

B O T A N I S C H E S A R C H I V .

Zeitschrift für die gesamte Botanik.

Herausgegeben von Dr. CARL MEZ,

Professor d. Botanik a. d. Univers. Königsberg.

II. Band, Heft 2.

Ausgegeben am 15. August 1922.

Verlag des Herausgebers, Königsberg Pr., Besselplatz 3 (an diese Adresse alle den Inhalt der Zeitschrift betreffenden Zuschriften) - Kommission: Verlag des Repertoriums, Berlin-Dahlem, Fabeckstrasse 49 (Adresse für den Bezug der Zeitschrift).
Alle Rechte vorbehalten. Copyright by Carl Mez in Königsberg 1922

Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der Gymnospermae.

Von KARL KIRSTEIN (Königsberg Pr.).

Diese im Juni 1918 als Dissertation erschienene, längst vergriffene Arbeit wird auf Wunsch vieler Abonnenten des Bot. Archivs in gekürzter Form (unter Weglassung der Tabellen) mit Genehmigung des Verfassers wieder abgedruckt.

Im Zusammenhang mit der im botanischen Institut der Universität Königsberg unternommenen sero-diagnostischen Sammelforschung über das System der höheren Pflanzen (1) wurde mir von Herrn Prof. Dr. MEZ die Gruppe der Gymnospermae zugewiesen.

Meine Untersuchungen habe ich bereits 1913 begonnen und hatte sie bei Ausbruch des Krieges bis zu dem in der folgenden Arbeit vorliegenden Umfang gefördert. Der Abschluss sollte damit nicht erreicht sein, sondern es sollten noch weitere Immunisationen erfolgen und von diesen Zentren aus die gewonnenen Ergebnisse teils reciprok geprüft, teils ergänzt und erweitert werden. Besonders wünschenswert erschien die Araucarieae, Taxodieae, Podocarpeae, Actinostrobeae, Thujopsidae und Ephedraceae als Ausgangspunkte für die Serum-Reaktionen zu gewinnen. Zum Teil war das Samen-Material für diese Untersuchungen schon vorhanden, Immunisationen von Kaninchen mit dem Samen-Eiweiss von Biota und Cryptomeria hatten bereits ein Serum mit ziemlich hochwertigem Titer erzeugt. Da wurde ich durch meine Einberufung zum Kriegsdienst an der Vollendung der Arbeit verhindert.

Immerhin haben die durchgeführten Immunisationen und Reaktionen bereits Ergebnisse geliefert, die wissenschaftlich nicht ohne Interesse sein dürften. Da ich nicht weiss, ob eine Vollendung meiner Arbeit in dem geplanten Umfang in der Zukunft mir überhaupt möglich sein wird, lege ich das Fertiggestellte hier vor.

Bei der Verwertung meiner Untersuchungsergebnisse resp. ihrer Interpretation

im Vergleich mit den von anderen Ausgangspunkten aus gewonnenen Anschauungen über die Verwandtschafts-Verhältnisse der Gymnospermen wurde ich dadurch besonders unterstützt, dass durch J. P. LOTSY (2) neuestens eine ganz vollständige Zusammenstellung der Literatur mit genauen Inhalts-Angaben und objektiver Erörterung der bestehenden übereinstimmenden und voneinander abweichenden Ansichten gegeben wurde.

Es wäre mir im Feldlager und neuerdings bei meinem angestregten Dienst in der Heimat nicht möglich gewesen, die grosse und zerstreute Literatur über das von mir in Angriff genommene Gebiet zu verarbeiten, wenn ich nicht in dem bezeichneten Werk die fertige Vorarbeit gefunden hätte. Ich werde deshalb im folgenden nicht die Original-Arbeiten, sondern ihre Reproduktion bei LOTSY zitieren.

Gleichfalls die wertvollste Unterstützung erhielt meine Arbeit durch WETTSTEIN (3) und ENGLER (4); die Bearbeitung der Podocarpeae von PILGER (5) habe ich gleichfalls als Grundlage für meine systematischen Folgerungen aus den sero-diagnostischen Untersuchungs-Ergebnissen benützt.

I. DIE UNTERSUCHUNGS-METHODE.

Als Versuchstiere verwendete ich, wie meine Vorgänger, Kaninchen, die entweder intravenös in die Ohrvene oder meist intraperitoneal mit Samen- resp. Sporenauszügen geimpft wurden. Als Impfmateriale benützte ich entweder mit physiologischer Kochsalzlösung (6) oder mit 0,1% NaOH-Lösung gewonnene Eiweiss-Auszüge. Die Anwendung der stark verdünnten Natronlauge als Lösungsmittel und die Vergleichbarkeit der mittels NaCl und NaOH gewonnenen Auszüge wurde von mir zugleich mit PREUSS (7) erprobt und sicher gestellt.

Ebenso wie PREUSS (8) habe auch ich die Reaktionsextrakte stets mit ESBACH'schem Reagens auf ihren Eiweiss-Gehalt untersucht, um eventuell durch Konzentration oder Verdünnung - soweit dies möglich war - Extrakte von gleichem Eiweiss-Gehalt herzustellen.

Weitere Untersuchungen, die sich auf die technische Verbesserung der Untersuchungsmethode bezogen, wurden von mir behufs Haltbarmachung der Immun-Sera durchgeführt. Es hat sich bei allen zu botanischen Zwecken durchgeführten Serum-Untersuchungen als Misstand ergeben, dass die Immunsera stets rasch aufgebraucht werden mussten. Es ist schwierig und bedingt umständliche Vorsichts-Massregeln, wenn man ein Serum einige Zeit aufbewahren will. Die Infektion der Eiweiss-Lösungen durch Bakterien erfolgt allzu leicht und hat das rasche Verderben der mühsam und kostspielig gewonnenen Immunsera zur Folge. Hat man ein Serum gewonnen, so müssen die damit zu prüfenden Samen alle vorrätig sein, um sofort in ihren Auszügen in Arbeit genommen zu werden. Auch wenn man das Immunserum, wie dies meine Vorgänger und ich taten, im Eisschrank aufbewahrt, ist ein rasches und oft summarisches Arbeiten durch die Verderblichkeit des gewonnenen Stoffes notwendig. Irgend welche Nachprüfungen der gewonnenen Ergebnisse oder die im Lauf der Untersuchung öfters wünschbar werdende Einfügung weiterer Versuche ist unmöglich oder erfordert die Neu-Immunsation eines weiteren Tiers. Auch ist die direkte Nachprüfung der Ergebnisse von anderer Seite ausgeschlossen, wenn das ganze Immunserum verbraucht ist.

Ich wurde daher vor die Aufgabe gestellt, eine dauernde Konservierung der Immunsera zu versuchen; eine Sammlung von solchen sollte zu beliebig späterem Gebrauch im Institut angelegt werden.

Diese Dauerhaftmachung der Immuns-Sera gelingt recht gut durch Eintrocknen derselben. Sowohl im Vacuum in Glasschalen wie an der Luft auf Papier eingetrocknetes Immunserum lässt sich in wohl verschlossenen braunen Gläsern gut aufbewahren und liefert, je nach seiner beabsichtigten Verwendung, mit 0,8% NaCl oder mit 0,1% NaOH gelöst, eine durchaus brauchbare Reaktions-Flüssigkeit. Ich kann besonders die Aufbewahrung auf Papier eingetrocknet empfehlen; nur muss ein zähes, nicht faserndes Papier gewählt werden, weil die kleinen Papierflitterchen leicht Niederschläge vortäuschen können.

In meinen mit *Taxus baccata* durchgeführten Versuchen (siehe die Tabellen Seite

26 - 30 der Originalarbeit) ist das Verhalten auf Papier eingetrocknet gewesen und wieder aufgelösten Immun-serums behandelt und mit den Reaktionen des gleichen in frischem Zustand befindlichen Serums verglichen. Man sieht in allen Fällen, dass die Reaktionen des eingetrockneten Serums ein wenig später eintreten und etwas schwächer sind als die des frischen. Aber nur ein gradueller, nicht ein prinzipieller Unterschied liegt vor und der Versuch beweist, dass das Verfahren, die Immunsera durch Eintrocknen zu konservieren, höchst aussichtsvoll ist.

Die Eintrocknung des Immunserums auf Papier hat aber noch einen weiteren Vorteil, auf den ich besonders aufmerksam machen möchte. Wie schon MEZ und GOHLKE (9) betonen, ist die Dosierung der Sera sowohl wie der Eiweiss-Auszüge überaus schwierig, ja in vielen Fällen auch durch die von LANGE, PREUSS und mir (siehe oben) versuchte Einstellung mittels ESBACH'schem Reagenz nur sehr annähernd zu erreichen. Bei einem eingetrockneten Serum kann ein für alle mal der Titer festgestellt werden, und die Menge der jeweils zu einer Reaktion aufzulösenden Eiweiss-Masse ist, da dem Quadratmass des damit getränkten Papiers proportional, stets mit Leichtigkeit zu bestimmen. Eine wesentliche Verbesserung und Genauer-machung der Untersuchungs-Methode könnte durch ausschliessliche Verwendung solcher erst eingetrockneter und jeweils vor dem Gebrauch wieder gelöster Sera erzielt werden (10).

Bei meinen Untersuchungen verwendete ich fast ausschliesslich die Conglutinations-Methode. Ihr hauptsächlichster Vorteil besteht darin, dass sie in 4 1/2 Stunden vor sich geht, während die Präcipitation 12 Stunden braucht, in welcher Zeit oft schon eine Infektion der Lösungen stattgefunden hat. Ferner lässt sich bei der Conglutination der stufenweise Verlauf der Reaktionen genau verfolgen, wobei die Abtönung zugleich eine Kontrolle für die Richtigkeit ist. Der Präcipitations-Methode habe ich mich nur zur Bestätigung der durch Conglutination gewonnenen Ergebnisse bedient.

Über die Einzelheiten der angewendeten Methode brauche ich nichts auszuführen; ich habe zu gleicher Zeit wie PREUSS (11) im gleichen Raum gearbeitet und seine Angaben über die Untersuchungsmethoden könnte ich nur wiederholen.

II. DIE VON MIR AUSGEFÜHRTEN SERUM-REAKTIONEN.

1. Immunserum von *Abies pectinata*. - Die stärkste Reaktion, in Verdünnung 0,08 nach 20' bereits stark, in Verdünnung 0,001 nach 60' deutlich vorhanden, und sich bis zum Schluss der Ablesung steigend ergab *Abies pectinata* selbst; kaum schwächer, nämlich in Verdünnung 0,08 bei 20' deutlich, bei 0,01 nach 60 bzw. 90', bei 0,005 bei 120 bzw. 150' mit deutlicher Ausflockung, die sich gleichfalls bis zum Schluss der Ablesungen immer mehr verstärkte, reagierten: *Abies Nordmanniana*, *Pinus silvestris*, *Pinus Cembra*, *Pinus Strobus*, *Pinus Thunbergii*. - Erheblich schwächer waren die Reaktionen (bei 0,08 erst nach 40' beginnend) von *Libocedrus decurrens*, *Callitris quadrivalvis*, *Biota orientalis*. - Noch schwächer, erst nach 60' mit deutlicher Ausflockung bei Verdünnung 0,08 beginnend, reagierten *Juniperus communis* und *Cephalotaxus Fortunei*. - Bei derselben Verdünnung und 90' beginnend waren noch unzweifelhaft die Reaktionen von *Taxus baccata* und *Ephedra altissima*. Unter den gleichen Umständen zeigte sich die Reaktion erst nach 120' bei *Podocarpus Mannii*; erst nach 150' bei Verdünnung 0,08 ergaben *Torreya nucifera* und *Selaginella caulescens* (letztere in NaOH-Extrakt) deutliche Reaktion.

Zu den Gymnospermen gerechnete Formenkreise, welche keine Reaktion ergaben, waren: *Araucaria imbricata* (Versuch mit NaCl- und NaOH-Extrakt), *Araucaria brasiliana*, *Cycas revoluta*, *Encephalartos villosa*.

Von Dicotylen reagierte *Magnolia purpurea* in Verd. 0,08 nach 90' deutlich, nach 120' stark, in Verd. 0,02 nach 120' deutlich; *Magnolia hypoleuca* und *M. tripetala* bei Verd. 0,08 nach 120' deutlich; *Magnolia glauca* nach 150' undeutlich.

Über Reaktionen mit Kryptogamen ist zu berichten: *Selaginella Martensii* (NaOH-Extrakt) bei 0,08 und 120': undeutliche Reaktion; *Isoetes lacustris*, *Lycopodium*

clavatum, *Struthiopteris germanica* Reaktion negativ.

Negative Reaktionen zu Phanerogamen: *Anona triloba*, *Calycanthus praecox*, *Nuphar luteum*, *Ranunculus Steveni*, *Berberis vulgaris*, *Alisma Plantago*, *Amarantus caudatus*, *Carya alba*, *Piper nigrum*, *Casuarina torulosa*, *Vicia Faba*, *Acanthus longifolius*, *Cucurbita Pepo*, *Helianthus annuus*.

2. Immunserum von *Picea excelsa*. - Völlig gleich starke Reaktionen, mit 0,08 bei 20', mit 0,005 bei 120' eingetreten und sich bis zum Schluss der Ablesungen gleichmässig verstärkend bei: *Picea excelsa*, *Abies pectinata*, *Pinus silvestris*. - Ganz wenig schwächer, nämlich mit 0,08 erst bei 40' eingetreten und mit 0,05 sich erst bei 150' zeigend mit: *Tsuga canadensis*, *Taxodium distichum*, *Biota orientalis* (bei letzterer Reaktion mit 0,005 schon bei 120'). - Nächst schwächere Reaktionsstufe, mit 0,08 bei 40', mit 0,005 bei 120' bzw. 150' beginnend: *Pseudotsuga Douglasii*, *Pseudolarix Kämpferi*. - Mit 0,08 bei 60', mit 0,005 bei 120' bzw. 150' beginnend: *Cedrus Deodara*, *Libocedrus decurrens*. - Ebenso, aber Verdünnung 0,005 ohne deutliche Fällung, nur mit Trübung: *Juniperus communis*. -- Schwächere Reaktionen innerhalb der Gymnospermen, mit Verdünnung 0,08 bei 90', mit Verdünnung 0,02 bei 120' auftretend: *Ephedra altissima*. - Mit Verd. 0,08 bei 90', mit 0,02 bei 150' auftretend: *Cephalotaxus Fortunei*. - Nur mit Verd. 0,08 bei 90' auftretend: *Taxus baccata*. - Mit 0,08 bei 120': *Torreya nucifera*. - Mit 0,08 bei 150': *Podocarpus Mannii*.

