

# Zur vergleichenden Anatomie der Coniferen-Laubblätter

v o n

Dr. phil. **Friedrich Thomas.**

---

Wenn wir mit Recht von einem natürlichen Systeme verlangen, dass die in demselben zu Gruppen vereinigten Pflanzen nicht bloss in gewissen willkürlich ausgewählten, sogenannten wesentlichen Merkmalen mit einander übereinstimmen, sondern in mehrweniger allen Beziehungen nach einem gemeinsamen Plane gebaut sind, — so steht es von vornherein von einer so wohl charakterisirten Familie, wie die der Nadelhölzer ist, zu erwarten, dass sich ihre Natürlichkeit auch in den sog. unwesentlichen Merkmalen, in ihren vegetativen Organen, bewaise.

Wir werden sehen, welch grosse Uebereinstimmung die Anatomie der Laubblätter der verschiedenen Coniferen zeigt. Die Gnetaeen, deren Stellung zu den Coniferen sehr zweifelhaft, schliessen wir von vornherein von unseren Untersuchungen aus. Wir nehmen dann, uns in der Systematik an Carrière (*Traité général des Conifères*. Paris 1855) anschliessend, die Ordnungen der I. Cupressineen und Sequoieen, II. Abietineen und Araucarieen, III. Podocarpeen und IV. Taxineen an.

Die Gesamtzahl der von uns aus diesen Ordnungen untersuchten Nadelhölzer beträgt ungefähr 130 Arten, welche wir zum grössten Theil der reichhaltigen Coniferen-Sammlung des königl. botanischen Gartens zu Berlin entnahmen.

Ein gewichtiges Hülfsmittel für die Aufsuchung des Allgemeinen und Typischen bietet die Verschiedenheit der Blätter vieler Coniferen an jungen und alten Exemplaren (z. B. *Callitris*, *Frenela*, *Cryptomeria*). Um so seltener sind aber wirkliche Missbildungen. Nur in

einem einzigen Falle wurde eine Verwachsung zweier Coniferen-Blätter beobachtet (bei *Abies Nordmanniana*). Die stielrunden Nadeln von *Pinus monophylla* Torr. und Frem. deutete man zeither irrthümlich als durch Verwachsung der zwei oder drei im Büschel zusammenstehenden (*Carrière a. a. O.* pag. 406 f.) gebildet. Das einfache Leitbündel derselben, welches ein deutliches Oben und Unten unterscheiden lässt, sowie die Stellung der Harzgänge lassen keinen Zweifel, dass man es hier mit einer einzigen, allein zur Entwicklung gekommenen Nadel zu thun hat.

Für die Frage nach dem morphologischen Charakter der Coniferen-Laubblätter führt die Anatomie zu widersprechenden Resultaten. Die ein- (und zwei-) nervigen Nadeln der *Pinus* L., der *Sequoieen*, *Podocarpeen* und *Taxineen* sind den Blattstielen der *Salisburia* zu vergleichen, — während die Differenzirung ihres Parenchyms den Charakter der Blattspreite trägt. Die schuppenförmigen Blätter der *Araucarieen* und *Cupressineen* tragen wesentlich den Charakter der Blattscheide. — Wir sehen von einer solchen Sonderung ab, und lassen uns in Nachfolgendem durch die anatomischen Gesichtspunkte leiten, indem wir die einzelnen Gewebstheile des Coniferen-Blattes nach einander betrachten. In dem Abschnitt, der von der Oberhaut handelt, konnten wir von der Vertheilung und dem Bau der Spaltöffnungen absehen, da wir den Arbeiten *Zuccarini's* (*Zur Morphologie der Coniferen. Abhandl. der königl. bairisch. Akademie 1843*) und *Hildebrand's* (*Bau der Coniferenspaltöffnungen etc. Bot. Zeit. 1860 S. 149 ff.*) über diesen Gegenstand nichts Wesentliches zuzufügen haben.

## Die Oberhaut.

Die Oberhaut der Coniferen-Blätter ist mit den unter ihr liegenden Gewebsschichten so fest verwachsen, dass es nicht möglich ist, sie abzuziehen.

Für die Gewinnung von Flächenansichten ist man daher stets auf die Anfertigung dünner Oberflächenschnitte angewiesen.

