abschnitte. Die Gabelnervatur teilt diese *Cycadaceae* ebenfalls mit diesen Kreisen.

Wir wollen nunmehr die Anatomie der Wedelstiele betrachten, da diese uns manchen Aufschluß zu geben verspricht.

Die Bündel sind schon völlig nach der Art der *Cycadaceae* gestaltet. Der Siebteil setzt plötzlich ab, er geht von einem Xylem ausgehöhlt bogenläufig. Nach der anderen Seite ist ein unverkennbares zentripetales Holz zugegen. Dieses hat aber nichts mit dem Transfusionsgewebe zu tun. Es geht von dem Holzteile genau aus der Rückenfläche ab und stellt das wesentliche Xylem der *Cycadaceae* dar. Man könnte beim Betrachten der Dinge auf den Gedanken kommen, daß die *Cycadaceae* von einem Kreise abstammen, der sein normales Dickenwachstum eingebüßt hat und nun auf anderem Wege dieses wieder erlangt. Wir können offen gestanden in diesem Bündeltypus gar nichts Primitives sehen. Es ist vielmehr eine sehr abgeleitete Sache. Daß diese Entstehung schon sehr frühzeitig aus Gewächsen nach Farnart entstand, tut nichts zur Sache. Das Alter und die Ableitung in morphologischer Hinsicht sind zwei ganz verschiedene Dinge. Man begeht leicht den großen Fehler, abgeleitete Dinge miteinander zu verketteten und dadurch Entwicklungslinien zu ziehen, die verkehrt sein müssen. Das Bündel der Bowenienstengel ist in so jungen Stücken wie unsere nicht von einer Faserscheide umschlossen. Der Stiel hat wieder das zerstreute Vorkommen von Fasern, wie sie für die ganze Familie so kennzeichnend sind. Über das reichliche Vor-

kommen von großen Oxalatdrusen brauche ich kaum abzuhandeln, das sind doch in diesem Kreise alles selbstverständliche Dinge. Aber auch diese bezeugen die Unmöglichkeit, die Koniferen hier abzuleiten. Es widerspricht völlig dem Gesetze der Irreversibilität, daß ein Kreis die Ablagerung von Oxalaten in den Zellumina verloren hat und dann später bei den Angiospermen wieder erlangt. Andererseits ist auch die Ableitung der Angiospermen aus den *Cycadaceae* direkt bei dieser ungemein komplizierten Bündel-anordnung und -Bau eine undenkbbare Sache.

Mit anderen Keimlingen teilen sie den Mangel an Schleimgängen. Diese fehlen sonst keiner erwachsenen *Cycadacee*. Die merkwürdigen Zellen mit dunklem Gerinsel dagegen traten auf.

Auch in der Blattanatomie zeigen sich die Merkwürdigkeiten der *Zamieae* noch nicht so völlig ausgeprägt. Es sind die Epidermiszellen nicht extrem verdickt. Die Spaltöffnungen stehen nur auf der Unterseite, sie sind ganz anders gelagert als bei den Koniferen und man erkennt die Neigung zur Unregelmäßigkeit der Spaltrichtung, somit eine Erinnerung an Farne. Die Stomata sind nicht so tief eingesenkt, aber die Gestaltung und die Überwallung durch die Nebenzellen ist ganz nach *Cycadales*-Art.

Die Blätter haben (in der Jugend) keine Schleimgänge. Dagegen sind reichlich Idioplasten von Faserform im Mesophyll und in der Nähe der Bündel vorhanden. Um diese zieht eine deutliche Scheide. Der Siebteil hat völlig die halbkugelige Form, ja der Holzteil in seinem Innern wächst zentripetal. Daneben findet sich ein unverkennbares Transfusionsgewebe, das innerhalb der Scheide bleibt.

Eine Hypodermis ist als dünnwandige Schicht zu erkennen. Das Mesophyll ist aus Zellen mit Streckung in der Querrichtung gebildet. Eine Abgliederung von Palissaden ist auf dem Querschnitte nicht kenntlich. Die Betrachtung der Längsschnitte läßt ebensowenig eine Gliederung und keinen Plattenbau erkennen. Im Mesophyll findet man große Oxalatkristalle.

Wir sehen also hier schon viele spezifische Zamieenmerkmale, aber andere wieder fehlen. Die Blätter besitzen die Zähnung des Randes.

Weit mehr in der äußeren Gestalt klingt *Stangeria* an die *Zamieae* an. Die Konsistenz ist aber nicht so hart. Das Bündel ist wenig verändert, es ist nur mit deutlichen Fasern in der Scheide umgeben. An der Grenzfläche der Rippen zur Epidermis

sind sehr lange Bastfasern. Dafür fehlen die Idioplasten im sonstigen Gewebe wie die Hypodermis. Die Epidermis hat die merkwürdige Figuration der Außenwände. Das Mesophyll ist in der Mitte deutlich verlängert und plattig. Es nähert sich der Gestalt eines Mitteldiachyms. Vielleicht aus dieser Entwicklung können wir *Encephalartos* ableiten: Die Zähne an den Fiedernerven erinnern etwas an *Bowenia*. Die Blattlamina ist extrem verdickt. Die Epidermis der Oberseite mit deutlichster Effiguration der Außenwände ist von einer mehrschichtigen Hypodermis als einem Kohäsionswasserspeicher umgeben. Darunter ist eine deutlichste Lage langgestreckter Palissaden. Nun kommt ein Mesophyll mit Schleimgängen zwischen den Bündeln.