Reaktionslosigkeit mit folgenden Gymnospermen: *Araucaria imbricata*, *Araucaria brasiliana*, *Cycas revoluta*, *Encephalartos villosa*, *Ginkgo biloba*.

Reaktionen mit folgenden Phanerogamen: *Magnolia purpurea* und *Magnolia tripetala* mit Verd. 0,08 von 120', mit 0,02 von 150' ab auftretend: - Mit *Magnolia hypoleuca* und *Magnolia glauca* in Verd. 0,08 von 150' ab vorhanden. - Mit *Calycanthus praecox* und *Anona triloba* nur Trübungen, welche nicht als Reaktionen gewertet wurden.

Reaktionslosigkeit mit folgenden Kryptogamen: *Lycopodium clavatum*, *Struthiopteris germanica*.

Reaktionslosigkeit mit folgenden Phanerogamen: *Nuphar luteum*, *Berberis vulgaris*, *Ranunculus Steveni*, *Amarantus caudatus*, *Carya alba*, *Fagus silvatica*, *Piper nigrum*, *Casuarina torulosa*, *Vicia Faba*, *Cucurbita Pepo*, *Helianthus annuus*, *Acanthus longifolius*.

3. Immunserum von *Pinus silvestris*. - Stärkere Reaktionen als mit der Ausgangsspezies selber, nämlich bei 0,08 schon bei 20' vorhanden und sich bis zum Schluss der Ablesungen gewaltig verstärkend, bei 0,005 von 120' an deutlich mit: *Abies pectinata* und *Picea excelsa*. - Mit 0,08 bei 20' nur Trübung, sonst genau ebenso mit: *Pinus silvestris* (diese mit Verd. 0,005 schon bei 90' positiv) und *Taxodium distichum*. - Reaktionen der Verdünnung 0,08 von 60', der Verdünnung 0,01 von 90', der Verdünnung 0,005 von 150' ab: *Pseudotsuga Douglasii*. - Reaktionen mit 0,08 von 60', mit 0,01 von 150' ab, mit 0,005 nur Trübungen, keine deutlichen Fällungen mehr: *Cedrus Deodara*, *Callitris quadrivalvis*, *Biota orientalis*. - Reaktion mit 0,08 von 90', mit 0,01 von 120' ab, sonst ebenso: *Pseudolarix Kämpferi*, *Taxus baccata*, *Libocedrus decurrens*. - Reaktion mit 0,08 von 90' ab, die Verdünnungen 0,01 und 0,005 nur Trübungen ergebend: *Juniperus communis*. - Reaktion mit 0,08 von 90', mit 0,02 von 150' ab, sonst nur Trübungen, aber 0,005 völlig reaktionslos: *Cephalotaxus Fortunei*, *Podocarpus Mannii*, *Ephedra altissima*. - Schwache aber deutliche Reaktionen mit 0,08 von 90' ab, mit 0,02 nur Trübungen, mit schwächeren Verdünnungen überhaupt reaktionslos: *Torreya nucifera*.

Völlige Reaktionslosigkeit mit folgenden Gymnospermen: *Araucaria imbricata*, *Araucaria brasiliensis*, *Ginkgo biloba*, *Cycas revoluta*, *Encephalartos villosa*.

Reaktion mit Dicotylen in Verdünnung 0,08 von 90', 0,02 von 120' bzw. 150' ab: *Magnolia purpurea*, *Magnolia tripetala*; ebenso, doch 0,08 erst von 120' ab: *Magnolia hypoleuca*, *Magnolia glauca*.

Negative Reaktionen mit Kryptogamen: *Lycopodium clavatum*, *Struthiopteris germanica*.

Negative Reaktionen mit Phanerogamen: *Anona triloba*, *Calycanthus praecox*,

Nuphar luteum, Ranunculus Steveni, Berberis vulgaris, Amarantus caudatus, Carya alba, Fagus silvatica, Piper nigrum, Casuarina torulosa, Vicia Faba, Cucurbita Pepo, Helianthus annuus, Acanthus longifolius.

4. Immunserum von Taxus baccata - Reaktionen: a. Taxus baccata mit Verdünnungen 0,08 und 0,02 von 20', 0,01 und 0,005 von 60' ab. - b. Cephalotaxus Fortunei mit Verdünnung 0,08 von 20, mit 0,005 von 120' ab. - c. Taxodium distichum mit Verd. 0,08 von 20', 0,01 von 90' ab, mit 0,005 nur Trübung. - d. Podocarpus chinensis mit Verd. 0,08 von 90', 0,02 von 120', 0,01 von 150' ab, Verd. 0,005 nur Trübungen. - e. Abies pectinata mit Verd. 0,08 von 60', 0,02 von 90', 0,01 von 120' ab, 0,005 reaktionslos. - f. Picea excelsa 0,08 von 90', 0,02 von 120', 0,01 von 150' ab; 0,005 reaktionslos. - g. Pinus Cembra: 0,08 von 90', 0,02 von 120' ab, 0,01 nur Trübung, 0,005 reaktionslos. - h. Torreya nucifera: 0,08 von 90', 0,02 und 0,01 gleichmässig von 150' ab, sonst reaktionslos. - i. Cedrus Deodara, Biota orientalis, Ephedra altissima: 0,08 von 90', 0,02 von 120' ab; 0,01 nur Trübungen; 0,005 reaktionslos. - k. Ginkgo biloba: 0,08 von 40' ab Trübung, von 90' ab zweifelhafter, von 120' ab unzweifelhafter Niederschlag; 0,01 von 60' ab Trübung aber dauernd ohne sichere Fällung; 0,005 reaktionslos. - l. Juniperus communis: 0,08 von 60' ab Trübung, von 120' ab Ausflockung; 0,02 von 60' ab Trübung, von 150' ab Ausflockung. Stärkere Verdünnungen reaktionslos. - m. Araucaria imbricata, Cycas revoluta: reaktionslos. - n. Selaginella caulescens, Lycopodium clavatum, Struthiopteris germanica: reaktionslos. - o. Magnolia hypoleuca, Rosa rubrifolia, Vicia Faba, Cucurbita Pepo, Helianthus annuus, Acanthus longifolius: reaktionslos.

4a. Immunserum von Taxus baccata, auf Papier eingetrocknet gewesen und wieder gelöst, ergab mit: Taxus baccata, Cephalotaxus Fortunei, Ginkgo biloba, Pinus Cembra, Ephedra altissima die gleichen, nur etwas später eintretenden und etwas schwächer bleibenden Reaktionen wie das frische Serum mit denselben Spezies; Vicia Faba blieb auch hier reaktionslos.

5. Immunserum von Ginkgo biloba. - a. Ginkgo biloba: 0,08 von 20', 0,02 von 40', 0,01 von 60', 0,005 von 150' ab gute, sich bei den stärkeren Lösungen dauernd bis zu sehr starkem Niederschlag vermehrende Fällung. - b. Podocarpus Mannii: 0,08 bei 90', 0,02 bei 120' Fällung; stärkere Verdünnungen nur mit Trübungen. - c. Taxus baccata: 0,08 bei 90', 0,02 bei 150' Niederschlag, sonst reaktionslos. - d. Cephalotaxus Fortunei: 0,08 bei 120', 0,02 bei 150' Niederschlag, sonst reaktionslos. - e. Torreya nucifera: 0,08 bei 150' Niederschlag, sonst reaktionslos. - f. Taxodium distichum, Abies pectinata, Pinus Cembra, Picea excelsa, Ephedra altissima: 0,03 bei 150' nur Trübungen, sonst reaktionslos. - g. Juniperus communis, Araucaria imbricata, Araucaria brasiliensis, Cycas revoluta, Encephalartos villosa: reaktionslos. - h. Selaginella caulescens, Lycopodium clavatum, Struthiopteris germanica, Marsilia Drummondii, Pilularia glabulifera, Isoetes lacustris, reaktionslos. - i. Magnolia purpurea, Vicia Faba, Helianthus annuus: reaktionslos.

6. Immunserum von Cycas revoluta. - Überaus starke Reaktion zu Cycas revoluta selbst, starke Trübungen mit Struthiopteris germanica, auf welche aber, besonders auch weil das Sporenmaterial nicht einwandfrei war, kein Gewicht gelegt wird; sonst Reaktionslosigkeit bzw. nur minimale Trübungen mit: Ginkgo biloba, Taxus baccata, Araucaria imbricata, Abies pectinata, Ephedra altissima, Magnolia purpurea, Vicia Faba, Lycopodium clavatum, Selaginella caulescens, Helianthus annuus.

III. INTERPRETATION DER SERO-DIAGNOSTISCHEN BEFUNDE

1. Die Abietineae

a. Die Stellung der Abietineae im System.

Von den Abietineae wurden drei Formen, nämlich Abies pectinata, Picea excelsa und Pinus silvestris als Ausgangspunkte der Immunisation und damit als Zentra der Untersuchung gewählt. Es zeigte sich, dass alle drei Gattungen nach dem physiologisch-chemischen Verhalten ihres Eiweiss sich so nahe stehen, dass kaum ein Un-

terschied in der Reaktion vorhanden war, ob die Immunsere einer der Spezies mit den Auszügen derselben Art oder mit den Auszügen aus den Samen einer der beiden andern Gattungen zur Verwendung kamen. Dies deutet darauf hin, dass die Abietineae eine besonders fest geschlossene Gruppe darstellen, deren Formen sich phylogenetisch noch recht nahe stehen.

Immerhin ist, wenn auch nicht in der gegenseitigen Reaktion, so doch in den Fernreaktionen nach anderen Formenkreisen hin, zwischen *Abies* einerseits und *Picea* sowohl wie *Pinus* andererseits ein kleiner Unterschied zu beobachten gewesen.

Mit *Abies* allein gelang, um das Wichtigste zuerst zu erwähnen, die Fernreaktion nach *Selaginella* hin. Sie wurde mit NaOH-Extrakt von Sporen der *Selaginella caulescens* gewonnen, die mit Schmirgel-Pulver zerrieben waren, sodass der Inhalt dem Lösungsmittel zugänglich wurde. Diese Reaktion war zwar nur schwach, aber ganz unzweideutig. Etwas weniger deutlich, aber gleichfalls noch genügend beweisend war die Reaktion mit ebensolchem Extrakt von *Selaginella Martensii*.

Mit Sporenextrakt von *Isoetes lacustris* angestellte Versuche führten leider zu keinem Ergebnis, weil zu wenig Material verfügbar war und der Auszug kein mittels der ESBACH-Reaktion nachweisbares Eiweiss enthielt. Überhaupt zeigte sich bei allen mit Sporen gemachten Versuchen, selbst wenn man nur Extrakte mit fremdem Immunserum prüft, dass sehr grosse Mengen von Sporen gebraucht werden und dass die Extrakt-Ausbeute trotzdem sehr gering ist. Es wäre wohl möglich, dass das Schmirgel-Pulver, welches zur Zerreibung der Sporen-Membranen gebraucht wird, auf das Eiweiss adsorbierend wirkt und die Aufnahme durch das Lösungsmittel verhindert resp. vermindert. Alle mit Sporen gemachten Untersuchungen gestalten sich besonders schwierig.

Die Reaktion von *Abies* nach *Selaginella* hin ist von sehr grosser Bedeutung. Sie zeigt, dass der Anschluss der Coniferen nicht an die Cycadaceae geht. Mit *Cycas* wurde keinerlei Reaktion, weder von der einen noch von der anderen Seite her, gewonnen, obgleich die *Cycas*-Samen keinerlei technische Untersuchungs-Schwierigkeiten bieten und reiche Eiweiss-Ausbeute liefern.

Nach diesem Ergebnis haben wir in den Abietineae die ursprünglichsten der heute lebenden Gymnospermen zu sehen. Ihr Anschluss an die Selaginellaceae selbst ist zwar unwahrscheinlich und noch von keinem Forscher behauptet worden. Schon die Struktur der Coniferen-Stämme mit ihren hofgetüpfelten Holzelementen und ihrem Dickenwachstum lässt sich mit den bei den Selaginellaceae vorliegenden Verhältnissen nicht vereinigen. Wohl aber haben wir in den Selaginellaceae als einer der beiden überlebenden Formen der Lycopodiales Ligulatae Verwandte der Lepidodendraceen vor uns; bezüglich deren bereits von SEWARD (12), von völlig anderen Gesichtspunkten ausgehend, wahrscheinlich gemacht wurde, dass sie in die Aszendenz der Coniferen gehören.

Allerdings sieht SEWARD diese Verwandtschaft zwischen den Lepidodendraceae und den Araucarieae, deren nahe Verwandtschaft mit den Pinaecae mir wegen der völlig mangelnden Serum-Reaktion zweifelhaft erscheint; dass aber die Araucarieae zu den Coniferen gehören, ist noch nie in Zweifel gezogen worden und für meine Anschauung ist allein von Bedeutung, dass von SEWARD der Anschluss einer unzweifelhaften Conifere an die Lycopodiales ligulatae, nicht an die Cycadales und demnach an den Filicineen-Stamm angenommen wird.