Die Zellen der Oberhaut sind langgestreckt in der Längsrichtung des Blattes, meist flach und gewöhnlich nach aussen einseitig verdickt. — Das Verhältniss der Breite zur Länge der Zellen schwankt dabei zwischen weiten Grenzen. Es findet sich z. B. im Durchschnitt wie 1 :  $1\frac{1}{2}$  bei *Cephalotaxus Fortunei* und *Saxe-Gothaea conspicua*, 1 : 2 bis 1 : 5 bei *Chamaecyparis Nutkaënsis*, 1 : 3 bis 1 : 9 an

jungen Exemplaren von *Widdringtonia*, 1 : 40 bei *Torreya nucifera*. Die in den Spaltöffnungsstreifen gelegenen Zellen sind stets weniger langgestreckt oder so lang als breit (*Torreya nucifera*). Die Blattnerven, über denen bei anderen Phanerogamen die Oberhautzellen besonders langgestreckt sind, üben bei den Coniferennadeln keinen Einfluss, auch nicht, wenn sie, wie z. B. der einzige Mittelnerv bei *Podocarpus macrophylla*, rippenartig vorstehen; wohl aber bewirken sehr oberflächlich gelegene Harzgänge (*Picea*) zuweilen derartige Veränderungen.

Die Höhe der Oberhautzellen, d. h. ihr Durchmesser senkrecht zur Oberfläche des Blattes, ist ebenfalls schwankend. Während dieselbe bei der Mehrzahl der Coniferen nicht den Breitendurchmesser erreicht, haben *Torreya* und die Nadeln der meisten *Pinus* mit zweizähligen Büscheln im Querschnitt quadratische Oberhautzellen, oder die Höhe überwiegt sogar die Breite (*Pinus Pinaster* 1 : 1½; *P. Pumilio* 1 : 2)<sup>1)</sup>.

Eine derartige überwiegende Ausbildung der Oberhautzellen in der Richtung senkrecht zur Fläche findet sich aber auch ausserdem in der stielartigen Zusammenziehung des Blattes am Blattgrunde, z. B. bei *Taxus baccata* und var., *Pinus Strobus* u. a., deren Oberhautzellen in der mittleren Blatthöhe flach gefunden werden.

Nur zwei Gattungen unter den Coniferen zeigen bastartig verdickte Oberhautzellen, d. i. *Pinus* (an den in Büscheln stehenden Nadeln) und *Torreya*. Bei sämtlichen übrigen Coniferen sind die Oberhautzellen schwach, nur der nach aussen gewandte Theil ihrer Zellwand stark verdickt.

Die Verdickungsschichten sind meist von zahlreichen Porenkanälen durchsetzt; und zwar theils seitlichen, nach den Nachbarzellen gerichteten, theils senkrecht auf die Oberfläche nach aussen verlaufenden. Während es sonst fast allgemein richtig ist, dass die Porenkanäle benachbarter Zellen sich entsprechen, einander entgegenlaufen, bietet bekanntlich die Oberhaut die meisten Ausnahmen von dieser Regel dar, und grade an den Coniferen (an *Abies*) wurden nach aussen gerichtete Porenkanäle zuerst bemerkt. (Schleiden, Grundzüge 3. Aufl. I. S. 274.) Dieselben finden sich am reichlichsten bei *Abies Apollinis*, *A. Nordmanniana*, *A. Cephalonica*, *A. pectinata*. In gleich reichlicher, oder noch grösserer Zahl sind auch uns dieselben sonst nur an Cycadeen (*Cycas circinalis*) bekannt, —

1) *Pinus Pumilio* (mit Einschluss alles dessen, was *uncinata*, *Mughus*, *rotundata* genannt worden) ist dadurch sehr bestimmt charakterisirt.

eine der zahlreichen Analogien im Blattbau der beiden Familien der Gymnospermen. — Besonders reichlich entwickelt pflegen die Porenkanäle überhaupt in den zwischen den Spaltöffnungen gelegenen Oberhautzellen zu sein, und so finden sich auch daselbst nach aussen verlaufende Poren bei den Büschelnadeln vieler *Pinus* (*Cembra*, *Gerardiana*, *pungens*, *canariensis*).