Das Mesophyll hat einen deutlich plattigen Bau, den man auf dem Querschnitt deutlich ebenso erkennt wie die schiefe Richtung der Palissaden. Gegen die Unterseite werden größere und dichtere Zellen abgeschnürt. Nun kommt wieder eine deutliche durch Kohäsionszug und starre Wandungen Wasser aufnehmende und speichernde Hypodermis, darauf die Epidermis.

An das aus in die Quere gestreckten Zellen bestehende Mesophyll stoßen die Bündel, die mit einer mehrfachen Scheide umgeben sind. Der Bau läßt wieder Zentripetalholz und schwaches Transfusionsgewebe erkennen.

Im Stiel der ersten Blätter mußten wir bei *Dioon* ebenfalls die Schleimgänge vermissen. Der sonstige Bau war dem von der erwachsenen Pflanze fast gleich. Die Bündel waren also schon von einer starren Scheide umgeben, an die das Zentripetalholz in kräftigster Ausbildung einseitig anschloß.

Der Bau der jungen Blätter war offenbar vereinfacht oder auch der Stammform näher; sie sind weicher. Die Gewebe glichen eigentlich völlig denen bei *Bowenia*. Nur war das Mesophyll etwa zur Andeutung von Palissaden und Mesophyllplatten geschritten.

Es erübrigt sich eigentlich die Anatomie der Wedelstiele der erwachsenen Pflanze mit ihrem prachtvollen zentripetalen Holz und Schleimgängen zu schildern. In den Blättern der Stücke ist der Schleimgang auf den zentripetalen Holzteil direkt aufgelagert. Das Transfusionsgewebe ist sehr deutlich von diesen innerhalb der dicken Scheide unterschieden. Das Mesophyll hat reichlich Bastfasern. Die Hypodermis und Epidermis ist stark verholzt. Die Palissaden sind nicht sonderlich von dem wenig gestreckten Mesophyll unterschieden.

Während wir hier bei den *Zamia*e eine Reihe haben, die wir mit einem gewissen Rechte etwa den *Agathis* oder Araukarien der Sektion *Imbricatae* analogisieren können, weil sie die Versorgung der verbreiterten Blätter durch viele Bündel unternehmen, können wir *Cycas* selbst mit *Podocarpus* vergleichen.

### *Cycadeae*

Der Unterschied liegt in der ausgeprägten Mittelrippe. Diese finden wir auch schon bei *Helminthostachys* unter den *Ophioglossales*. Während aber dort echte Nerven abgingen, etwa nach Art von *Gnetum*, ist hier die Gestalt in vieler Hinsicht eine merkwürdige Konvergenz zu den *Podocarpeae*. Daß man das als eine Verwandtschaft gedeutet hat, ist verständlich, wenn man die Neigung, Spitzenentwicklungen miteinander zu verketteten, bedenkt.

Der Querschnitt der Wedelstiele der Keimpflanzen unterscheidet sich kaum von denen der Bowenien. Es ist nur die Gegenwart von Schleimgängen und die Anhäufung von Gerbstoffzellen um den Siebteil des Bündels abweichend.

Die Wedel der Keimpflanzen haben noch keine extrem verdickte Epidermis. Die Hypodermis fehlt. Dagegen ist die Gegenwart der Pallisaden und eines Plattenmesophylls eigenster Prägung unverkennbar. Gegen die Unterseite liegen Schwammparenchymzellen. Sofort aber ist *Cycas* auf dem Querschnitt bei aller Gleichheit unterschiedlich von *Podocarpus*. Das Zentripetalholz ist unverkennbar. An dieses schließt das Transfusionsgewebe an. Dieses geht hinaus oder ist an vielen Stellen mit dem als Tracheiden deutlichst ausgebildeten Mitteldiachym verknüpft. Der Unterschied besteht aber gegen *Podocarpus*, daß hier dieses Gewebe mit dem Transfusionsgewebe verschmolzen ist. Mitunter findet man dickere Stränge, die Seitennerven sein könnten. Die einzelnen Züge der Tracheiden sind getrennt und sie verlaufen von den lebenden Diachymzellen begleitet. Während man bei *Podocarpus neriifolius* unvermeidlich daran erinnert wird, daß eine Verzweigung des Bündels in der Nadel entsteht, drängt sich hier der Gedanke auf, daß dies Gewebe aus einer Nervenverzweigung durch Umwandlung entstanden ist. Die Scheide aus den inhaltsreichen Zellen umgibt auch das Bündel in der Lamina.

Die Betrachtung des Baues der erwachsenen Wedelteile von *Cycas circinalis* ergibt die merkwürdigsten Bilder in der unteren Epidermis mit der Erzeugung der Gruben, in die die Stomata



versenkt sind. All das ist aber so oft beschrieben, daß wir uns nicht nochmals damit abgeben wollen. Das Mitteldiachym ist hier völlig nach Art der *Podocarpus*-arten gebildet und doch ist es wieder verschieden. Ein Blick durch das Polarisationsmikroskop gibt uns sofort das Fehlen des Besatzes der Wandungen mit Oxalaten. *Cycas revoluta* ist im Grunde völlig gleich. Einer Merkwürdigkeit möge Erwähnung getan werden, weil auch diese bei Koniferen auftritt. Das Bündel ist offenbar im Primärholz aufgeteilt, dagegen das Zentripetalholz geht wieder zusammen.