Wird nun die Abstammung der Coniferen, gleichviel welcher Gruppe derselben, von den Lycopodiales ligulatae angenommen, so ergibt sich die Homologie, dass die Tragschuppe der Abietineae dem Makrosporophyll, die Fruchtschuppe der Ligula homolog sein muss. Die morphologische Erklärung dieser Gebilde, wie sie von SACHS, EICHLER und MASTERS (13) vertreten wird, wäre demnach als zu Recht bestehend anzuerkennen (14). Auch SEWARD (15) hat bereits diese Folgerung gezogen und ich schliesse mich ihr vollständig an.

Damit ist zunächst der alte Streit über den morphologischen Charakter des weiblichen Coniferen-Strobilus, ob er eine Blüte oder eine Infloreszenz darstelle, zu Gunsten seiner Blüthenatur entschieden.

Nachdem durch WORSDELL und ihm in allen Punkten folgend LOTSY (16) die bezüg-

lich des Coniferen-Strobilus bestehenden Meinungsverschiedenheiten dargestellt wurden, erübrigt es sich, hier ausführlicher zu werden. Auf CELAKOWSKY's (17) Konstruktionen, die nach der Aufdeckung der Serum-Reaktion zwischen den Lycopodiales ligulatae und den Abietineen noch phantastischer erscheinen als sie früher schon angesehen wurden, überhaupt einzugehen, ist völlig unnötig.

b. Zur Morphologie des Coniferen-Zapfens.

Nur soweit die hier in Diskussion stehende Frage nach dem Anschluss der Coniferen an die Lycopodiales ligulatae es notwendig macht, sei auf die Theorien über den weiblichen Coniferen-Zapfen eingegangen. Erinnerung sei daran, dass die Meinungsverschiedenheiten zurückgehen auf die morphologische Schwierigkeit, Tragschuppe und Fruchtschuppe in ihrer z. B. bei Abies vorliegenden Anordnung zu erklären.

Ferner aber wurde die Erklärung der Coniferen-Zapfen besonders dadurch erschwert, dass man seine Homologien bei den Cycadaceen suchte. In der Annahme, dass diese Ordnung in die Aszendenz der Coniferen gehöre, sollten auch, wie dort zweifellos, bei den Coniferen die Ovula Rand-Abschnitte des Makrosporophylls sein; ein solches war aber bei keiner Conifere als Ovular-Träger in deutlich und unzweideutig erkennbarer Ausbildung vorhanden, und musste deshalb konstruiert werden. Dies war einer der wesentlichen Gründe dafür, dass STRASBURGER's (18) Theorie, welche in der Fruchtschuppe ein einfaches Caulom sah, von niemand sonst angenommen wurde.

Der Tragschuppe ihren Blatt-Charakter abzuspochen war unmöglich. Mussten nun, der von Cycas gewonnenen Regel zuliebe, die Ovula vom Rande eines Blattes ausgegliedert sein, so musste die Fruchtschuppe als Blattgebilde gedeutet werden. Dies widersprach der Grundregel, dass nur Axen in Blattwinkeln stehen. Demnach musste die Fruchtschuppe ihre Erklärung als von einem congenital abortierten Zweig stammendes einfaches (19) oder doppeltes (20) Blatt finden. Die letztere Erklärung, der sich im wesentlichen auch LOTSY (21) anschliesst, fand die weitest gehende Zustimmung; sie schien besonders durch eine nicht unbeträchtliche Zahl von teratologischen Befunden (22), welche Zweige in den Achseln von Tragschuppen zeigten, wohl begründet.

Mit Recht wiesen aber die Gegner dieser Ansicht (23) darauf hin, dass teratologische Vorkommnisse an sich wenig Beweiskraft hätten und dass gerade die Entstehung von Caulomen an den morphologisch unwahrscheinlichsten Stellen im ganzen höheren Pflanzenreich häufig beobachtet sei.

Zu welchen Konsequenzen die Deutung der Fruchtschuppe als von zwei Blättern eines congenital abortierten Achselsprosses zusammengesetzt führt, zeigt das System LOTSY's, welcher die Coniferen in "Florales" und "Inflorescentiales" einteilt und nur in vielen Einzelfällen zweifelhaft ist, welche Formen der einen, welche der anderen dieser seiner Meinung nach durch ein Merkmal von grosser prinzipieller Wichtigkeit unterschiedenen Gruppen zuzurechnen sind.

Die oben erwähnte, meiner Meinung nach richtige Ansicht, dass die Fruchtschuppe als Ligula der Tragschuppe anzusehen sei, wurde erst von SEWARD bewusst mit der Homologie der Blütenverhältnisse bei den Lycopodiales ligulatae begründet; insbesondere EICHLER ist unklar und von der Erklärung SCHLEIDEN's (24) beeinflusst, welcher in der Fruchtschuppe ein Plazentargebilde sieht. Damit wäre dies Organ den grossen morphologischen Kategorien entrückt und zu einem Auswuchs minderer Dignität, einer Emergenz, gestempelt. Ein solcher Auswuchs der Tragschuppe könnte sehr wohl von den Coniferen, sogar von einzelnen ihrer Tribus, erworben sein und würde keine vergleichenden Ausblicke weder nach der Aszendenz noch nach der Deszendenz der Coniferen nötig machen. Ob diese "Plazenta" den Plazenten der Angiospermen homolog sei, wird weder von SCHLEIDEN noch von EICHLER in Frage gezogen.

Aus dem von mir dargestellten Sachverhalt ergibt sich die Frage: Ist die Ligula der Lycopodiales ligulatae historisch, entwicklungsgeschichtlich, zur Plazenta der Coniferen geworden und stammt von dieser Coniferen-Plazenta diejenige der Angiospermen ab?

Den ersten Teil dieser Frage muss ich bejahen, wenn ich die Serum-Reaktionen

auf phylogenetische Verwandtschaft begründet erachte; der zweite Teil stellt ein Problem auf, das in besonderen vergleichenden Untersuchungen seiner Lösung zugeführt werden muss. Ich mache aber darauf aufmerksam, dass bezüglich der Plazenten der Angiospermen ähnliche Meinungs-Verschiedenheiten herrschen, wie bezüglich der Fruchtschuppe der Abietineen. SCHLEIDEN (25) sieht sie als axile Gebilde an; die ganze neuere Morphologie als Anhangsgebilde der Carpiden, also von Phyllomen. Die letztere Meinung ergibt sich aus der Anschauung, dass die Ovula der Angiospermen auf diejenigen der Cycadaceen phylogenetisch zurückzuführen seien, also, wie von mir oben erwähnt wurde, Blatt-Abschnitte darstellten. Wird nun aber gezeigt, dass nicht die Cycadaceen, sondern die Lycopodiales ligulatae die Vorfahren der Angiospermen sind, so entfällt die Voraussetzung für den phyllomatischen Charakter der Plazenten.

Die Deutung der Ovula als Rand-Abschnitte der Karpellblätter bot bei den Angiospermen in sehr vielen Einzelfällen (z.B. bei den Centrospermen) die allergrössten Schwierigkeiten. Könnte nachgewiesen werden, dass die Plazenta der Angiospermen als Träger der Ovula auf die Fruchtschuppe der Coniferen und damit auf die Ligula der Lycopodiales ligulatae entwicklungsgeschichtlich zurückgeht, so würden sich unsere Anschauungen über die Morphologie des Angiospermen-Ovars erheblich vereinfachen.

Unter allen Umständen hat die von mir durch die Serum-Reaktionen gestützte Ansicht, dass die Fruchtschuppe der Ligula der Lycopodiales ligulatae homogen sei, den grossen Vorteil, dass die Zapfen der gesamten Coniferen einheitlich als Blüten aufgefasst werden können. Die Coniferen-Zapfen werden als Weiterentwicklung der Zapfen der Lepidodendraceen erklärt. Von diesen Coniferen-Zapfen werden, gleichfalls den Serum-Reaktionen entsprechend, die Blüten der Magnoliaceae abgeleitet und damit der Übergang zu den Angiospermen gemacht.

Eines der wichtigsten Ergebnisse meiner Arbeit ist, dass die Serum-Reaktionen von *Picea*, *Abies* und *Pinus* aus nach den Magnoliaceen hin gelungen sind. Damit ist die von LANGE (26) erhaltene Reaktion von *Magnolia* nach *Pinus Cembra* reciprok bestätigt und der Anschluss der Magnoliaceae und damit der Ranales an die Abietineae gesichert.

Auch dieser Anschluss ist ein klarer Beweis dafür, dass der Abietineen-Zapfen eine Blüte und kein Blütenstand ist. WETTSTEIN (27), der konsequenteste Vertreter der Erklärung der weiblichen Abietineen-Zapfen als Infloreszenz, sucht folgerichtig den Anschluss der Angiospermen an die Gymnospermen nicht bei den Ranales, sondern bei den Amentales. Es ist einleuchtend, dass man nur die Infloreszenz, nicht die Blüte von *Casuarina*, *Betula* etc. mit dem Coniferen-Zapfen vergleichen kann, wenn man in den Amentales die primärsten Angiospermen sehen will, und umgekehrt folgt dann aus dieser Voraussetzung notwendig, dass der Coniferen-Zapfen ein Blütenstand sein muss (28).

Um die Berechtigung dieser Anschauungen zu prüfen, haben meine Untersuchungen von den Abietineen aus auch den Amentales gegolten. Die Umstände des Krieges haben es mit sich gebracht, dass ich von *Pinus* und *Picea* als Immunisations-Zentren aus nur nach den Casuarinaceae (*Casuarina torulosa*), Fagaceae (*Fagus silvatica*), Juglandaceae (*Carya alba*) und Piperaceae (*Piper nigrum*) hin reagieren konnte.

Von diesen Familien sind besonders die Casuarinaceae von WETTSTEIN (29) den Gymnospermen angeschlossen worden; etwas ferner schon sollen die Fagales, Juglandales und Piperales stehen (30). In keinem Fall hat sich aber bei der Serum-Reaktion auch nur der geringste Anschluss gezeigt. Unter allen Umständen sind die Reaktionen mit den Casuarinaceae und Fagaceae beweisend; lägen die Abietineae in ihrer irgend näheren Aszendenz, wären also die Amentales den Coniferen anzuschliessen, so müsste zweifellos Reaktion eingetreten sein. Denn sie könnten, der Strobilus der Abietineen als Infloreszenz angesehen, nicht weiter von *Pinus* und *Picea* absteigen, als dies die Magnoliaceen morphologisch tun, wenn wir den Strobilus als Blüte betrachten. Die Magnoliaceae haben die Reaktion reciprok gegeben; damit ist auch die Natur des Abietineen-Strobilus als Blüte bewiesen, seine Deutung als Blütenstand widerlegt. - Im Übrigen ist, wie ich erwähnen möchte, die Stellung der

Amentales, sehr fern von den Gymnospermen, als reduzierte von den Centrospermen ausgehende Formen nach ihren positiven Serum-Reaktionen nicht zweifelhaft (31).

Gegen SEWARD's und meine Deutung der Fruchtschuppe der Abietineen als Ligula wird besonders von LOTSY (32) mehrfach eingewendet, dass den Trophophyllen der Coniferen die Ligula allgemein fehlt. Doch sind ausnahmsweise bei *Taxodium* (33) die Ligulae nicht auf die Ovula-tragenden Makrosporophylle beschränkt, sondern kommen im weiblichen Strobilus auch auf höher und niedriger gelegenen sterilen Makrosporophyllen vor. Ich könnte sagen, dass hier sterile Blätter vorhanden seien, welche die Ligula besitzen; doch will ich mich nicht auf dies Vorkommen berufen, da es sich bei *Taxodium* offenbar um Abort der normal von diesen Ligulae auszugliedernden Ovula handelt.

Die bei den Lycopodiales ligulatae noch allen Blättern, sterilen wie fertilen, zukommende Ligula ist bei den Coniferen zu einem als Ovular-Träger fungierenden Spezial-Organ geworden und wird daher nur noch in Verbindung mit der Entstehung der Makrosporen ausgebildet, ist deshalb auf die Makrosporophylle beschränkt. Dass Spezial-Organ, die im Lauf der Phylogenie aus früher allgemein vorhanden gewesenen Organen entstanden sind, sich an speziellen, funktionsmässig bedingten Stellen erhalten, an allen andern aber verloren gehen können, ist eine in der Entwicklungs-Geschichte der Organismen weit verbreitete Erscheinung. Die Frage LOTSY's, wo die Ligula der Trophophylle der Coniferen geblieben sei und die Folgerung aus dieser Frage, dass also die Fruchtschuppe keine Ligula sein könne, würde an Wert der Beweisführung gleich stehen, dass die Zähne des Menschen keine Epidermal-Gebilde sein könnten, weil die übrige Epidermis nicht mehr (wie dies bei den Selachiern noch der Fall ist) mit Zähnen bedeckt ist.

Auf die aus der Versorgung der Ligula und des Makrosporophylls mit Gefässbündeln abstrahierten Einwände besonders VAN THIEGHEM's (34) gegen die Ligular-Natur der Abietineen-Fruchtschuppe sei nur ganz kurz eingegangen. Bei den Cupressineae (35) zwar erhält die von mir als Ligula angesehene Verdickung des Makrosporophyll ihr Gefässbündel erst zur Zeit der Reife des ganzen Zapfens und diese Aufeinanderfolge der Innervation zuerst des Haupt-, dann des Anhangs-Organs entspricht dem bei den höheren Pflanzen gewöhnlichen Verhalten. Die dort auftretenden Ligulae sind von der Innervation der sie ausgliedernden Blattorgane gleichfalls abhängig, wenn sie nicht überhaupt (z.B. Ligula der Gramineen) jeder Innervation entbehren. Aber bei den Abietineen erhält sowohl die Tragschuppe wie die Fruchtschuppe ihr eigenes Gefässbündel aus der Axe und beide Schuppen erscheinen inbezug auf ihre Versorgung mit Nahrungsstoffen völlig selbständig.