Die seitlichen Porenkanäle wechseln entweder mit denen der Nachbarzellen ab, oder sind ihnen opponirt. — Jenes ist der bei den Abietineen gewöhnliche Fall. Es geht hiermit eine wellenförmige Biegung der Zellwand Hand in Hand, indem wie bei der Oberhaut der Gräser (vgl. die Abbild. der Oberhaut von *Elymus arenarius* bei Mohl, vermisch. Schriften Taf. IX Fig. 2) je ein Porenkanal in eine Concavität der Zellwand fällt. Man findet diese Eigenthümlichkeit bei *Abies*, *Picea* und den meisten Arten von *Pinus*; während *Larix*, *Cedrus* und die übrigen Coniferen opponirte Porenkanäle zeigen. Letztere sind am reichlichsten entwickelt bei *Libocedrus tetragona*. Sie stehen bei dieser Art oft dicht genug, um den Zellwänden ein rosenkranzförmiges Ansehen zu geben.

Bei *Araucaria Cookii* und *imbricata* var. *gracilis* kommen opponirte und alternirende Porenkanäle an den Oberhautzellen ein und desselben Blattes zugleich vor.

Den Inhalt der Oberhautzellen bildet gewöhnlich eine farblose Flüssigkeit. Doch findet man die gleichmässig verdickten Oberhautzellen von *Pinus* zuweilen luftführend. Wir beobachteten dies zuerst an einer *Pinus Pumilio* des königlichen botanischen Gartens zu Berlin, deren betreffende Nadeln durch jene Eigenschaft ein silbergraues Ansehen erhalten hatten. Die Oberhautzellen waren etwas weniger verdickt, als bei dieser Art normal ist. Das noch freie Lumen hatte ungefähr den halben Durchmesser der gesammten Zelle, und war gänzlich mit Luft erfüllt.

Mit Hülfe starker Vergrößerungen erkannte man kleine, meist senkrecht zur Längsrichtung des Blattes verlaufende Sprünge in der Oberhaut, welche als die Ursache der Verdunstung der Flüssigkeit und ihrer Ersetzung durch Luft zu betrachten sind. Aehnliches findet man häufig an dem unteren Theil der *Pinus*nadeln, welcher von der Schuppenhülle umschlossen, seine Oberhautzellen nur sehr wenig verdickt, z. B. bei *Pinus Pinaster*, *P. austriaca*.

Haare finden sich auf der Oberhaut der Coniferen-Blätter nie. Die einzigen Anhangsorgane sind die fast mikroskopischen Zähne am Blattrande vieler *Pinus* und bei *Cunninghamia*; dieselben endigen

zuweilen mit einer freien Spitze, die aber nie mehrzellig, sondern nur eine erweiterte Oberhautzelle ist. Die ein- bis zweizelligen, stark verdickten Haare der Oberseite jüngerer Zweige von *Tsuga Brunoniana* erstrecken sich nie bis zur Abgliederungsstelle des Blattes.

Es ist hier der wallartigen Erhebungen Erwähnung zu thun, welche sich bei vielen Cupressineen, Taxineen und bei *Dammara* auf den die Spaltöffnungen umgebenden Zellen finden, und deren einfachste Form uns bei *Torreya myristica* entgegentritt. An der Unterseite der Blätter zeigt diese Pflanze jederseits zwischen den Spaltöffnungsstreifen und dem Blattrand auf jeder Oberhautzelle einen einfachen continuirlichen kielförmigen Wall. Bei *Taxus baccata* findet sich die grösste Differenzirung dieser Bildung; auf den zwischen den Spaltöffnungen gelegenen Oberhautzellen erheben sich im Umkreis rundliche Höcker bis zu 10 an der Zahl, in ein bis drei Reihen gestellt und nur selten leistenartig unter einander verschmelzend (vgl. Hildebrand a. a. O.).

Cuticula und Cuticularschichten der Coniferen-Blätter bieten wenig Bemerkenswerthes. Der Cuticula angehörige Streifungen, wie sie unter den Cycadeen, den Blättern der *Stangeria paradoxa* eigen sind, finden sich bei Coniferennadeln nicht.

*Libocedrus Doniana* zeigt, besonders deutlich an jungen Zweigen, auf (oder in?) der Cuticula der Blätter Zeichnungen, die bald rundlich, bald rhomboëdrisch, und dann gewöhnlich mit zwei abgestutzten und zwei scharfen Ecken und im Durchmesser von nur  $\frac{1}{200}$  bis  $\frac{1}{300}$  mm., zu 10 bis 30 über jeder Oberhautzelle liegen. An alten Zweigen derselben Art sind die Blätter von krystallinischen Massen kohlensauerer Kalkerde (ähnlich denen auf Blättern gewisser *Saxifraga*-Arten) bedeckt.