Wir sehen also Typen durch Ausbildung eines Mitteldiachyms erscheinen, die stark an *Podocarpus* erinnern. Bereits der Unterschied im Bau des Stammes und die Wedel lassen erkennen, daß *beides* abgeleitete Dinge sind und wir uns schwer hüten müssen, Konvergentes miteinander als Verwandtes zu vergleichen. Das Zentripetalholz und der Gegensatz dazu, das alleinige Vorkommen von Zentrifugalholz gibt sofort Aufschluß, wenn auch das Transfusionsgewebe in beiden Fällen zugegen ist.

### Schlußbetrachtung und Zusammenfassung

Als Ausgangspunkt für die Entwicklung der Koniferen eignen sich am besten die *Selaginellaceae*. Mit ihren beiden Kotyledonen und den auf sie folgenden gekreuzt gestellten Wirteln der Anfangsblätter erinnern die Keimlinge ungemein an die Koniferen. Später machten sich oft Entwicklungen zur Anisomerie der Blätter geltend, welche ebenfalls gewisse Analogien zu den Nadelhölzern aufweisen. Betrachtet man die Nadeln und Schuppen, so sind in vieler Hinsicht die eigentlichen *Lycopodiaceae* noch viel ähnlicher. Es sind Analogien und vielleicht auch Homologien, die sich in den Namen mancher *Lycopodium*-Arten widerspiegeln. Viele Formen dieser haben unterhalb der Nadeln und oberhalb jene merkwürdigen Nadelpolster. Ja bei gewissen Formen wie *L. alpinum* und *Chamaecyparissus* beobachten wir das Verkümmern der Nadeln und das Auftreten der Polster.

Will man diese Polster völlig verstehen, so kann man sie einerseits als das primär Gegebene ansehen, das man mit den Dornen und Auswüchsen der *Psilophyten* homologisieren könnte. Das würde durch die „exogene Entstehung“ der Blätter an den Meristemen aus Dermatogen und einigen Schichten Periblem seine Stütze finden. Später werden, auch heute noch, ich möchte sagen endogen, adventiv die Gewebe dazugegeben, welche das Blatt und

die Nadel ausmachen. Durch solches gleitendes Hineinwachsen von tiefer gelegenen Schichten mag sich wohl der Widerspruch zwischen der Periklinalchimärenerklärung von BAUER und der gegenwärtigen anatomischen Auffassung der Blattenstehung klären. Wir fassen das Polster als das phyletisch sowohl wie ontogenetisch Primäre auf. In diesem Polster entsteht erst endogen adventiv unter Benützung von Rinden- und Polsterzellen die Hauptmasse des Blattes und dessen erste Form, die kaum dorsiventrale undifferenzierte Nadel.

Dieses Polster hat nun bei den Formen mit lange erhalten bleibenden Nadeln seine Dehnbarkeit und Wandelfähigkeit erhalten. Die Blattpolster nach Art von *Araucarien* der Sektion *Colymbea* sind das Verhalten der Polster an Stämmchen mit sekundärem Dickenwachstum, der Haplostelen oder auch Siphonostelen und Eustelen, die unserer Ansicht nach die Typen sind, die dem Urzustand des Bündels am nächsten kommen. Wir können also von einer Polsterligula reden.

Die Ligula der *Selaginellaceae* ist also nicht das ursprüngliche Organ, sondern durch Spezialisierung entstanden und zu einem Aufnahmeorgan umgewandelt. Die Polsterligula ist damit die Stammform der Ligula der *Selaginellen*, der Saugligula, und der feinen Fruchtschuppen von *Cunninghamia*. In den Reihen der Koniferen ist daraus die umfangreiche Fruchtschuppe geworden. Das mag vielleicht mit der Vergrößerung der Zapfen bei der Reife mit dem Dickenwachstum dieser ausdauernden Sprosse zusammenhängen.

Obwohl gerade diese Gedankengänge an eine Anreihung der *Araucarien* an die *Lycopodiales* oder an die ehemaligen *Poly-copodiales* mahnen, so ist die Entwicklung dieser Familie heute nur in Lücken an rezenterem Materiale zu studieren. Die Keimblätter sind hier entweder in Zweizahl vorhanden und blattartig geformt. Von den Anpassungen an eine hypogäische Keimung und an eine Ruheperiode, nach dem Festhaften im Boden sehen wir hier als Spezialisierungen ab. Bei vielen ist die Zahl der Kotyledonen vermehrt. Es ist so als ob der nächste oder die nächsten Wirtel nach unten verschoben wären und die Spezialorganisation der Kotyledonen angenommen hätten. Die Familie ist in den Folgeblättern zwei Richtungen gegangen. Einerseits ist die Schuppe verbreitert und die Zahl der Stränge dabei vermehrt worden. Wir kommen so zu Formen nach Art von *Agathis*. Oder die Nadel-

form wurde andererseits, wie die Keimungsgeschichte auch hier bei manchen Formen zeigt, aufgegeben und das Polster übernahm unter Reduktion der Nadel auf die Spitze die Assimilation. Wir kommen zu Dingen mit viel Ähnlichkeit mit den *Cupressineae* innerhalb der Sektion *Eutacta*.