EICHLER (36) bereits hat sich gegen diese Beweisführung gegen die Ligular-Natur der Fruchtschuppe ausgesprochen; auch mir scheint, dass auf solche Unterschiede zu grosse Bedeutung gelegt wird. Ob ein Anhangs-Organ überhaupt mit einem besondern Gefässtrang versehen wird, resp. ob bei der phylogenetischen Umwandlung eines Organs ein vorhandener Gefässtrang erhalten wird, hängt allein von der durch die Funktion bedingten Masse ab. Die Ligula weder der Gramineen noch der Selaginnellen hat ein Gefässbündel; ein solches wäre in beiden Fällen physiologisch unnötig. Erhält das Anhangs-Organ dann aber im Lauf der phylogenetischen Umbildung eine Bedeutung (in unserm Fall als Träger der Ovula und damit später als Versorger der Embryonen), die seine Vergrösserung erfordert, so braucht es die notwendig werdende Innervation nicht nach dem morphologischen Ursprungs-Organ hin zu suchen, sondern kann sehr wohl eine völlig neue und einen speziellen, direkten Anschluss an die Leitungsbahnen der Axe schaffende Innervation erhalten. Bei jeder zur Vereinigung des Pfropfreises mit der Unterlage führenden Regeneration werden in dem erst undifferenzierten Verwachsungs-Gewebe die Leitungsbahnen dem direkten physiologischen Bedürfnis und nicht irgend einer Phylogenie oder morphologischen Dignität entsprechend ausgebildet. Auch sei bemerkt, dass ARCHANGELI (37) gerade aus der Innervation von Trag- und Fruchtschuppe von *Pinus*, *Cupressus*, *Cryptomeria* und *Sequoia* den Schluss gezogen hat, dass diese Gebilde als einheitliches Organ anzusehen seien. Er widerspricht also VAN THIEGHEM direkt und zeigt dadurch, dass die Innervation von Trag- und Fruchtschuppe keine genügende Aufklä-

zung über ihren relativen morphologischen Wert zu liefern imstande ist.

c. Das phylogenetische Alter der Abietineae.

Aus dem Anschluss der Abietineae an die Lycopodiales ligulatae folgt, dass gerade diese Gruppe der Coniferen die ältesten lebenden Nadelhölzer sind. Es muss demnach ein sehr hohes geologisches Alter der Abietineen angenommen werden, ein Alter, das jedenfalls demjenigen der Araucarieae gleich, wahrscheinlich aber überlegen ist.

Die diesbezüglichen Daten sind von LOTSY (38) zusammen gestellt. Aus ihnen geht hervor, dass weder die palaeozoischen Hölzer von Araucaria-Charakter noch die aus der Trias und den rhaetischen Schichten stammenden zu Araucaria resp. den Araucarieae gezogenen Fossilien sicher bestimmt sind.

"Erst im unteren Oolith werden Kegel mit einsamigen Schuppen angetroffen, welche nach SEWARD ohne weiteres zu Araucaria gebracht werden können, z.B. *Araucarites sphaerocarpus*, *ooliticus*, *Brodiei*". - "Aus der Kreide sind nach SEWARD ebenfalls sichere Araucaria-Reste bekannt, ebenso aus der Trias; da damals aber die verschiedenen Gruppen der Coniferales schon existierten, hilft dies zur Bestimmung des relativen Alters der Araucarien nichts und wir können daraus nicht entnehmen, ob diese oder die Abietineen älter sind. So ist z.B. der von NATHORST aus dem oberen Jura von Spitzbergen beschriebene *Pinites* nach ZEILLER zweifellos eine Abietinee". LOTSY (38) kommt zum Schluss, dass es zur Zeit nicht möglich ist, festzustellen, ob die Araucarieae oder die Abietineae geologisch älter sind.

JEFFREY (39) sieht die Abietineae als die älteste noch lebende Gruppe der Coniferen an. Dies ist auch der Standpunkt, den ich nach den Serum-Reaktionen einnehmen muss

Ohne die Bedeutung des folgenden Beweis-Materials, das aus der Entwicklungsgeschichte der Haploid-Phasen genommen wurde, zu überschätzen, führe ich folgendes als Stütze für die Annahme der phylogenetischen Ursprünglichkeit der Abietineae auf:

In der weiblichen Haploid-Phase findet sich nur bei den Abietineae, bei keiner anderen Gymnosperme, die Bildung der Bauchkanal-Zellen; sonst werden überall diese Zellen nur durch ihre Kerne repräsentiert (40). Bei den Abietineae ist in der männlichen Haploid-Phase ausser der Prothallial-Zelle überall noch die Rhizoid-Zelle (die allerdings auch bei den Araucarieae und Podocarpeae sowie bei Ginkgo vorhanden ist) ausgebildet und stellt ein Merkmal dar, welches für den direkten Anschluss an heterospore Kryptogame, also auch an die Lycopodiales ligulatae, gefordert werden muss (41). Auch LOTSY (42) sieht in dem Vorhandensein der sterilen Prothallialzellen bei der männlichen Haploid-Phase der Abietineae und Podocarpeae ein primitives Merkmal, von dem sich die einfacheren Verhältnisse der Taxaceae und Cupressineae durch Reduktion ableiten.

Dass, wie LOTSY (43) will, die Luftsäcke des Pollens innerhalb der Podocarpeae erworben seien (und deshalb diese gegenüber den Abietineae ursprünglicher gebaut sein sollen), ist nicht erwiesen; der umgekehrte Weg der Entwicklung ist genau ebenso möglich.

Ohne die von SEWARD und mir vorgenommene Parallelisierung der Tragschuppe mit dem Makrosporophyll, der Fruchtschuppe mit der Ligula der Lycopodiales ligulatae vorzunehmen, ist auch DELPINO (44) allein aus der Betrachtung der bestehenden morphologischen Verhältnisse der Abietineae, Taxodineae und Cupressineae zu dem Ergebnis gekommen, dass die Abietineen mit ihrer stark ausgebildeten, im Typus freien Fruchtschuppe die genetische Grundlage der beiden anderen Gruppen mit vereinigten Trag- und Fruchtschuppen seien. Die weitere Folgerung, dass auch die Taxaceae und die Podocarpeae von den Taxodieae und damit indirekt von den Abietineae abzuleiten seien, hat er allerdings nicht gezogen.

d. Gliederung der Abietineae.

Nach den Serum-Reaktionen stehen sich die drei Abietineen-Gattungen *Abies*, *Picea* und *Pinus* so nahe, dass, wie oben bereits bemerkt, nach den innerhalb dieses Formenkreises gemachten Reaktionen, irgend welcher Unterschied zwischen ihnen nicht gemacht werden kann. Obgleich, wie die Morphologie zeigt, eine lange Entwicklung zur Reduktion der Fruchtschuppe im *Picea*-Zapfen von *Abies* aus notwendig war, und obgleich weiter von *Picea* aus zur Ausbildung der Lang- und Kurztriebe und zur Spezialisierung der letzteren bis auf die Nadelbüschel von *Pinus* gleichfalls ein langer Weg gewesen sein muss, hat sich das Eiweiss bezüglich seiner physiologisch-chemischen Reaktionen nur sehr wenig geändert. Ohne diesen hier festgestellten Konservatismus wären so weitgehende Verwandtschafts-Reaktionen, wie von den Abietineen zu den Selaginellaceen und zu den Magnoliaceen undenkbar.

Ein Unterschied in den Reaktionen von *Pinus*, *Picea* und *Abies* aus ist nur, worauf später nochmals einzugehen sein wird, im Verhalten zu *Taxodium* hervorgetreten, insofern, als *Taxodium* der Gattung *Abies* nach der Intensität der Reaktion näher zu stehen scheint, als den Gattungen *Picea* und *Pinus*. Demnach müssen, was ich leider nicht näher verfolgen konnte, serodiagnostisch auch Unterschiede zwischen *Abies*, *Picea* und *Pinus* möglich sein und es muss mit Hilfe der Eiweiss-Reaktionen die Phylogenie auch dieser Gattungen sich ermitteln lassen.

Die Gattungen *Tsuga*, *Pseudolarix*, *Pseudotsuga*, *Cedrus* und *Larix* zeigen gleichmässig ungefähr gleichweiten Abstand von *Picea* und *Pinus*; durch ihr Verhalten zeigen sie, dass die Serum-Reaktionen die gesamten Abietineae als geschlossene Gruppe darstellen. Wenn speziell für *Larix* und *Pseudotsuga* von *Abies* und *Picea* aus ein etwas grösserer Abstand zu bestehen scheint als in ihrer Reaktion mit *Pinus*, so möchte ich zunächst auf solche kleinen Reaktions-Differenzen nicht allzu viel geben. Wir haben die für die vergleichende Abmessung der Reaktionen als notwendige Voraussetzung erforderliche gleiche Dosierung des Eiweiss-Gehaltes der verschiedenen Extrakte noch nicht genügend in der Hand. Die Sero-Diagnostik gibt zunächst noch hauptsächlich qualitative Ergebnisse; an der Ausbildung der Methoden zu quantitativer Brauchbarkeit ist noch viel zu arbeiten.

2. Die Taxaceae.

a. Die Stellung der Taxaceae.

Als Ausgang der Serum-Untersuchung diene *Taxus baccata*. Mit dieser Gattung zeigten nahe Serum-Reaktionen die Gattungen *Cephalotaxus* und *Taxodium*; etwas ferner, aber immer noch stark, reagierten *Podocarpus* und *Abies*, auch *Torreya*, *Picea*, *Pinus* und *Biota* gaben noch sehr deutliche Reaktionen. *Cedrus*, *Juniperus* und *Ephedra* wurden als weiter abstehende Formen durch schwache Reaktionen erreicht; die fernste unzweideutige Reaktion ergab *Ginkgo*.

Damit ist die Eiweiss-Verwandtschaft der Taxaceae wie folgt festgestellt: Sie schliessen sich über *Taxodium* an die Abietineen an, enthalten die Podocarpeae und *Torreya* und enden mit den Ginkgoaceae. Der Anschluss der Cupressineae (*Biota*, *Juniperus*) und der Gnetaceae (*Ephedra*) ist, wie unten zu zeigen sein wird, kein direkter, sondern die Verbindung mit diesen Formen geht über die Taxodieae, bei denen die Cupressineae von der Verbindungslinie *Abies* → (*Taxodium*) → *Cephalotaxus* abzweigen.

Mit diesen Ergebnissen wird zunächst die Einbeziehung der Podocarpeae in die Taxaceae (45) gerechtfertigt. Ferner aber wird, da nach *Araucaria* hin keinerlei Anschluss gewonnen werden konnte, die Frage nach der Verwandtschaft der Araucarieae und der Podocarpeae durch diese Reaktionen von einer neuen Seite her beleuchtet.

Zunächst muss hier, wo rauf später noch einzugehen sein wird, festgestellt werden, dass von keiner Conifere aus aber auch nicht von *Cycas* oder *Ginkgo* her, durch Eiweiss-Reaktion Anschluss an die Araucarieae gewonnen werden konnte. Diese

Gruppe steht offenbar gänzlich isoliert. LOTSY (46) hält zwar *Saxegothaea* für eine zweifellose Zwischenform zwischen den *Araucarieae* und den *Podocarpeae*, wobei ihm in erster Linie die an die *Araucarieae* erinnernde Tüpfelung der Tracheiden, in zweiter der Mangel von Flugsäcken am Pollen von *Saxegothaea* (alle andern *Podocarpeae* haben Flugsäcke) von Wichtigkeit ist.

Es ist meiner Überzeugung nach in Anbetracht der grossen Verwandtschaftskreise, die sonst bei den Coniferen durch die Serum-Reaktionen erfasst werden, unwahrscheinlich, dass *Araucaria*, wenn diese Verwandtschaft irgendwie als näher in Betracht käme, mit *Taxus* oder mit *Ginkgo* keinerlei Reaktion gegeben hätte. Wenn ich *Saxegothaea* auch nicht prüfen konnte, so kann doch im Anschluss an PILGER (47) mit Sicherheit gesagt werden, dass sie zu den *Podocarpeae* gehört und, bei der nahen Reaktion von *Podocarpus* mit *Taxus*, eine Reaktion der *Araucarieae* gleichfalls zu erwarten gewesen wäre, wenn *Saxegothaea* den ihr von LOTSY angewiesenen Platz im System wirklich einnehmen würde.

Die Serum-Reaktionen von *Taxus* weisen als Ursprung der *Taxaceae* auf die *Abietineae* unter Vermittlung von *Taxodium*. Oben wurde bereits gezeigt, dass die *Abietineae* unter sich sehr fest geschlossen sind und dass ihnen *Taxodium* sehr nahe steht. Von *Taxus* aus erschien *Taxodium* besonders stark zu reagieren, jedenfalls sehr viel stärker als die *Abietineae*; es ist nun zu erörtern, ob auch nach andern Merkmalen *Taxodium* resp. die *Taxodieae* zwischen den *Abietineae* und den *Taxaceae* stehen.

b. Das Verhältnis von *Taxodium* zu den *Taxaceae* und *Abietineae*.

Zunächst weise ich darauf hin, dass auch nach WETTSTEIN's (48) Ansicht die *Taxodieae* das Bindeglied zwischen den *Abietineae* und den *Taxaceae* darstellen.

Mit den *Abietineae* sind sie durch die zwar nur andeutungsweise, aber doch unzweifelhaft in Deck- und Fruchtschuppe gegliederten Fruchtblätter verbunden. Die Zahl der Chromosome ist die gleiche (12), wie bei *Larix* oder *Pinus*; in der männlichen Haploid-Phase scheint sich die generative Zelle quer in Stielzelle und Körperzelle zu teilen, wie dies bei den *Abietineae* der Fall ist (49); bei *Abietineae* und *Taxaceae* sind nur wenige Archegone vorhanden und diese zugleich nicht in Gruppen vereinigt (50). - Die der Gattung *Taxodium* ohne Zweifel sehr nahe stehende Gattung *Sciadopitys* bildet nach LOTSY's (51) Meinung, der ich beistimme, direkt den Übergang zu den *Abietineae*. Ihre Archegone stehen zwar nur gelegentlich getrennt, sind meist in einen Komplex vereinigt, aber die Trennung tritt auf und die Kurztriebe erinnern stark an die bei *Pinus* vorhandenen Verhältnisse.