Den Coniferen eigenthümlich sind die Harzabsonderungen auf der Oberfläche der Blätter, welche das weisse Ansehen der Blattgegend hervorbringen, in welcher die Spaltöffnungen stehen. Es ist bekannt, dass nicht alle Coniferen diese Eigenthümlichkeit besitzen. Sie fehlt z. B. vollständig der Gattung *Taxus*, die ja auch (s. unten) der Harzgänge gänzlich ermangelt. Auch die meisten Podocarpeen zeigen nichts hiervon; *P. Bidwilli*, *laeta* und die verwandten lassen noch am ehesten an jungen Trieben die zwei Spaltöffnungs-Streifen der unteren Blattseite weisslich erscheinen; ebenso *Saxe-Gothaea conspicua*. — Bei Abietineen und Cupressineen ist diese Bildung am auffälligsten; sie erstreckt sich sogar hier zuweilen reifartig über die ganze Oberhaut der Nadeln, denen sie ein graugrünes

Ansehen giebt, wie z. B. an den jungen Sprossen der *Pinus Canariensis*.

Oberhautschnitte, sowohl aus der Gegend der Spaltöffnungen bei *Abietineen* und *Cupressineen*, wie auch von jeder anderen Stelle bei den graugrünen primären Nadeln von *Pinus Canariensis* zeigen eine im durchfallenden Lichte braune Lage, die völlig amorph, aus ausserordentlich kleinen (bei *Libocedrus Doniana*  $\frac{1}{2000}$  m. im Durchmesser habenden), verschieden gestalteten, rundlichen, oder etwas langgestreckten Massentheilchen gebildet ist.

Schon 1827 gab Link (Abh. der Berlin. Akademie 1827 S. 158) die richtige Deutung des weissen Ansehens der Spaltöffnungs-Streifen. Er sagt: „Die Spaltöffnungen sind von einem Häutchen einer harzähnlichen Masse ganz bedeckt, und man muss, um sie als Spaltöffnungen zu erkennen, erst durch heisses Wasser die Masse schmelzen und auf diese Art entfernen.“ — Dieser Ansicht gegenüber behauptete Zuccarini 1843 (Abh. der Münchener Akad. B. III Abth. III S. 789): „dass das weissliche Ansehen, welches die Spaltöffnungen den Blattstellen geben, nicht von Harzaussonderungen herrühre, ergibt sich schon daraus, dass diese Färbung durch Weingeist nicht ausgezogen wird.“

Mit Uebergang der Frage nach der Entstehung dieses weissen Ueberzuges — ob durch Secretion, ob durch Desorganisation von Zellmembran — geben wir kurz die auf obige Controverse bezüglichen Resultate unserer Prüfungen.

Legt man Nadeln z. B. von *Abies Nordmanniana* oder *Tsuga Brunoniana* in schwachen Alkohol, so verschwindet, nachdem vollständige Benetzung stattgefunden, das weisse Ansehen; dasselbe kommt aber beim Trocknen der Nadeln wieder zum Vorschein. Es findet eben nur eine Annäherung der Brechungsvermögen der innig gemischten Medien statt; während das äusserst fein vertheilte Harz mit Luft gemengt dem Lichte nicht den Durchgang gestattete, ist dies der Fall, wenn an die Stelle der Luft jener schwache Weingeist getreten. Man würde dasselbe mit Wasser erreichen können, wenn das Wasser das Harz benetzte. — Aus dieser relativen Unlöslichkeit des weissen Ueberzuges in kaltem schwachen Weingeist schloss Zuccarini, dass jener nicht von harzartiger Natur sein könne; und dieser Schluss ist falsch. — Bei Anwendung von absolutem Alkohol und gelinder Erwärmung löst sich der Ueberzug, und nach dem Trocknen erscheinen die betreffenden Stellen grün und nicht mehr weiss. Am schnellsten erreicht man die Lösung des Harzes durch Anwen-

dung von Aether. Es genügt z. B. eine Nadel von *Abies Nordmanniana* oder *Libocedrus Chilensis* wenige Secunden lang in Aether zu tauchen, um sie vollkommen von dem weissen Ueberzug zu befreien. (Sehr schwer löslich ist dieses Harz bei *Cunninghamia sinensis*.) Macht man von einer so behandelten Nadel Oberhautschnitte, so ist unter dem Mikroskop von jener bräunlichen Schicht nichts mehr zu sehen.