In der Keimung und in der Gestalt der darauf folgenden Blätter hat die *Cunninghamia* viele alten Dinge beibehalten, die den *Araucariaceae* verloren gegangen sind. Es hat der Keimling hier zwei Keimblätter, das ist, wie gerade angedeutet, das Ancestrale. Darauf folgen zweigliedrige Wirtel, die genau wie bei *Selaginella* senkrecht dazu gestellt sind. Durch Erzeugen von Plus- und Minusseiten bewerkstelligt der Keimling ein Verdrehen und Auseinanderziehen der Wirtel und damit ergibt sich eine zerstreute Blattstellung. Da die Nadeln noch keinen Stiel herausgearbeitet haben, erfolgt die Scheitelung an Seitenzweigen durch Verdrehen des Blattgrundes über dem Polster. Diese alten *Taxodiaceae* im weiteren Sinne sind fast ursprünglicher als die *Araucariaceae*. Die beiden ersten Gruppen, die hieraus abzweigen, sind, von *Sciadopitys* abgesehen, die beiden Familien der *Abietineae* und *Pineae*. Ob wir hier von Familien oder nur Unterfamilien reden, ist für diese Gedankengänge wertlos. Die

#### *Abietineae*

behalten den Mangel einer Gliederung in Kurz- und Langtrieben bei, der die andere Gruppe scharf abzeichnet. Nur bei der in der Keimung alles andere als unspezialisierten *Keteleeria* sind noch die beiden Kotyledonen allein geblieben. Die anderen Gattungen haben eine Vermehrung der Zahl, die hier ebenfalls wie bei den *Araucarien* als ein Übertragen der Funktionen auf sonst höher gelegene Wirtel und Blätter zurückzuführen ist.

Die *Abies*-Arten sind nun unmittelbar dazu geschritten, die Dorsiventralität zu betonen. Der Innenbau ist ebenso dieser organographischen Gestalt angepaßt. Die Nadel setzt sich vom Polster ab und am Grunde der Nadel ist die Drehung auf den hier als Stiel ausgebildeten Grund übertragen, so daß die Seitentriebe so gescheitelt sind, daß die organographische und die physiologische Unterseite zusammenfallen und nach unten liegen.

Andere Wege ging *Pseudotsuga*. Die Dorsiventralität der Benadelung ist durchgeführt, bevor die Nadeln sich innerlich zu dieser Gestaltungsart vollkommen ausgebildet hatten. Die Zweige

sind im wahrsten Sinne des Wortes flach gedrückt; die oberen Nadeln legen sich ohne Drehung nach unten und vorne. Die unteren nach oben und vorne. Da die morphologische Unterseite noch nicht vollkommen als physiologische Unterseite ausgeprägt ist, so kann das ohne weitere Veränderung geschehen. Die Entfaltungsbewegungen erfolgen in dem Blattgrunde, doch ist gleichzeitig auch das Polster als Stiel abgesetzt. Wenn nun bei *Tsuga* die beiden Seiten der Nadel ausgebildet werden, so liegen die oberen Nadeln funktionswidrig. Sie verkümmern, wir kommen zur Anisophyllie.

Einen wesentlich anderen Weg gehen die *Picea*-Arten. Zunächst ist der Stiel der Nadeln aus dem Polster gebildet, das ist also hier wie bei den *Pineae*. Die Nadel gibt die unscharfe Dorsiventralität fast völlig auf. Die Nadeln stehen in allseitiger Stellung ohne fixe Lichtlage; die richtige Stellung bekommen die Nadeln durch Wachsen der ganzen Zweige. Wenn nun auf etwas geänderter Bahn die Dorsiventralität bei *P. omorica* wieder herauskommt, so kann die Unterseite nicht mehr in das „alte Geleise“ zurückgeschraubt werden, sondern die Oberseite wird durch Förderung der Gliederung zur physiologischen Unterseite. Es ist nun ungemein interessant, daß die nun damit einsetzende Scheitelung wieder andere Bahnen geht. Sie erfolgt durch Legen nach vorne und Schwenkung der seitlichen. Die Unterseite der oberen Nadel steht nach oben, aber sie ist eine physiologische Oberseite. Die zur physiologischen Unterseite gewordene morphologische Oberseite der unteren Blätter steht verkehrt.

Es gibt noch eine dritte Möglichkeit, die Nadeln in die funktionsrichtige Lage zu bringen. Diese ist nicht hier, sondern bei *Juniperus* verwirklicht. Dort werden die Seitenzweige bei *J. nana* geneigt und so kommen die schwer verdrehbaren Nadeln der Dreierquirle in die richtige Lage. Auch dort ist der Weg: Aufgabe der normalen Dorsiventralität und deren Wiedererlangen. Es erhält wiederum die Oberseite die Streifen und Stomata.

In der Nadelgestalt und besonders im Polsterstiel der Langtriebe gehen die

#### *Pineae*

in den Zedern den gleichen Weg wie *Picea*. Die Zedern kommen im Bau der Blätter den Urtypen vornehmlich an den Langtrieben nahe. Die Kurztriebe pflegen dagegen die Entwicklung auf *Pinus* voranzunehmen. Die unscharfe Dorsiventralität wird allmählich

in Allseitigkeit ohne fixe Lichtstellung umgewandelt. Dadurch kommen Armpalissaden usw. in Erscheinung. An die Zedern schließt sich die Entwicklung auf *Pinus* an, die diese Richtung der Kurztriebe ohne fixe Lichtstellung sowohl ihrer selbst wie der Nadeln ins Extrem treiben. Die Verarmung der Kurztriebe und die Wandlungen der Blattgestalt kann man bei der Keimung deutlich verfolgen. Die beiden Entwicklungen der Gattung *Pinus* gehen etwas verschiedene Wege. Die im Bündel primitiveren *Haploxylo* betonen die Oberseite, die *Diploxylo* die Unterseite der Nadeln extrem. Kennzeichnenderweise findet man in der Jugend haploxylo Nadeln, wo sonst zwei Bündel da sind.