Dagegen weicht die Bildung der männlichen Haploid-Phase der *Taxodieae* stark von derjenigen der *Abietineae* ab durch das Fehlen jeden Prothallium-Restes. In dieser Phase sind *Taxodium* und *Taxus* völlig übereinstimmend; auch entwickelt *Taxodium* um die Körperzelle eine deutliche Hautschicht und gleicht in der Form derjenigen von *Taxus* (und derjenigen der *Cupressineae*, 52).

Die Ansicht, welche sich aus den Serum-Reaktionen ergeben hat, dass *Taxodium* die Verbindung der *Taxaceae* und der *Abietineae* darstelle, wird demnach durch wichtige morphologische Merkmale gestützt.

c. Die Gliederung der *Taxaceae*.

Was die gegenseitigen Eiweiss-Verwandtschaften der *Taxaceae* unter sich betrifft, bin ich, da in dieser Reihe zwei Endpunkte (*Ginkgo* und die *Abietineae*) sowie ein Zentralpunkt (*Taxus*) zur Immunisation benützt wurden, in der Lage, mich genauer zu äussern, als über alle anderen Reihen der Coniferen.

Von *Taxus* aus wird zunächst *Cephalotaxus* mit stärkster Reaktion erreicht. Durch PILGER (53) sind die bezüglich der Verwandtschaft von *Taxus* und *Cephalotaxus* bestehenden Ansichten ausführlich dargelegt worden; in dies umstrittene Kapitel bringen meine Untersuchungen von ganz anderer Seite ausgehend einiges Licht.

Zunächst ist auch hier die CELAKOWSKY'sche Theorie des Blütenbaus von Cephalo-

taxus, Taxus und Torreya abzulehnen; eine morphologische Ableitung der Taxus-Blüte von derjenigen von Cephalotaxus, wie sie dem durch die Serum-Reaktionen gezeigten Weg entsprechen würde, ist nach dieser Theorie vollkommen unmöglich.

Aber auch die SCHUMANN'schen Anschauungen, die auf völliger Verkennung des bei Cephalotaxus zwischen den Ovula sich befindlichen kleinen Gewebehöckers (den SCHUMANN für ein axiles Gebild anspricht), sowie auf der Neubildung von bei keiner Verwandten auftretenden und in der ganzen Morphologie ohne Analogie dastehenden Blattgebilden unter dem als Einzelblüte angesehenen "endständigen" Ovulum von Taxus resp. Torreya beruhen, können nicht befriedigen.

Wird, den Serum-Reaktionen folgend, eine Abstammung der Taxaceae von den Abietineae über Taxodium resp. die Taxodieae angenommen, so erscheint die folgende Erklärung der weiblichen Strobili gegeben:

Wie oben dargestellt, muss der weibliche Zapfen der Abietineae als Blüte angesehen werden. Die Tragschuppe habe ich als Makrosporophyll, die Fruchtschuppe, SEWARD folgend, als Ligula dieses Makrosporophylls erklärt. Diese Ligula ist bei den primärsten Formen der Entwicklungs-Reihe, den Abietineae, am stärksten ausgebildet; sie wird im Lauf der Entwicklung mehr und mehr reduziert.

Die Reduktion beginnt bereits bei den Taxodieae, wo Makrosporophyll und Ligula kaum mehr als spezielle Organe ausgebildet sind, sondern die Ligula nur noch als Auflage und als gegen die Spitze der Schuppe hin deutlich sichtbarer, bei Cryptomeria gezackter Saum erhalten ist. Diese Reduktion geht nun bei den Taxaceae weiter.

Bei Cephalotaxus, welcher sich nach den Serum-Reaktionen wie nach diesen Erwägungen an die Taxodieae anschliesst, ist die weibliche Blüte noch, ebenso wie bei den Abietineae und Taxodieae, ein aus mehreren Makrosporophyllen zusammengesetzter Zapfen, bestehend aus einer Anzahl ebenso wie dort spiralig gestellter Makrosporophylle. Jedes Makrosporophyll trägt dort, wie bekannt, zwei Ovula und zwischen diesen einen sich erst nach der Anlage der Ovula ausbildenden Gewebehöcker, der von SCHUMANN und den übrigen Autoren, die in der weiblichen Cephalotaxus-Blüte eine Infloreszenz zu sehen wünschen, als axiles Organ aus der Achsel des Makrosporophylls gedeutet wird.

Diese Deutung würde jede Ableitung der Gattung Cephalotaxus direkt von den Taxodieae, indirekt von den Abietineae unmöglich machen; ich kann mich ihr, da die Serum-Reaktionen auf eine solche Ableitung hinweisen, nicht anschliessen.

Ich sehe in dem Gewebehöcker zwischen den Ovula von Cephalotaxus den Rest der schon bei den Taxodieae geminderten Ligula. Die Ligula als bei den Abietineae zum Träger der Ovula gewordenes Organ bildet zunächst die Ovula selbst, dann erst den sichtbar bleibenden Teil oder besser Rest ihres Körpers aus.

Diese Meinung ist den bisherigen Anschauungen über die Blüte von Cephalotaxus nicht fremd; denn die Autoren, welche in ihr eine Infloreszenz sehen, betrachten den Gewebehöcker als die Makrosporen tragendes Caulom resp. als von diesem Caulom ressortierende Reste zweier Makrosporophylle. Unter allen Umständen nehmen also auch sie die proleptische Bildung der Ovula, vor die Ausbildung ihres Tragorgans hinaus gefördert, an.

Es ist bekannt, dass solche Verhältnisse in der Entwicklungsgeschichte der Blüten häufig vorkommen und z.B. zur Erklärung der scheinbar terminalen Stamina oder der entwicklungsgeschichtlichen Proplepsis der Blütenteile bei den Stellatae, Compositae etc., bei denen der Kelch nach der Corolle angelegt wird, unwidersprochen herangezogen werden.

Die weibliche Blüte von Cephalotaxus besteht demnach, wenn meine Erklärung zutrifft, aus einer Anzahl spiralig gestellter Makrosporophylle, von denen jedes an einer rudimentär bleibenden Ligula zwei Ovula trägt.

An Cephalotaxus schliesst sich Taxus serologisch an. Bei der weiblichen Taxus-Blüte die Erklärung der morphologischen Verhältnisse von unten zu beginnen, und nach oben fortzuschreiten, wie dies SCHUMANN tut, möchte ich nicht unternehmen. Ich gehe von der Tatsache aus, dass jedenfalls die Ovula von Taxus und Cephalotaxus homologe Gebilde sind. Es ist also das "terminale" Ovulum von Taxus den late-

ralen Ovulis von *Cephalotaxus* homolog. Es muss also unter Verkümmern der bei *Cephalotaxus* noch stark entwickelten Axe der weiblichen Blüte bei *Taxus* ein Organ scheinbar endständig geworden sein, das bei *Cephalotaxus* noch lateral war.

Oben wurde auf die "terminalen Stamina", die sich bei höheren Pflanzen da und dort finden, hingewiesen; die Vorstellung, dass ein Lateral-Organ congenital sich terminal ausbilden kann, ist allgemein angenommen. Bezüglich der hier infrage stehenden Objekte ist auch LOTSY (54) der Ansicht, dass das Ovulum von *Taxus* von einem bei der Bildung aufgebrauchten Makrosporophyll, also einem Lateral-Organ, ausgegliedert werde.

Nun ist dies Makrosporophyll, welches als Träger des "terminalen" Ovulums gefordert werden muss, zu suchen. Nirgends bei allen Coniferen ist ein ähnliches vorhanden und dies war der Grund, weswegen STRASBURGER und andere in dem Ovulum der *Taxaceae* ein Caulom sahen.

Dieser Meinung kann ich nicht folgen; das Ovulum von *Taxus* wie von allen Coniferen ist ein Makrosporangium, das aus einem Makrosporophyll entstehen muss, so gut wie dies bei *Selaginella* oder bei irgend einer Angiospermen der Fall ist.

Unter dem Ovulum von *Taxus* stehen normal 3 Paar decussierter Schuppen, die SCHUMANN als accessorische Organe betrachtet. Von diesen Schuppen ist, nach meiner Meinung eine das Makrosporophyll, welches zu dem Ovulum gehört und eben nur ein einziges Ovulum ausgebildet hat, während bei *Cephalotaxus* zwei vorhanden sind. Dass die zweite direkt unter dem Ovulum stehende und dem Makrosporophyll gegenständige Schuppe die zugehörige Ligula sei, glaube ich nicht, weil schon bei *Taxodium* und mehr noch bei *Cephalotaxus* die Ligula mehr und mehr reduziert wird und bei allen Coniferen, soweit ihre Makrosporophylle eine erkennbare Ligula aufweisen, ein wesentlicher morphologischer Unterschied zwischen dem Makrosporophyll und seinem Anhangs-Organ (der Ligula) besteht. Die beiden unter dem Ovulum vom *Taxus* stehenden Schuppen sind aber von völlig gleicher Grösse und Ausbildung.

Es ist daher besser, anzunehmen, dass die in der Entwicklungsreihe schon schwindende Ligula bei *Taxus* völlig abortiert sei. Dann muss das dem fertilen Makrosporophyll gegenüber stehende Blattorgan ein weiteres, aber steril gebliebenes Makrosporophyll mit gleichfalls abortierter Ligula sein, wie es auch bei *Dacrydium* (55) vorkommt, und das Gleiche gilt von den darunter stehenden 2 Paar von Schuppenblättchen. Die Analogie der weiblichen Blüte von *Juniperus* im Vergleich mit den übrigen *Cupressineae* (56) und von *Microcachrys* (57) im Vergleich mit den übrigen *Podocarpeae* ist nicht zu verkennen.

Mit dieser Konstruktion ist die nötige Übereinstimmung von *Taxus* mit *Cephalotaxus* erzielt. Diese Anschauung vom Bau der weiblichen *Taxus*-Blüte hat auch den grossen Vorteil, dass Übereinstimmung zwischen dem Bau der männlichen und der weiblichen Blüten erzielt wird. Denn das war ohne Zweifel der grösste Mangel der bisher versuchten Erklärungen, dass sie für die weiblichen Blüten völlig andere Verhältnisse voraussetzten als für die männlichen. Die Mikrosporangien sitzen an deutlichen, gross ausgebildeten Mikrosporophyllen; die Makrosporangien sollten axiale Organe sein. Man braucht nur diese Ansichten nebeneinander zu stellen, um zu sehen, dass sie der Wirklichkeit nicht entsprechen können.

Wird dagegen in der Erklärung der *Taxus*-Blüte von *Abies* → (*Taxodium*) → *Cephalotaxus* ausgegangen, so liegen in den weiblichen wie den männlichen Zapfen Blüten vor, die jeweils aus mehreren Sporophyllen gebildet sind. Von diesen Sporophyllen ist im weiblichen Geschlecht nur ein einziges, nämlich das oberste, fertil, während die übrigen steril bleiben. Im männlichen Geschlecht dagegen sind mehrere nach oben liegende fertil. Um jeden Zweifel an der Richtigkeit dieser Deutung auszuschliessen, mache ich darauf aufmerksam, dass auch in den männlichen Blüten unterhalb der fertilen Mikrosporophylle sich sterile befinden, die, im Gegensatz zu den fertilen, als "sterile Schuppen" (58) bezeichnet werden.

Als Schwierigkeiten bleiben bei der hier gegebenen Erklärung der Blüten von *Taxus* noch bestehen, dass männliche und weibliche Blüten verschiedenen Axen angehören, nämlich die männlichen der $n+1$ -ten, die weiblichen der $n+2$ -ten, sowie dass die Makrosporophylle gegenständig, die Mikrosporophylle dagegen wechselständig

sind. Von diesen Einwänden hat nur der letztere Gewicht, denn die Verteilung von eingeschlechtigen Blüten auf Axen verschiedener Dignität sind wir im Pflanzenreich sehr vielfach (z. B. die Caricoideae) zu sehen gewöhnt.

Für die infolge von Stauchung eintretende Verwandlung spiraliger Anordnung in quirlständige bietet die weibliche Infloreszenz der Fagaceae (Fagus, Castanea) im Gegensatz zu der lockeren, spiraligen Anordnung der Blüten an den männlichen Infloreszenzen genügende Analoga. Auch ist die Schwierigkeit, wenn man ihre Auflösung durch den Hinweis auf diese Beispiele nicht annehmbar finden sollte, nicht entfernt so gross, wie die oben dargestellten Urmöglichkeiten der bisherigen Auffassung.

Die grosse Übereinstimmung der Blüten von *Torreya* mit denen von *Taxus* ist bekannt. Bei *Torreya* fehlt den weiblichen Blüten ein Paar steriler Makrosporophylle und die Axe 2-ter Ordnung trägt 2 weibliche Blüten als Sprosse $n+1$ -ter Ordnung. Doch ist bekannt, dass bei *Taxus* unter den decussierten Schuppen der Axe $n+1$ -ter Ordnung regelmässig ein Vegetationspunkt vorhanden ist, der gelegentlich (59) zur Blüte auswächst. Im Falle dieses Vorkommens sind die sterilen Makrosporophylle auch dieser Blüte quirlig gestellt; es kann keinem Zweifel unterliegen, dass auch diese accessorische Blüte (im Gegensatz zu der Darstellung bei LOTSY, 60) einer Axe $n+1$ -ter Ordnung angehört und nicht die Axe n -ter Ordnung beschliesst. Dies lehren die bei *Torreya* vorliegenden Verhältnisse ganz unzweideutig.

d. Die Stellung der Podocarpeae.

Durch Serum-Reaktionen von *Podocarpus* als Immunisations-Zentrum ausgehend konnte leider der Anschluss der Podocarpeae nicht untersucht werden; dazu fehlte genügendes Frucht-Material. Wohl aber wurde *Podocarpus sinensis* resp. *P. Mannii* durch Reaktionen von den Abietineen sowie von *Taxus* und *Ginkgo* aus erreicht.