Zur Feststellung der chemischen Natur dieses Ueberzuges wurden eine Anzahl Nadeln von *Tsuga Brunoniana* mit Aether ausgezogen. Das weisse Harz blieb nach Verdunstung des Lösungsmittels zurück, und erschien ebenso wie der Ueberzug der Blätter in genügend dünnen Schichten bei durchfallendem Lichte braun. Aus den Harzgängen des Blattes konnte dabei kein Harz in Lösung gekommen sein, da diese nicht bis zur Abgliederungsstelle des Blattes reichen. — Von *Abies Nordmanniana*, die durch ihre schneeweissen Streifen ausgezeichnet ist, stellt man das Harz dadurch bequem dar, dass man eine grössere Anzahl junger Seitensprossen nach einander auf kurze Zeit in Aether taucht, und diesen dann der Verdunstung überlässt.

Die beiden so erhaltenen Rückstände hatten in reflectirtem Licht ein rein weisses Ansehen und waren völlig amorph; sie waren leicht löslich in Aether und diese Lösung röthete Lackmuspapier. Das Harz der *Tsuga Brunoniana* war auch in Alkohol und Terpentinöl leicht löslich. Das aus den Blättern der *Ab. Nordm.* dargestellte war in kaltem Alkohol, selbst absolutem, schwer löslich, löste sich aber leicht in demselben auf bei Erwärmung bis auf 40° C. — Auf Wasser gebracht, schwamm dieses Harz und schmolz beim Erwärmen noch vor dem Kochpunkt des Wassers, ohne zu Boden zu sinken.

In einem Uhrglas auf dem Wasserbade schwimmend, wurde die weissliche Masse schon bei 55° C. durchsichtig durch beginnende Schmelzung. Aus einer warmen Lösung von wenig Harz in viel absolutem Alkohol wurde jenes durch Zusatz des gleichen Volumens Wasser erst allmählig beim Erkalten der Flüssigkeit ausgeschieden. Auf Platinblech erhitzt, schmilzt es sehr bald und verflüchtigt sich unter Bildung von Zersetzungsprodukten vollständig.

Genauere Untersuchungen über die Constitution des fraglichen Körpers liegen ausserhalb des Bereichs dieser Abhandlung. Zur Rechtfertigung der Link'schen Ansicht gegenüber der Zuccarini'schen genügt Obiges.

## Die Schicht stark verdickter Zellen.

Unmittelbar unter der Oberhaut findet sich bei der grossen Mehrzahl der Coniferen eine Schicht chlorophyllleerer, mehr oder weniger stark, oft bastartig verdickter Zellen, deren innige Verbindung mit den Zellen der Oberhaut das Abziehen der letzteren unmöglich macht. Die einzelnen Zellen dieser Schicht sind im Querschnitt rundlich und stark langgestreckt in der Längsrichtung des Blattes; an den Enden laufen sie meist spitz zu. Die Verdickung ihrer Membran gehört zu den letzten auffälligen Veränderungen, die das Blatt in seiner Entwicklung erfährt; sie erfolgt noch einige Zeit lang, nachdem das Blatt schon seine volle Grösse erlangt. — Chlorzinkjodlösung färbt die Zellen gelb oder röthlich.

Der durch diese Zellen gebildete, das Parenchym umhüllende Mantel ist an den Stellen, wo die Spaltöffnungen stehen, unterbrochen. Man findet daselbst statt seiner, je nach dem Bau der Spaltöffnungen (vgl. Hildebrand a. a. O.), entweder die äussere Spaltöffnungsgrube, oder die Schliesszellen, oder die Athemhöhle.

Aber die Schicht ist auch häufig unterbrochen, ohne dass Spaltöffnungen die Ursache sind, indem ihre Ausbildung von der Kräftigkeit des Wachstums der Nadel abhängt. So fehlt sie meist gänzlich den Cotyledonen und ersten Laubblättern. Während *Abies pectinata* gewöhnlich eine nur durch die beiden Spaltöffnungsstreifen unterbrochene Schicht bastartig verdickter Zellen zeigt, findet man an weniger kräftigen Nadeln derselben Species diese Schicht vielfach unterbrochen. Andere Coniferen zeigen sie fast nie continuirlich. Bei nadelförmigen Blättern sind die beiden Kanten des Blattes und die Mittellinie der oberen und unteren Fläche diejenigen Stellen, an denen man sie am ehesten entwickelt findet. Die Nadeln erhalten dadurch, mit der Loupe betrachtet, an jenen Stellen einen seidenartigen Glanz, den man leicht für die Wirkung eines Nerven oder eines Harzanges halten kann.