Durch perennierende Nadeln zeigt *Larix* die Abstammung von *Cedrus* an. Wir haben daselbst eine deutliche Entwicklung der Nadeln zu dorsiventraler Gestaltung, die am vollkommendsten bei *Pseudolarix* in den dorsiventralen Kurztrieben erreicht wird. Die höhere Transpiration der Nadeln und der Laubfall sind durch eine Umwandlung der Bündel begleitet.

Innerhalb der Familie der

#### *Taxodiaceae*

im engen Sinne beginnt eine Entwicklung sich abzuzweigen, die zu manchen Analogien mit den *Pineae*, besonders *Larix*, führt. Nur ist alles durch die zunächst betonte Dorsiventralität der Nadeln und der Benadelung modifiziert. Dabei ist das Polster erhalten geblieben und nicht wie bei den *Abietineae* und *Pineae* zu einem braunen Gewebe geworden, das der Rinde aufliegt. Die endogene Korkentstehung dieser Familien bekommt damit ein etwas anderes Gesicht. Die Drehung erfolgt mit dem Blattgrunde, dieser wird dabei gerne etwas seitlich eingepreßt. Wir werden die Spuren davon bei den Schuppen der Abkömmlinge von *Sequoia sempervirens* wiederfinden. Diese Verdrehung des Grundes der Nadeln erzielt innerhalb der *Taxodien* eine eigene Umwandlung der schiefen Blätter. Die Nadeln sind nach vorne gelegt, um in die richtige Lage zu kommen, das hat einen schiefen Grund zur Folge. Dieser bleibt lange erhalten bis zu den *Taxaceae*.

Die Keimblätter sind bei *Sequoia sempervirens*, welche ein ziemlicher einfacher Typ ist, noch zu zweien. Sehr bald kommt es zur Vermehrung. Nachdem in der Jugendform die Wirtel mit doppelten Gliedern vorhanden war, haben wir an der erwachsenen Pflanze eine zerstreute Stellung. Die Jahrestriebe sind scharf

gegeneinander abgesetzt. Das bleibt in den *Taxodien* erhalten. Dabei kommen blattartige Kurztriebe heraus, die abfallen. Bei *Glyptostrobus* gibt es Dornen als Reduktion der Nadeln, wobei aber die Gestalt der Kurztriebe bleibt. Die Innendifferenziation dieser Nadeln bitten wir im Texte nachzusehen.

Von den *Taxodien* geht die Entwicklung nach zwei Seiten, einerseits auf die *Cupressineae*, andererseits auf die

#### *Cephalotaxae.*

Die Form der Nadeln erleidet innerhalb dieser Familie, den angeschlossenen *Taxae* und vielen *Podocarpeae* (*Saxegothea*) kaum eine Änderung. Blattgrundstiele kommen höchstens bei *Taxus* heraus und die Harzgänge gehen verloren.

Innerhalb der *Podocarpeae* kann man zwei Richtungen verfolgen. Erstens die Herausarbeitung der Nadel, so daß sie zum Blatte wird, andererseits die Schuppen und Polsterphyllocladien stellen diese beiden Pole dar.

Mit dem Erlangen der breiten Blätter kommt der Blattgrundstiel heraus. Die Verdrehung macht zunächst der Blattgrund, zuletzt wird sie in den Stiel verlegt.

Der Innenbau muß eine weitgehende Wandlung durchmachen. Es kommt zur mächtigen Entwicklung des Transfusionsgewebes, so daß es die Nervatur ersetzt, wenn man nicht die Seitennerven als aus diesem entstanden annehmen will. Wo diese Richtung nicht eingeschlagen wird, erlangt das Plattenmesophyll die Gestalt zum Hydrostereom. Die Kurztriebe verschwinden, es gibt nur Langtriebe. Die Größe der Blätter ermöglicht eine Verringerung der Verzweigung. Wir haben den einen Weg zur Vergrößerung der Nadeln zum Blatte. Der zweite Weg war die Ausbildung des dorsiventralen Kurztriebes. Der dritte ist das Polsterphyllocladium.

Die beiden letzten Wege gehen ebenso wie der vierte, das eigentliche Phyllocladium, zunächst über die Aufgabe der Dorsiventralität. Die Nadeln verkümmern zu Dornen und Schuppen. Die Polster bleiben als assimilierender Belag des Stengels vorhanden. Es bilden sich wieder Kurztriebe heraus. Diese verkürzen sich unter Erlangen eines dorsiventralen Baues. Es kommt zur Bildung eines Polsterphyllocladiums, an dem sich die Blattpolster und die Verzweigungen der Achse beteiligen. Wir machen darauf aufmerksam, daß die Entwicklung der Ontogenie von *Dacrydium* wie *Phyllocladus* die Phylogenie wiedergibt.

Die Betrachtung dieser Dinge gibt uns den Schlüssel zu der analogen Entwicklung von *Sciadopitys*. Gründe, die in der generativen Organisation liegen, beweisen die Analogie und den Anschluß direkt an *Cunninghamia*. Die Entwicklungsgeschichte zeigt auch hier den Weg. Es werden die Keimblätter gefolgt von dorsiventralen Nadeln. Nun kommen Schuppen mit langen Polstern. In ihren Achseln stehen die Polsterkurztriebe, welche zumeist der Achse völlig entbehren, nur selten kommt diese noch in Erscheinung. Es ist das Extrem eines nadelartigen Polsterphyllocladiums. Die beiden Höcker der Spitze sind die Schuppen.