Die Eiweiss-Extrakte mussten bei den Samen von *Podocarpus* mittels NaOH gewonnen werden, da die Auszüge mit physiologischer Kochsalzlösung zu schwach waren. Wie ich oben dargelegt habe, ist nach den Versuchen von PREUSS und mir der Vergleich der NaOH- und der NaCl-Lösungen statthaft. Da übrigens alle Reaktionen mit *Podocarpus* mit den gleichen NaOH-Extrakten gemacht wurden, ist dies ein weiterer Grund dafür, dass sie in ihren relativen Ergebnissen unter sich vergleichbar sind. Dagegen ist es möglich, dass, in anbetracht dessen, dass NaOH wesentlich mehr Eiweiss löst als NaCl, im Vergleich mit den NaCl-Lösungen der übrigen Coniferen-Reaktionen etwas zu nahe Beziehungen der Podocarpeae zu den andern Coniferen herauskommen. Aber, ob weiter oder näher stehend, daran, dass die Podocarpeae dem Taxaceen-Ast der Coniferen angehören, kann die Differenz in der Untersuchungs-Methode keinen Zweifel begründen. Nur das könnte bei einer späteren Ergänzung meiner Untersuchungen sich sehr wohl zeigen, dass die Podocarpeae vielleicht nicht, wie meine Serum-Reaktionen es erscheinen lassen, auf der direkten Verbindung zwischen *Taxus* und *Ginkgo* liegen, sondern einem in der Nähe von *Taxus* entspringenden Seitenzweig der Taxaceen angehören.

Die männliche Blüte der Podocarpeae sagt über die Stellung dieser Gruppe zu *Taxus* nichts beweisendes aus. Die weiblichen Blüten dagegen erinnern in ihrem Bau teils an *Cephalotaxus* teils an *Taxus*.

Bei *Microcachrys*, *Saxegothaea* und *Podocarpus* § *Stachycarpus* sind mehrkarpelige weibliche Blüten vorhanden, deren Makrosporophylle teils spiralig (*Saxegothaea*, *Podocarpus* § *Stachycarpus*), teils quirlig (*Microcachrys*) stehen. Diese mehrkarpelligen Blüten entsprechen also denen von *Cephalotaxus*. Bei den übrigen *Podocarpus*-Arten ist nur ein einziges fertiles Makrosporophyll (Carpell) vorhanden, dem manchmal, wie dies nach meiner Erklärung der weiblichen *Taxus*-Blüte der Fall ist (siehe auch die von PILGER (61) für *Dacrydium cupressinum* und *D. Fonkii* beschriebenen Verhältnisse) noch 1 bis mehrere sterile hinzutreten.

Alle Makrosporophylle der Podocarpeae haben das von PILGER (62) mit dem Namen "Epimatium" belegte Organ, einen "Mantel", der Makrosporangium und Basis der Frucht umgibt und (z. B. *Dacrydium araucarioides*) in manchen Fällen das Makrosporangium

in derselben typischen Weise trägt, wie dies bei der Fruchtschuppe der Abietineae der Fall ist. Dies Epimatium, über dessen morphologische Dignität PILGER sich nicht ausspricht, kann nichts anderes sein, als die Ligula des Makrosporophylls. Demnach schreibe ich den Carpiden der Podocarpeae eine Ligula zu.

In der Taxaceen-Reihe zeigt, wie dargestellt wurde, Cephalotaxus noch die Ligula; in der Nähe dieser Gattung muss sich demnach der Zweig der Podocarpeae an die Taxaceae anschliessen. Dann ist in seiner weiteren Ausbildung eine mit Taxus und Torreya parallel laufende Entwicklung anzunehmen. Wie bei diesen Gattungen werden die bei Cephalotaxus noch 2-ovulaten Carpiden 1-ovulat bei den Podocarpeae. Aus dieser Übereinstimmung eine nähere Verbindung der Podocarpeae mit Taxus oder Torreya zu konstruieren, wäre nicht angängig. Denn der Besitz der Ligula ist ein phylogenetisch viel wichtigeres Merkmal als die Zahl der Ovula am Makrosporophyll. Dies geht aus der im folgenden aufzuzeigenden nahen Verwandtschaft der multiovulaten Cupressineen mit den pleiovulaten Taxodieae und der oben bereits behandelten Verbindung der pleiovulaten Taxodieae mit den streng biovulaten Abietineae hervor.

e. Die Stellung von Ginkgo.

Über Ginkgo haben meine Untersuchungen ergeben, dass Eiweiss-Verwandtschaft mit Podocarpus, entferntere mit Taxus, noch entferntere mit Cephalotaxus besteht, auch Torreya wurde von Ginkgo aus noch mit Sicherheit erreicht, dagegen ist der Anschluss von Taxodium, Abies und Picea zweifelhaft. Sicher ist, dass Reaktionen nach den Cycadaceen und den Selaginellaceae hin nicht vorhanden waren. Untersuchungen, die Marsilia, Pilularia und Isoetes erreichen sollten, waren gleichfalls negativ; doch wurde oben bereits betont, dass alle Sporen nur sehr wenig Eiweiss an die Lösungsmittel abgaben. Da sowohl die Podocarpeae wie die Taxaceae unzweideutige Reaktion mit den Abietineae geben, ist die Stellung der Ginkgoaceae als Glied einer phylogenetischen Reihe, die in der Nähe der Abietineae vom Coniferales-Stamm abzweigt, das Ergebnis der Eiweiss-Untersuchung.

Es ist bekannt, dass es die Untersuchungen HIRASE's (63) waren, welche die früher allgemein angenommene systematische Verbindung von Ginkgo mit den Taxaceae zu lösen versuchten. Nach HIRASE sollen die Spermatozoen von Ginkgo mit Cilien versehen sein. Für die Cycadaceae war dasselbe Verhalten von IKENO (64) bereits früher festgestellt worden und hier wurde es später noch mehrfach bestätigt. Demnach bringt LOTSY (65) die Ginkgoales zu seiner Reihe der Polyciliatae, die in die beiden Familien der Cycadaceae und Ginkgoaceae ausläuft, sonst aber im Wesentlichen Kryptogame als Inhalt hat. Auch die anderen modernen Systeme, wie ENGLER (66) und WETTSTEIN (67) trennen auf diese Angaben HIRASE's hin die Gattung Ginkgo von den Coniferen und machen aus ihr eine besondere Klasse der Ginkgoales.

Diese Anschauungen sind mit den gewonnenen Serum-Reaktionen nicht vereinbar. Besteht tatsächlich die Bewimperung der Spermatozoen von Ginkgo, so kann diese Form nicht von den Taxaceae abstammen. Der Besitz von selbstbeweglichen männlichen Fortpflanzungszellen ist ein derart ancestraler Charakter, dass es ausgeschlossen erscheint, dass er als Neu-Anpassung oder als Rückschlag von einer Form aus wieder gewonnen sein könnte, die in Anpassung an das Luftleben bewegungslose Spermatozoen erhalten hatte. Sind die Spermatozoen von Ginkgo wirklich bewimpert, und ist tatsächlich (wie dies nach meiner Meinung durch die Serum-Reaktion erwiesen wird) eine Verwandtschaft zwischen Ginkgo und den Taxaceae vorhanden, so müsste Ginkgo in der Aszendenz, nicht in der Deszendenz dieser liegen. Damit stimmt aber in keiner Weise der unzweifelhafte Anschluss der Taxaceae an die Abietineae, den alle Serum-Reaktionen ergeben haben und der auch durch genügende morphologische Merkmale gesichert erscheint.

Hier stehen sich zwei Untersuchungs-Ergebnisse schroff gegenüber, von denen nach meiner Meinung nur eines richtig sein kann. Material für die Nachprüfung der Spermatozoen von Ginkgo und Zeit für diese Untersuchung unter den jetzigen Weltverhältnissen steht mit nicht zur Verfügung; ich möchte die Nachprüfung aber drin-

gend empfehlen.

Nach PILGER (68) trennen ausser der Bildung der Spermatozoen auch "die Entwicklung der Kurztriebe und die Blattform, sowie auch der Bau der weiblichen Blüte" Ginkgo von den Taxaceae. Was die ersteren beiden Merkmale betrifft, wird man PILGER beistimmen; die so merkwürdige Blattform von Ginkgo trägt sogar einen ancestralen Habitus, der an die Cordaitales erinnert. Aber es hat etwas Missliches, die Ähnlichkeit unvollständiger Reste, die in geologischen Ablagerungen andeutungsweise auf uns gekommen sind, und deren genauere Struktur, besonders bezüglich der feineren Einzelheiten der Fortpflanzung wir nicht kennen, sondern nur aus Analogie erschliessen, als Beweis gegen klare und beliebig oft wiederholbare Untersuchungen an lebendem Material zu verwerten. Die merkwürdige Blattgestalt von Ginkgo hat weder RICHARD noch EICHLER (69) davon abgehalten, Ginkgo mit den Taxaceae in nächste Verbindung zu bringen. Und das Gleiche gilt bezüglich der Entwicklung der Kurztriebe.

Behält die Serum-Reaktion Recht und bestätigt sich die Bewimperung der Spermatozoen von Ginkgo nicht, so muss der Blütenbau dieser Gattung mit dem der Taxaceae wieder in Verbindung gebracht werden. Dabei darf nicht in der von LOTSY (70) angedeuteten Weise vorgegangen werden, dass die Taxaceae als Deszendenten der Ginkgoales angesehen werden, sondern der umgekehrte Weg muss eingeschlagen werden.

Bei Ginkgo stehen bekanntlich (71) die männlichen, aus einer gestreckten Axe und daran spiralförmig gestellten Mikrosporophyllen bestehenden Blüten in der Achsel von grossen Schuppen der heurigen Triebe. Sie sind prinzipiell den männlichen Blüten von Taxus und Torreya gleich, während die männlichen Blüten von Cephalotaxus zu kurzen, geknäuelten Infloreszenzen zusammengestellt sind.

Die weiblichen Blüten von Ginkgo bieten wieder erhebliche Erklärungs-Schwierigkeiten. Anstelle der bei den männlichen Blüten vorhandenen zentralen Blütenaxe (Axe des Strobilus) stehen blattartige oder besser blattstielartige schuppenlose Gebilde, die sich oben in normalem Verhalten in zwei Teile spalten resp. zwei seitliche Makrosporangien ausgliedern. Unter jedem aus einem Integument und dem Nucellus in der bei den Taxaceen normalen Ausbildung gebildeten Makrosporangium steht ein scheinbar aus zwei Schuppen bestehender Wulst, dessen morphologische Dignität noch strittig ist.

Gehen wir auch hier wieder, der unzweifelhaften Homologie folgend, vom Makrosporangium bei der Erklärung aus. Dieses ist nach Richtung des Nucellus und Zahl des Integuments bei allen Taxaceen und bei Ginkgo gleich. Demnach kann der Wulst unter dem Makrosporangium entweder ein Makrosporophyll (resp. die Ligula eines solchen) oder eine Cupula (Arillus) sein. Beides ist möglich und schon angenommen worden.

Wird zunächst die Annahme gemacht, dass der Wulst das Makrosporophyll sei, so folgt daraus, dass das ganze die Makrosporangien tragende Gebilde trotz seiner grossen Blatt-Ähnlichkeit nicht das Makrosporophyll sein kann. Dann geht eine der Parallelen mit dem Cycadaceen-Makrosporophyll verloren, auf die nach der angeblichen Entdeckung der ciliaten Spermatozoen von Ginkgo Gewicht gelegt wurde. Aber auch die Stellung des blattartigen die Makrosporangien tragenden Organs in der Achsel eines Schuppenblattes beweist, dass es sich um ein Caulom handeln muss. Durch den Nachweis von 4 Gefässbündeln in diesem Gebilde ist auch LOTSY (72) zu dem gleichen Ergebnis gelangt.

Fraglich wäre nur, ob das zu deutende Gebilde nicht ein einziges einem congenital abortierten Kurztrieb in der Achsel des Tragblattes angehöriges Phyllocladum wäre. Diese gewaltsame Annahme würde zunächst die gleiche Erklärung darstellen, welche die Fruchtschuppe der Coniferen gefunden hat und damit Ginkgo gegen die Ansicht ihrer eigenen Vertreter in die Coniferen-Reihe stellen; sie ist aber besonders auch im Hinblick auf die der weiblichen sicher homologe männliche Blüte von Ginkgo zurückzuweisen. Man muss also in dem die Ovula tragenden Gebilde eine blattartige Axe sehen.

Dieses Phyllocladium von Ginkgo mit den assimilierenden, sterilen Phyllocladien von Phyllocladus zu vergleichen (73) lag nahe. Auch nach meiner Meinung würde

Phyllocladus, von dem wegen der grossen Seltenheit des Materials Samen zur serologischen Prüfung nicht erhalten werden konnten, entweder direkt zu den Taxaceen selbst oder zu den Podocarpeae gehören (74).

Bei Phyllocladus tragen (75) den assimilierenden Trieben ähnliche Phyllocladien die überaus einfachen Strobili genau in derselben Weise, wie die Ovula an den Phyllocladien von Ginkgo sitzen. Der Unterschied ist nur der, dass bei Phyllocladus dort ganze Strobili, bestehend aus Axe und mehreren Makrosporophyllen, stehen, wo bei Ginkgo sich nur die Makrosporangien befinden.

Bei der Ableitung der Gattungen Taxus und Torreya von Cephalotaxus haben wir oben die Übereinstimmung der weiblichen Strobili dadurch erhalten, dass wir eine Verarmung des Cephalotaxus-Strobilus bis auf ein einziges fertiles Makrosporophyll bei den abgeleiteten Gattungen annahmen. Können wir bei Ginkgo das gleiche tun, hier von Phyllocladus aus gleichfalls die Annahme der Verarmung der weiblichen Strobili bis auf den als Makrosporophyll zu deutenden Wulst unter dem Makrosporangium machen? Es ist schwer, sich dazu zu entschliessen.