Diese eigenthümliche Zellschicht fehlt gänzlich den Gattungen *Taxus* und *Torreya*; wie oben erwähnt, hat letztere statt dessen bastartig verdickte Oberhautzellen. Sie wurde ausserdem stets vermisst bei *Tsuga Canadensis*, *Abies amabilis*, *Taxodium distichum* und *Glyptostrobus heterophyllus*. Doch steht zu erwarten, dass auch diese letztgenannten Coniferen unter günstigen Umständen dieselbe entwickeln; nicht aber *Taxus* und *Torreya*.

Andererseits kann sich auch diese Schicht verdoppeln, was häufig

schon in den Kanten der Blätter, sowie in den stechenden Spitzen geschieht, die Zuccarini (a. a. O. S. 790) fälschlich als durch den Nerv gebildet ansah. Bei *Araucaria imbricata* besteht diese Schicht regelmässig aus mehreren (bis 5) Lagen bastartig verdickter Zellen. Auch die Büschelnadeln von *Pinus* zeigen gewöhnlich mehrere (bis 4) solcher Lagen. Da die Oberhautzellen dieser Nadeln allseitig stark verdickt sind, so tritt eine Abweichung ein, die dem gänzlichen Fehlen der verdickten Schicht bei *Torreya* zu vergleichen ist. Die unmittelbar unter der Oberhaut gelegene, chlorophyllleere Zellschicht ist nämlich bei *Pinus* sehr schwach verdickt, so dass ihre Zellen dem flüchtigen Blick wie Intercellularräume erscheinen; — und erst die folgenden lassen, gewöhnlich in sich steigendem Maasse, den Charakter der verdickten Schicht erkennen. Am Grunde der Nadeln von *Pinus*, in der schuppigen Scheide, tritt mit der Wachsthumenergie die Verdickung dieser wie der Oberhautzellen zurück.

Es leuchtet ein, dass die verdickte Schicht es vor allem ist, die den Nadeln die derbe Consistenz verleiht; dergestalt, dass man durch das Gefühl schon auf den Grad der Ausbildung derselben schliessen kann. Die oben angeführten Beispiele von *Taxus*, *Tsuga canadensis*, *Abies amabilis*, *Taxodium* und *Glyptostrobus* beweisen dies. — Die spät erst vollendete Verdickung erklärt die Weichheit der jungen Coniferennadeln im Mai. — Endlich bedingt wesentlich die verdickte Schicht den grossen Widerstand, welchen die zu Boden gefallenen Blätter unserer Nadelhölzer im Walde der Zerstörung durch die Fäulniss entgegensetzen.

### Vergleichend - anatomische Betrachtung der immergrünen, sowie hinfälliger, aber lederartiger, harter Blätter.

Um zu entscheiden, in wie weit das bei den Coniferen so allgemeine Auftreten der Schicht verdickter Zellen dieser Familie eigenthümlich ist, wurden 48 Species immergrüner Blätter verschiedener Familien untersucht. Es ergab sich 1) dass die Coniferen diese Eigenthümlichkeit mit einem grossen Theile der Cycadeen gemein haben; — dass aber die oben beschriebene Entwicklung jener Schicht als den Gymnospermen fast ausschliesslich zukommend zu betrachten ist, und 2) dass die Festigkeit und Dauerhaftigkeit der immergrünen Blätter in keinem wesentlichen Zusammenhange steht mit dem

Auftreten verdickter, chlorophyllerer Zellen im Parenchym; denn es giebt a) immergrüne Blätter ohne Zellen von der bezeichneten Art, und es finden sich b) derartige Zellen auch bei hinfalligen Blättern.