Durch *Sequoia gigantea* und *Cryptomeria* geht eine gleitende Reihe zu dem *Cupressineae*. Für das Ziehen der Linien sind die Jugendformen ungemein wertvoll. Die Entwicklung geht hier zur Dorn- und Schuppenbildung langsam über. Die Dornen stellen die Übergänge dar. Zunächst wird die dorsiventrale Nadel aufgegeben und aus der Jugendform der noch nicht innerlich dorsiventralen Nadel geht die Entwicklung, die wir heute noch in den *Retinospora* (oder mit GOEBEL *Retinispora*)-Formen fixieren können.

Besonders die *Actinostrobeae* zeigen alle Übergänge in der allseitigen Beschuppung zur aufrechtgestellten Entwicklung eines Flachzweigsystemes bis zu dessen Umlegen und Dorsiventralwerden. Es wird hier durch ein Zweigsystem eine Art Blatt erzeugt, ohne daß die Entwicklung der Polsterzweige zu so extremen Bildungen wie *Phyllocladus* führt. Die Entwicklungsgeschichte läßt deutlich die einzelnen Etappen erkennen, vornehmlich *Widdringtonia* und *Callitris* sind interessant.

Aus dem Grunde dieser Entwicklung zur Aufgabe der Dorsiventralität der Nadel muß sehr früh die Reihe der

#### *Junipereae*

herausgegangen sein. Diese erlangen den dorsiventralen Nadelbau wieder. Nur geht es wie bei der *Picea omorica* durch „verdrehte Organisation“. Das heißt, die morphologischen Seiten vertauschen ihre Funktion. Es kann aber auch diese Variante die Entwicklung zur Schuppe nicht aufhalten. Doch kommt diese etwas modifiziert heraus.

Drei anatomische Merkmale eignen den Koniferen im Blattbau: die Oxalatbildung in den Wandungen, die Plattenmesophylle und das Transfusionsgewebe.

Während das letztere bei den *Ephedraceae* nicht überall vorhanden ist, sind die beiden anderen hier deutlichst zugegen. Von den *Tumboaceae* wissen wir sicher das Vorkommen bis auf das Plattenmesophyll. Bei *Gnetum* ist höchstens das Transfusionsgewebe in der Jugendform angedeutet.

Diese Gruppe von Familien, die man natürlich die *Gnetales* nennen kann, möchten wir am liebsten an den Grund der *Podocarpeae* anschließen. Dazu veranlassen uns besonders die generativen Organe und die oben angeführten Merkmale. Die Entwicklung der Blätter muß zunächst den Weg der Bündelverzweigung gegangen sein. Daneben geht allerdings auch die Erzeugung von Nerven durch das Transfusionsgewebe nach Art von *Podocarpus neriifolius*.

Durch die anatomischen Merkmale ist *Casuarina* deutlich von der ihr äußerlich ähnlichen *Ephedra* unterschieden. Wir haben im Gegensatz zu den echten Rutensprossen von *Ephedra*, bei deren Bildung die Polster unbeteiligt sind, Polsterphyllocladien mit sehr vielen Blättern. Einen solchen Reichtum der Wirtel an Gliedern kennen wir von den Koniferen nicht. Die Oxalate sind intrazellulär, nicht intraparietal. Das Transfusionsgewebe von *Casuarina* trägt auch ein anderes Gepräge, bei *Ephedra* fehlt es zudem. Besonders verschieden ist die Lagerung von Kieselkörpern in der Epidermis. Das ist ganz nach Art mancher *Amentales*. Wir lehnen daher die Verkettung mit den *Gnetales* ab. Die Merkmale sind nur analog.

*Ginkgo* zeigt die größte Ähnlichkeit im Blatte mit manchen *Botrychiaceae*. Es fehlen die meisten Koniferenmerkmale: das Plattenmesophyll, die Harzgänge, das intraparietale Oxalat. Die *Cycadales* gleichen dem, obwohl in den Spitzen mancherlei Ähnlichkeiten wie das Hydrostereom bei *Cycas* herauskommen kann. Besonders wäre das Verlorengeden von intrazellulärem Oxalat sehr merkwürdig und das Wiederkommen bei den *Gnetales* oder den *Angiospermae* kaum verständlich.

Die *Cycadaceae* haben außer dem auch bei *Ginkgo* vorhandenen Transfusionsgewebe ein deutliches Zentripetalholz. Dieses läßt sich besonders durch seine Entwicklung nach der Stammseite erkennen und von dem seitlich entstehenden Transfusionsgewebe unterscheiden. Die Ähnlichkeiten der Stomata ist auch keine völlige Gleichheit. Diese sind besonders bei *Cycas* stark modifiziert.

Wir begehen beim Verketteten der *Koniferen* mit dem *Cycadaceae* den Fehler, Spitzenentwicklungen zusammenzuschweißen.



Ganz abgesehen davon ist bei *Cycas* und *Ginkgo* doch die Gestalt des Wedels zu deutlich und von den Polstern der Nadelhölzer ist nichts da.

### Abstract

The most suitable starting point for the derivation of the Coniferae-needles is the seedling of *Selaginella* with its two cotyledons and the verticillate primary leaves. In the *Lycopodiaceae*, the needles of which show much similarity of shape, already we find the needle pulvinus. It is possible that this one represents the primary, the „thorn“ of the *Psilophyta*, wherefrom the leaf is yet to grow.