Sowohl bei Taxus wie bei Torreya waren unter dem letzten noch fertil gebliebenen Makrosporophyll die sterilen Schuppen gewesen, die entweder nach SCHUMANN als accessorische Gebilde ohne jede Analogie und Homologie oder nach meiner Meinung als sterile Makrosporophylle gedeutet werden mussten. Derartige Gebilde fehlen bei Ginkgo vollständig und damit fehlt der organographische Hinweis auf eine solche Deutung.

Besonders aber scheint mir gegen diese Auffassung zu sprechen, dass die unzweifelhafte Homologie der männlichen und weiblichen Ginkgo-Blüten aufgeben muss, wer in den Ovula von Ginkgo die Strobili von Phyllocladus in reduziertem Zustand sehen will. Diese Konsequenz zeigt, dass eine nähere Verbindung zwischen Phyllocladus und Ginkgo nicht anzunehmen ist. Sie zeigt zugleich, dass auch die in gewisser Beziehung bestehende Ähnlichkeit zwischen den weiblichen Blüten von Cephalotaxus und Ginkgo nicht auf nähere natürliche Verwandtschaft hinweist.

Wird die Annahme gemacht, das wulstförmige Organ unter dem Makrosporangium von Ginkgo sei zwar kein Makrosporophyll, aber die Ligula eines solchen, so kann auf das Epimatium der Podocarpeae, dessen Ligular-Natur oben dargelegt wurde, als Homologon hingewiesen werden. Die Ligula ist nach meiner Erklärung bei Cephalotaxus noch, wenn auch in sehr reduziertem Zustand, vorhanden und eine Ableitung der Ginkgoaceae von Cephalotaxus würde den serologischen Befunden nicht widersprechen. Aber diese Vorstellung würde erstens in dem die Makrosporen tragenden Organ ein Makrosporophyll sehen, was soeben mit allen Gründen zurückgewiesen wurde. Ferner aber müsste die Annahme gemacht werden, dass ein Makrosporophyll der Coniferen nicht nur eine, sondern bei Ginkgo mindestens 2, oft aber auch bis 6 Ligulae tragen könnte (76). Dies ist ohne Analogon; demnach kann der Ringwulst nicht als Ligula, also auch nicht als Homologon des Epimatium der Podocarpeae, angesehen werden.

Wir werden ihn der Cupula genannten Arillarbildung von Torreya und Taxus gleichzusetzen haben, einer Emergenz, die, gleich dem Arillus, die Stelle eines äusseren, nach der Befruchtung entstehenden Integuments einnimmt und weder bei den Angiospermen noch bisher bei den Taxaceen als blattartiges Organ betrachtet wurde.

Nach diesen Erwägungen ist das die Makrosporen tragende Organ von Ginkgo als Strobilus-Axe zu betrachten, die unter Unterdrückung der Makrosporophylle samt Ligula die Makrosporangien trägt.

Fragen wir, wo sonst noch unter allen verwandtschaftlich inbetracht kommenden Pflanzen Ähnlichkeiten zu diesem Verhalten oder gar Übergänge dazu vorliegen, so kommen wir, trotz allen Differenzen, allein mit den Taxaceen zum Vergleich. Die Reduktion des weiblichen Strobilus bis auf ein einziges fertiles Makrosporophyll unter Unterdrückung der Ligula besteht bei Taxus und Torreya. Bei Cephalotaxus sind noch mehrere Makrosporophylle vorhanden und die dazu gehörigen Ligulae sind reduziert aber noch erkennbar. Bei Ginkgo fehlen Makrosporophylle und Ligulae; demnach liegt Ginkgo nach der Morphologie seiner Blüten wie nach dem physiologisch-chemischen Verhalten seines Eiweiss auf der Entwicklungslinie Cephalotaxus --

Taxus, Torreya -- Ginkgo.

3. Der Anschluss der Cupressineae.

Auch von den Cupressineae konnte leider keine Form als Ausgangspunkt für die Serum-Reaktionen benützt werden. Meine Untersuchungen wurden durch den Ausbruch des Krieges jäh unterbrochen; andernfalls würde ich nicht versäumt haben, diese wichtige und zugleich lockende Ergänzung meiner Untersuchungen selbst auszuführen. Nach meinen Beobachtungen kann ich Biota, deren Samen reichlich Eiweiss an NaCl abgeben, als Immunisations-Zentrum empfehlen.

Von Formen der Cupressineae wurden Callitris, Libocedrus, Biota und Juniperus in Reaktionen von sämtlichen Abietineen aus ziemlich nahe, von Taxus aus entfernter erreicht. Die Reihenfolge meiner Aufzählung drückt zugleich den Abstand der genannten Formen von den Abietineen wie von Taxus resp. die relative Stärke der stattgehabten Reaktionen aus.

Nach diesem Ergebnis scheint mir festzustehen, dass die Cupressineae von dem von den Abietineae zu den Taxaceae gehenden, oben behandelten und definierten Ast des Systems abzweigen; nur so erklärt sich der gleichzeitig ziemlich ferne und doch ungefähr gleichweite Abstand insbesondere der Gattung Biota von Abies und Taxus.

Auf dieser Verbindungslinie zwischen Abies und Taxus muss, wie oben gezeigt wurde, nach den Serum-Reaktionen und nach morphologischen Gründen Taxodium resp. müssen die Taxodieae liegen. Wir haben sie zwischen Abies und Cephalotaxus, der ersteren Gattung viel näher als der letzteren, in ihrer Stellung fixiert.

Wie oben erwähnt, sah bereits DELPINO in den Taxodieae die Vermittelung zwischen den Abietineae und den Cupressineae; auch LOTSY (77) würde zu demselben Ergebnis gelangt sein, wenn ihm nicht die Einteilung der Coniferen in Inflorescentiales und Florales den Blick getrübt hätte. Die sonst allgemein (78) den Taxodieae zugerechnete Gattung Sequoia löst LOTSY seinem Prinzip zuliebe heraus und stellt sie zu den Cupressineae. Lassen wir sie am alten Platz, wohin sie besonders auch die spiralige Anordnung ihrer Plütenteile verweist, so besteht kein Unterschied mehr zwischen LOTSY's und meiner Anschauung.

Unter den Taxodieae haben wir dann Taxodium als auch serologisch den Abietineae recht nahe stehende, mit ihnen noch durch die 2-Zahl der auf jedem Makrosporophyll vorhandenen Ovula verbundene Basis; bei Cryptomeria und Sequoia ist die Zahl der Ovula bereits vermehrt, doch kann ich über diese Gattungen leider mich nicht weiter auslassen, weil mit ihnen keine Reaktionen angestellt werden konnten.

Die Actinostrobeae (mit Callitris quadrivalvis = Tetraclinis articulata wurde reagiert) stehen im physiologisch-chemischen Verhalten ihres Eiweiss deutlich Abies, also auch Taxodium, näher als die übrigen Cupressineae: Auch morphologisch bilden sie mit ihren schildförmigen Zapfenschuppen die Verbindung zwischen den Taxodieae und den Cupressineae.

Von den Thujopseae wurde mit Biota und Libocedrus reagiert; sie stehen sowohl Abies wie Taxus noch etwas ferner als die Actinostrobeae, mit denen sie der Umstand verbindet, dass sowohl bei den Actinostrobeae wie bei den weiter entwickelten Cupressineae beide männliche Kerne mit Eikernen fusionieren (79).

Morphologisch sind die flachen Schuppen des noch holzigen weiblichen Thujopsiden-Zapfens eine deutliche Fortbildung des Actinostrobeen-Zapfens auf den fleischigen, aus gleichfalls flachen Schuppen gebildeten Zapfen der Junipereae hin.

Dieser morphologischen Deutung entsprechend ergab sich aus der Serum-Reaktion mit Juniperus tatsächlich der weiteste Abstand sowohl von Abies wie auch von Taxus, von denen beiden aus Juniperus noch erreicht wurde. Doch ist der Abstand zwischen Juniperus und den Abietineae immerhin beträchtlich geringer als der zwischen Juniperus und Taxus.

Nach allen Erwägungen muss demnach der Cupressineen-Zweig der Coniferen von den auf oder in der Nähe der Verbindungslinie Abies → Cephalotaxus phylogenetisch anzuordnenden Taxodieae abgehen und mit den Junipereae als Spitze über die Actino-

strobeae (Cupresseae) Thujopseae zu den Junipereae verlaufen. Es sei darauf aufmerksam gemacht, dass diese Entwicklungslinie auch die Verarmung des weiblichen Strobilus von seinen sehr vielen Makrosporophyllen bei den Abietineen bis zu den drei fertil gebliebenen Sporophyllen der Junipereae bezeichnet. Gleichfalls stellt diese Linie die schrittweise immer weiter gehende Reduktion der Ligula auch auf diesem Zweig der Coniferen dar.

4. D e r A n s c h l u s s d e r G n e t a l e s .

Von der Reihe der Gnetales konnte allein Ephedra, zwar nicht als Immunisations-Zentrum, aber doch durch Reaktionen von anderen Zentren her, untersucht werden. Das Ergebnis war, dass ein zwar ganz ferner, aber doch unzweideutiger Anschluss sowohl von den Abietineae wie von Taxus aus erzielt wurde.

Es ist kein Grund vorhanden, dass ich nicht bei meiner in der Reihe der Cupresseae eingehaltenen Beweisführung bleiben sollte. Demnach muss nach den Serum-Reaktionen Ephedra als Weiterbildung der Junipereae betrachtet werden. Wie von dieser Gattung, gehen auch von Ephedra zwar ferne, aber gleichlaufende Verbindungen sowohl zu den Abietineae wie zu Taxus. Nur der Umstand, dass ich die Formkreise der Gnetales zu wenig kenne, hindert mich daran, den Anschluss der Gnetales an die Junipereae, für welche auch die in der Anlage hermaphrodite Blüte von *Tumboa* im Vergleich mit den bei *Juniperus* gefundenen hermaphroditen Strobili (80) spricht, direkt zu behaupten. Es sei dafür WETTSTEIN (81) zitiert: "Was die eventuelle Ableitung der Gnetinae anbelangt, so ist zu bemerken, dass sie unter den übrigen Gymnospermen den Taxaceae und Cupressaceae zweifellos am nächsten kommen".

5. D i e A r a u c a r i e a e .

Es bleibt, nachdem im Vorhergehenden die positiven Ergebnisse meiner Untersuchungen besprochen wurden, noch übrig, die nicht weniger interessanten negativen Befunde zu würdigen.

Als höchst seltsames, mich sehr überraschendes Faktum habe ich zunächst zu erwähnen, dass ich weder von einer Conifere noch von *Cycas* her irgend einen Anschluss an *Araucaria* gewinnen konnte. Die mir zur Verfügung stehenden Samen von *Araucaria brasiliana* und *A. imbricata* waren gut und ergaben reiche Eiweiss-Auszüge; technische Fehler haben meines Ermessens nicht vorgelegen. Ich habe die negativen Ergebnisse meiner Reaktionen mit *Araucaria* sehr störend empfunden und wiederholt versucht, ob sie wirklich unzweideutig sind.

Ich kann nur sagen, dass Immunsera, die von den Abietineae aus *Selaginella*, *Magnolia* und *Ginkgo* zu erreichen erlaubten, keinerlei Anschluss an *Araucaria* gaben.

Trotzdem halte ich, nach den übrigen Eigenschaften der Araucarieae und der typischen Coniferen für wahrscheinlich, dass sie monophyletisch sind. Die Abzweigung der Araucarieae von der Linie Lycopodiales ligulatae -- Abietineae kann sehr tief, direkt über den Lycopodiales ligulatae, stattgefunden haben, sodass trotz gleichem Ursprung die Eiweiss-Verwandtschaft mit den Abietineae nicht mehr durch Reaktion von diesen aus zu erkennen ist. Dagegen ist es sehr wohl möglich, dass ausgehend von *Selaginella* mit den Araucarieae Reaktion erzielt werden kann. Ist dies der Fall, so wird dadurch die von mir in der Schlussfigur dieser Arbeit gemachte Annahme begründet werden. - Die von LOTSY angenommene Verwandtschaft der Araucarieae mit den Podocarpeae unter Vermittelung von *Saxegothaea* halte ich nicht für wahrscheinlich.

6. D i e C y c a d a l e s

Cycas revoluta wurde als Immunisations-Zentrum benützt. Das gewonnene Serum war das höchstwertige, welches ich überhaupt gewinnen konnte und reagierte mit *Cycas* selbst überaus stark. Trotzdem konnte kein Anschluss der Cycadales an die Co-

niferen, auch nicht an die Araucarieae, gewonnen werden. Auch reciprok wurde dies Ergebnis von *Abies pectinata*, *Picea excelsa*, *Pinus silvestris*, *Taxus baccata* und *Ginkgo biloba* aus bestätigt; es ist an ihm nicht zu zweifeln. Demnach ist Eiweiss-Verwandtschaft zwischen den Cycadaceae und den Coniferae nicht vorhanden.

WETTSTEIN (82) fasst den bisherigen Stand unserer Kenntnisse über die Phylogenie der Gymnospermen in den Worten zusammen: "Die lebenden Gymnospermen stellen einen Pflanzentypus dar, der insofern ein einheitlicher ist, als er durchwegs auf farnähnliche Pteridophyten durch Vermittelung der Cycadofilices zurückzuführen ist".

Dieser Satz ist mit den Serum-Reaktionen der Gymnospermen nicht vereinbar. Aus ihnen geht hervor, dass die heute lebenden Gymnospermen mindestens diphyletisch sind.

Die Abietineae, und mit ihnen alle andern Coniferen ausser den Araucarieae, mussten nach meinen Ausführungen als von den Lycopodiales ligulatae abstammend angesehen werden. Diese Ableitung wird nicht nur durch die positiven Reaktionen notwendig, sondern erhält ihre doppelte Bekräftigung gerade auch durch die völlige Reaktionslosigkeit zwischen *Cycas* und den Coniferen. Denn an der Verwandtschaft des Cycadaceae mit den Bennettitaceae und weiter zurück mit den Cycadofilices und mit den Filices eusporangiatae ist nicht zu zweifeln.

Die grossen Übereinstimmungen in den Haploid-Phasen des Cycadaceae und der Coniferae sind nichts anderes, als die Fortsetzung einer convergenten Entwicklung, die zur Heterosporie verschiedener Stämme der hohen Kryptogamen geführt hat. Die Coniferen haben ihre Haploid-Phasen von den Lycopodiales ligulatae übernommen, die ihrerseits die Heterosporie beim Übergang von den Lycopodiales eligulatae aus erworben haben. Die Hydropterides stammen von den Filices leptosporangiatae, müssen also die Heterosporie unabhängig von den Lycopodiales ligulatae ausgebildet haben. Nach allgemeiner, durch exo- und endo-morphologische Forschungen völlig sicher gestellter Ansicht stammen die Cycadales von den Filices eusporangiatae, innerhalb deren Entwicklungsreihe beim Übergang zu den Cycadofilices die Heterosporie gleichfalls unabhängig erworben sein muss. Endlich ist bekannt (83), dass *Macrostachya* eine zu den Equisetales gehörige Form ist, die gleichfalls heterospor war. Dies ist der vierte Fall der unabhängigen Erwerbung der so wichtigen Heterosporie in verschiedenen Pflanzenreihen. Dass sie durch den Übergang vom Wasser- zum Landleben bedingt war, ist bekannt.

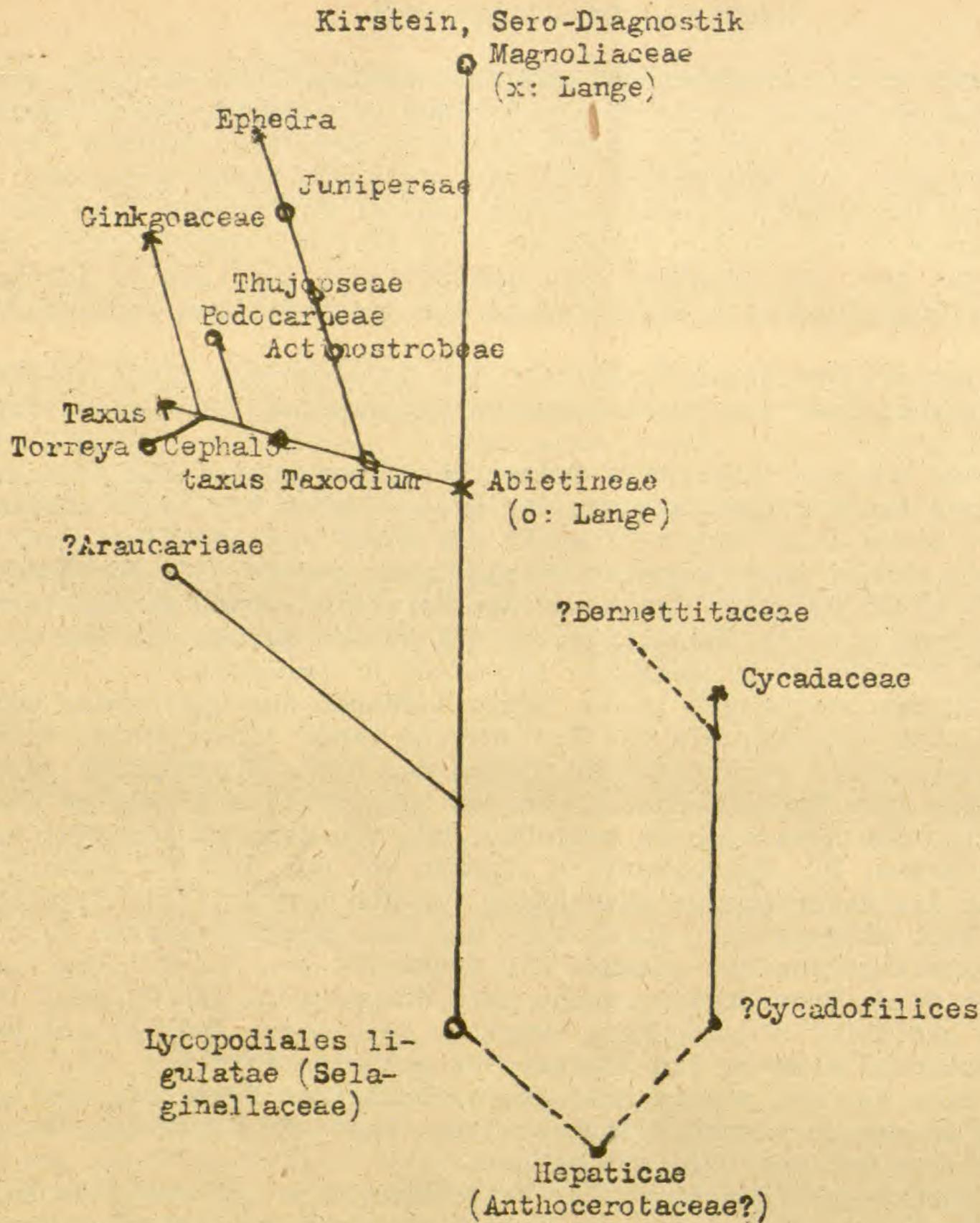
Ist diese merkwürdige Eigenschaft der Heterosporie so oft erworben worden, und hat sie in den beiden Fällen der uns rezent erhalten gebliebenen Lycopodiales ligulatae und der Hydropterides bis auf kleine morphologische Ausbildungen übereinstimmenden Ergebnissen geführt, so ist kein Grund für die Annahme vorhanden, dass diese Convergenz nicht auch bei der Entwicklung der Lycopodiales ligulatae zu den Coniferen, der Cycadofilices zu den Cycadales und Bennettitales sich noch weiter convergent ausgebildet hätte. Es darf dies im Gegenteil als wahrscheinlich bezeichnet werden. Hieraus ist der Schluss zu ziehen, dass aus den Übereinstimmungen der Haploid-Phasen des Cycadaceae und der Coniferae auf ihre monophyletische Entstehung nicht geschlossen werden darf.

IV. ZUSAMMENFASSUNG.

Die Ergebnisse meiner sero-diagnostischen Untersuchungen und der damit verbundenen morphologischen Betrachtungen fasse ich in der auf Seite 78 gegebenen Figur zusammen. Die als Zentrum der Immunisation benützten Formen sind mit x, die nur im Anschluss erreichten mit o bezeichnet.

Literatur-Verweise.

- (1) Gohlke, Diss Königsberg 1913; Lange, Diss Königsberg 1914, Preuss in Cohn's Beitr 1917 - (2) Lotsy, Vortr über bot Stammesgeschichte III 1 (1911) - (3) Wettstein, Handb. der syst. Bot (1911) - (4) Engler-Gilg, Syllabus der



- Pflanzenfamilien (1912) - (5) Pilger in Engl. Pflanzenreich IV.5. (1903). - (6) Preuss, l. c. p. 463. - (7) Preuss, l. c. p. 466. - (8) Preuss, l. c. p. 465. - (9) Mez und Gohlke in Cohn's Beitr. XII, p. 161. - (10) Siehe dazu aber Mez in Mez, Archiv I (1922) p. 190. - (11) Preuss, l. c. p. 463 - 469. - (12) Lotsy, l. c. III. 1. p. 21; Stiles in Ann. of Bot. XXVI (1912) p. 502, 507. - (13) Lotsy, l. c. III. p. 208, 211, 213. - (14) Mez und Gohlke l. c. p. 177. - (15) Lotsy, l. c. p. 40. - (16) Lotsy, l. c. p. 205 ff. - (17) Lotsy, l. c. p. 5 - 217. - (18) Lotsy, l. c. p. 209, 212. - (19) Nach Lotsy l. c. p. 208. - (20) A. Braun, Cersted, Stenzel, cf. Lotsy l. c. p. 207. - (21) Lotsy, l. c. p. 210. - (22) Stenzel, Willkomm, Velenowsky, Noll; cf. Lotsy l. c. p. 209, 210, 213, 214. - (23) Strasburger, Eichler; cf. Lotsy l. c. p. 212. - (24) Lotsy l. c. p. 207. - (25) Cf. Lotsy l. c. p. 42. - (26) Lange, l. c. p. 111. - (27) Wettstein, l. c. p. 478 ff. - (28) vergl. auch Lotsy, l. c. p. 420 ff. - (29) Wettstein, l. c. p. 490. - (30) Wettstein, l. c. p. 492, 496, 519. - (31) Mez und Gohlke, l. c. p. 174; Lange, l. c. p. 127; vergl. auch Malligson in Mez, Archiv I (1922) p. 12 ff. - (32) Lotsy, l. c. p. 208, 216. - (33) Cf. Lotsy, l. c. p. 237. - (34) Cf. Lotsy, l. c. p. 208. - (35) Lotsy, l. c. p. 126. - (36) Cf. Lotsy, l. c. p. 212. - (37) Cf. Lotsy, l. c. p. 211. - (38) Lotsy, l. c. p. 42, 43. - (39) Jeffrey in Ann. of Bot. 1908, p. 219; Stiles, l. c. p. 507. - (40) Cf. Lotsy, l. c. p. 111, 140. - (41) Lotsy, l. c. p. 69, 70. - (42) Lotsy, l. c. p. 168. - (43) Lotsy, l. c. p. 63. - (44) Cf. Lotsy, l. c. p. 126. - (45) Pilger in Engler, Pflanzenr. IV. 5. - (46) Lotsy, l. c. p. 52 ff. - (47) Pilger, l. c.

p 42. - (48) Wettstein, l.c. p. 402. - (49) Lotsy, l.c. p. 236. - (50) Lotsy, l.c. p. 140. - (51) Cf. Lotsy, l.c. p. 241. - (52) Lotsy, l.c. p. 236. - (53) Pilger, l.c. p. 25 ff. - (54) Lotsy, l.c. p. 187. - (55) Pilger, l.c. p. 13. - (56) Wettstein, l.c. p. 460, Lotsy l.c. p. 152. - (57) Pilger, l.c. p. 13. - (58) Lotsy l.d. p. 187. - (59) Vergl. Pilger l.c. p. III. fig. 23, b, d. - (60) Lotsy, l.c. p. 187. - (61) Pilger, l.c. p. 13. - (62) Pilger, l.c. p. 16 und 49, Fig. 5F d, e, f. - (63) Lotsy l.c. p. 784. - (64) Lotsy l.c. p. 743. - (65) Lotsy, l.c. p. 779. - (66) Engler-Gilg, l.c. p. 105. - (67) Wettstein, l.c. p. 391. - (68) Pilger, l.c. p. 37. - (69) Pilger, l.c. p. 37. - (70) Lotsy, l.c. p. 785. - (71) Eichler, Blütendiagr. I, p. 65. - (72) Lotsy, l.c. p. 782. - (73) Strasburger nach Lotsy, l.c. p. 93. - (74) Lotsy, l.c. p. 93, 94; Pilger l.c. p. 19. - (75) Wettstein, l.c. p. 402, fig. 269, 3; Lotsy, l.c. p. 90 fig. 48 9, 12. - (76) Lotsy, l.c. p. 783, fig. 551, 11. - (77) Lotsy, l.c. p. 286. - (78) Wettstein, l.c. p. 404, Engler-Gilg, l.c. p. 111. - (79) Lotsy, l.c. p. 113. - (80) Lotsy, l.c. p. 154. - (81) Wettstein, l.c. p. 417. - (82) Wettstein, l.c. p. 375. - (83) Lotsy, l.c. p. 541.

Vergleichende Holzanatomie der Pappeln und Baumweiden.

Von Hildegard Herrmann (Breslau).

(Fortsetzung von Seite 56.)

II. Lagerung der Elemente.

A. Querschnitt.

Frühholz. - 1. Markstrahlen. - Die Markstrahlen sind stets einreihig.
2. Gefässe. - Die ersten Gefässe im Frühholz liegen meist isoliert, bei zunehmender Ausbildung des Frühholzes nimmt die Tendenz zur Aneinanderlagerung zu, und es werden Komplexe von 2 - 6 Gefässen gebildet, und zwar so, dass der radiale Raum vergrössert wird. Sowohl isolierte als auch kombinierte Gefässe stehen mit einem Markstrahl in Verbindung.

3. Libriform. - Seine Lagerung ist in der Nähe der Markstrahlen regelmässig, während die Wände der dazwischen liegenden Zellen spitze Winkel mit einander bilden.

Spätholz. - Eine schmale Zone von 1 - 2 Zellreihen bildend.

1. Gefässe. - Sie sind selten vorhanden. Es kommt vor, dass es sich nicht mit Bestimmtheit sagen lässt, ob ein Gefäss dem Früh- oder Spätholz angehört, da es in beide Zonen hineinragt. Zwei seitlich aneinander grenzende Gefässe habe ich nicht gefunden (siehe Fig. 17).

2. Libriform. - Die Lagerung desselben ist regelmässig, seine Elemente bilden die Hauptmasse des Spätholzes.

B. Tangentialschnitt.

1. Markstrahlen. - Einteihige Zellzüge von 2 - 18 übereinander liegenden Parenchymzellen bildend.

2. Gefässe. - Die Gefässe sind ziemlich zahlreich vertreten, sie können gelagert sein: a. Gefäss an Gefäss; b. ein Gefäss an andere Elemente angrenzend, wobei sich 3 - 11 Zellen zwischen 2 Gefässen schieben können. Ein Gefäss grenzt stets irgendwo in seinem Verlauf an einen Markstrahl.

3. Libriform und Parenchymfasern. - In der Lagerung der Libriform- und Parenchymfasern besteht kein Unterschied, beide dienen dem Schutz der Leitungsbahnen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Kirstein Karl

Artikel/Article: [Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der Gymnospermae. 57-79](#)