The pulvinus retains its elasticity and variability on forms with growth in thickness and persistent scales and needles. It would be possible to speak of a pulvinus-ligula and to present it as the original form of the ligula of *Selaginella*. Then the *Lycopodiaceae* and some *Araucariaceae* would be simpler in their shape of needles than the *Selaginellae*. The pulvinus ligula would then also be the primal form of the fine conescales of *Cunninghamia*. The cone-scales on the other *Coniferae* would then represent a transformation; the second integument of the Dicotyles, however, a reduction.

The *Araucariaceae* are a long special development. They show a widening of the needles during increase of the bundles as well a reduction to thorns, during persistence of the pulvinus. The cotyledons are rarely still found in the original number by twos, there are mostly several of them present.

*Cunninghamia* has preserved many of the original properties of the old Coniferae, in some respect much more than *Araucaria*. On the two cotyledons grow the subsequent needles, standing still by twos. The plus-side turns and stretches the whorls and produces a dispersed position.

The group of *Abietineae*, while multiplying the cotyledons in nearly all types, retains much originality.

The *Abies* species show slightly existing dorsiventrality in the needle. Not so *Pseudotsuga*: here the side branches are dorsiventrally provided with needles by raising the needles. Therefore the orientation of the upper needles on its offspring *Tsuga* which increases the dorsiventrality of the needles, must be wrong. This is adjusted by dwarfing.

While the stalk on both grows from the basis of the needle, it is formed on *Picea* from the pulvinus. The formation here gives up the dorsiventrality and creates an equal state on both sides without the position raised to the light. On *Picea omorica* now the dorsiventrality is again attained in the way that the upper side becomes the under side according to its position. The directing of the needles to the front brings them in a position according to function. The whole is a good example for the law of irreversibility.

The third possibility to restore the dorsiventrality is the production of an upper side with stomates and the bending down of the branches which causes the needles of *Juniperus nana* to get into right position.

The *Pinaceae* on the long shoots of the cedars show much more the old form; on the short shoots which here completely lose the dorsiventrality, the development approaches the pines.

*Pinus* in the development of its seedling imitates all the developmental stages of its progenitors. On *Larix* also it is possible to find in the perennial of the needles on the seedling yet an indication of the cedars. On *Pseudolarix* the short shoots become dorsiventral again and the needles adept themselves to it. In the last two species there appear interesting anatomical changes in the structure of the leaf which explain the greater transpiration.

While on the observed lines the pulvini are receding, they are persistent in a narrower sense on the *Taxodiaceae*, they may even be alone preserved in the reduction of the needles. The needles turn with the basis and therefore, when the stem develops from it, a basis with unequal sides is formed. Here also the juvenile form is an exact repetition of the development. The formation of the *Taxodiaceae* has no real perennial juvenile leaves, but they remain preserved longer. From the *Taxodiaceae* the development leads to the *Cephalotaxaceae* which have the same form of the needles, as found on some *Sequoia*. The changes on *Taxaceae* and the basis of *Podocarpeae* (*Saxegothea*) are slight also.

Among the *Podocarpeae* there are two lines: firstly those which produce a broad leaf with the hydrostereom or also a transfusion tissue, by both of which the formation of nerves is substituted or introduced.

Secondly those with the dwarfing of the needles and the production of pulvinus branches which are not any more dorsiventral. These in the pulvinus-phylocladium may again become dorsiventral by a fusion of branches and pulvinus. Here is the study of the seedling also the key for the comprehension of the phylogeny.

From this pulvinus phyllocladium an understanding may be won for the organography of *Sciadopitys* which, however, does not originate from these circles.

The other line leads from the *Taxodiaceae* to the *Cupressineae*. Here we find the classic objects for the study of juvenile forms. It is not intended, to repeat the different ways in detail. The giving up of the indistinct dorsiventrality and the production of scales and pulvinus branches and their becoming dorsiventral again may be emphasized here. In the single lines there prevail distinct varieties which permit to notice clearly the subtle differences of convergence.

The juvenile forms of *Gnetaceae* have much similarity to the *Coniferae*, such as the laminiform structure of the mesophyll. The oxalate in the cellwall and the existence of real cortex phyllocladia distinguishes it of *Casuarina*. Here are quite singular pulvinus phyllocladia, the transfusion tissue is also quite different. On *Casuarina* we find silicious bodies in the epidermis, as they occur on the *Amentales*. The enchainement with the *Gnetaceae* has to be declined.

*Ginkgo* shows in its leaf structure great resemblance to *Ophioglossaceae*. Most of the characters of the *Coniferae*, as lamellar parenchyma, resinducts and the intraparietale oxalate are missing.

The *Cycadaceae* besides the transfusions tissue have a distinct centripetal xylem, which is their characteristic feature. Despite the similarity of the transfusion tissue and hydrostereom on *Cycas* there exists no relation to the *Coniferae*. The loss of the intercellulare oxalates would be too remarkable, especially as this is present in the *Gnetales*. The similarity of the stomates besides is no perfect equality.

In connecting the *Coniferae* with the *Cycadaceae* we make a mistake in considering the terminal development only.

## Literatur

1. KARNY, Die Methoden der phylogenetischen Forschung. Abderhalden, Handbuch der biol. Arbeitsmethoden, Abt. IX, 3. — 2. PORSCH, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905. — 3. PILGER, Gymnospermae bes. Coniferae in E. P. Die Nat. Pflanzenfamilien. 2. Aufl. 1926. Bd. 13. — 3a. BEISSNER, Handbuch der Nadelholzkunde. 1909. 2. Aufl. — 4. DOLLO, Les Céphalopodes déroulés et l'irréversibilité de l'évolution. Bijdr. Dierk. 2, 215—226. Amsterdam 1922. — 5. BEISSNER, Berichte d. D. Bot. Ges. VI. — BEIJERINCK, L. Beißners Untersuchungen bezüglich der Retinosporafrage. Verzelde Geschriften, 2, 283—293. Delft 1921. — GOEBEL, Über Jugendformen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzb. Akad. München. Math.-phys. Kl. 5. XII. 1896. 447—449. — 7. OUDEMANN, Das Dollosche Gesetz der Irreversibilität. Arch. f. Nat. 86 A9. 1920. 2—10. — MEZ, Zur Theorie der Phylogenetik. Mez, Archiv. 1926. XVI. 413—434. — 9. ENGLERT, Beitr. z. vergl. Anat. süd-am. Lycopodium-Arten und deren Stellung im System. Mez, Archiv. 1925. XI. 314—360. — 10. WORSDEL, 1897. zit. nach Lotsy. — 11. BERNARD, Beih. bot. Centr. 1904. 17 1907. 22. — 12. THOMAS, Zur vergl. Anat. d. Coniferenblattes. Pringsh. Jahrb. Bd. IV. — 12a. HABERLANDT, Pflanzenanatomie. 6. Aufl. 1924. S. 367. Anm. 22. — 13. LOTSY, Botanische Stammesgeschichte. 1911. 3 Bde. I. T. Jena. — 14. GOEBEL, Organographie der Pflanzen. — 15. ZIEGENSPECK, Haploidgeneration. Mez, Archiv. 1927. XVII. 212—312; Kritisches und Strittiges. Mez, Archiv. 1926. XVI. 218—268; Stelärtheorie. Mez, Archiv. 1925. X. 4—10; Stammbaum und Phytopaläontologie. Mez, Archiv. 1925. IX. 37—48; MITSCHKE, Coniferen. Mez, Archiv. 1925. XI. 104—145. — 16. HOOKER, Flora tasmanica. — 16a. GEYLER, Einige Bemerkungen über Phyllocladus. Abh. Senk. Ges. XII. — 17. MEYER, Fritz J., Das trophische Parenchym. Linsb. Handbuch; ZIEGENSPECK. Besprechung davon in Mez, Echo I. — 18. ENGELMANN, Revision of the Genus Pinus. Trans. St. Louis Acad. Sc. IV. 1880. 161—185. — 19. CHAUVEAUD, La constitution des plants vasculaires révélée par leur ontogénie. Paris 1921. — 20. WETTSTEIN, Handbuch der Systematik. — 21. SEWARD and SOFORD, The Araucariaceae recents and extincts. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1906. Ser. B. 197; EAMES, The Morph. of Agathis australis. Ann. of Bot. 1913. 26. 1—38. — 22. CARIÈRE, Rev. hort. 1869. XL. 100—151. — 23. MEYER, A., Bot. Praktikum. I. Jena 1907; HABERLANDT, Pflanzenanatomie. 1924. S. 262 usf. — 24. ZIEGENSPECK und FUCHS, Achsen der Orch. I. 1926. Mez, Arch. XIV, 165—260, II. 1927. XVI, 360—413. — 25. RENNER, Porenweite der Zellhäute in ihrer Bez. zum Saftsteigen. 1925. Ber. d. Dt. Bot. Ges. 53, 207. Siehe G. MIELBACH, Diss. Jena. — 26. MÜLLER, Bot. Zeit. 1906. S. 53; KRÖMER, 1903, Bibl. both. 59; PLAUT, Ber. Deutsch. bot. Ges. 191, 533. Das weitere Litt. Ders., Festschrift Hohenheim. 1919. — 27. KAUFHOLZ, Beitr. z. Morph. d. Keimpfl. Diss. Rostock. 1888. — 28. SILVA TAROACA und CAMILLO SCHNEIDER, Unsere Freilandnadelhölzer. 1923. Holder-Pichler, Wien-Leipzig. — 29. MARKGRAF, Gnetales in E. P. Siehe Nr. 3. — 30. FREY, Nägelis Micellartheorie Ostwalds Klassiker der exact. Nat. Nr. 227. 1928. — 31. SOLEREDER, Systematische Anatomie. — 32. FUCHS, Chemie des Lignins. Springer 1926. — 33. ZIEGENSPECK, Ergußwachstum in Mez, Archiv. XXI. 1928; Zur Theorie der Wachstums- u. Bew.-Mech. Dasselbst.

Siehe auch HABERLANDT, 12a. — 34. KLEMM, Über den Bau der bebl. Zweige der Cupressaceae. Pringsh. Jahrb. 1886. — 35. KRAUS, Über den Bau der Cycadaceenfiedern. Pringsh. Jahrb. 1865. — 35. REINHARDT, Die Membranfalten von Pinus. Bot. Zeit. 1905. — 37. MARKFELD, Die Blattspurgänge immergrüner Pflanzen und das Dickenwachstum. 1885. Flora. S. 33. — 38. JEFFREY, Mem. Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. VI, 1. S. 33. — 39. HICKEL, Graines et Plantules des Conifères

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [26](#)

Autor(en)/Author(s): Ziegenspeck Hermann

Artikel/Article: [Die Nadeln der erwachsenen und keimenden Koniferen und die Phylogenie dieser Klasse, eine phylogenetisch-anatomische Studie 257-348](#)