Zu den immergrünen Blättern, bei denen sich gar keine chlorophylleren, verdickten Zellen im Parenchym finden, gehören die von *Buxus sempervirens*, *Laurus canariensis*, *Oreodaphne foetens*, *Camphora officinalis*, *Ilex Cunninghamsii*, *Myrtus communis*, *Callistemon pinifolium* (sowie die Phyllocladien von *Ruscus aculeatus*). Es erhalten die Blätter der genannten Pflanzen ihre Derbheit theils durch die bedeutendere Entwicklung von Cuticula und Cuticularschichten, theils auch nur durch die innigere, dichtere Ineinanderfügung der Blattgewebszellen. Auf der Dichtigkeit des Pallisaden-Parenchyms beruht die leichte Trennbarkeit des *Buxus*blattes in zwei Lamellen; doch sind grade diese Blätter zugleich durch eine ausserordentliche Dicke der Cuticula und der Cuticularschichten ausgezeichnet.

Bei einer zweiten Reihe immergrüner Blätter stehen die verdickten Zellen in Zusammenhang mit den Blattnerven. Dann gehören sie entweder als Basttheil zum Gefässbündel, oder es sind veränderte Parenchymzellen, die eben nur in der Nähe der Blattnerven unter der Oberhaut sich finden. Jenes ist der Fall bei den Phyllocladien vieler *Acacia*-Arten (*abietina*, *robusta*, *ruscifolia*). Von den in Mehrzahl vorhandenen Gefässbündeln, die diese Phyllocladien durchziehen, entwickeln die vier in den Kanten verlaufenden ihren Basttheil stärker als die übrigen, so dass sie das Pallisaden-Parenchym an diesen Stellen verdrängen; gewöhnlich bleiben zwischen den Bastzellen und der Oberhaut noch 1—2 Schichten Parenchymzellen, die dann ohne grünen Inhalt und schwach verdickt erscheinen. — Sehr häufig findet sich die zuletzt bezeichnete Veränderung der Parenchymzellen zwischen Gefässbündel und Oberhaut. Es ist dies die gewöhnliche Ursache des weisslichen Ansehens derjenigen Blattnerven, welche sich nicht kielartig über das Niveau des Blattes erheben (*Zamia muricata*, *Stangeria paradoxa* <sup>1)</sup>). Bei vorspringenden Nerven findet sich meist eine ähnliche Veränderung der Parenchymzellen, jedoch mit allmähligem Uebergang dieser in gewöhnliche Parenchymzellen.

Eine dritte Reihe immergrüner Blätter besitzt bastartig verdickte und gewöhnlich verzweigte Zellen zerstreut im Parenchym, z. B. *Olea*

1) Es ist interessant, dass diese Pflanze, die einzige Gymnosperme mit *Taeniopteris*-Nervatur, auch in den welligen Wänden der Oberhautzellen mit den Farn übereinstimmt, welche Eigenthümlichkeit ihr ebenfalls unter den Cycadeen allein zukommt.

europaea, emarginata, fragrans. (Von Pflanzen mit hinfalligen Blättern würde *Nymphaea alba* hierher zu zählen sein.) Bei *Olea fragrans* haben sie vielleicht die zierlichste Ausbildung, die sie erhalten können. Sie erstrecken sich hier meist unverzweigt senkrecht zur Fläche quer durch das ganze Blatt hindurch und verzweigen sich an der oberen wie an der unteren Oberhaut mehrweniger fussförmig, so dass sie säulenartig die beiden Oberhäute mit einander verbinden. — Die Gattung *Hakea* (*nitida*, *ceratophylla*, *pectinata*, *salisburioides*) verdankt die grosse Derbheit ihrer Blätter zum Theil auch starkverdickten Zellen, für deren eigenthümliche Lage uns kein Analogon aus anderen Pflanzenfamilien bekannt ist. Dieselben entsprechen nämlich in ihrer Stellung und, da sie häufig unverzweigt, auch in ihrer Gestalt vollkommen den Zellen des Pallisaden-Parenchyms, zwischen denen sie vorkommen. (vgl. Schacht Lehrbuch II S. 119 und Schleiden Grundzüge 3. Aufl. I S. 277 Fig. 80.)

Es bleibt noch übrig der vierte Fall, welcher der dem Vorkommen der verdickten Schicht bei den Coniferen nächstverwandte ist. Ein oder mehrere unmittelbar unter der Oberhaut des Blattes gelegene Zellschichten sind chlorophyllleer und mehr oder weniger verdickt. Dieser häufigst auftretende Fall ist zugleich der am längsten beobachtete. Schon Treviranus (*Physiologie* 1835 I S. 450) führt *Musa*, *Canna*, *Cactus phyllanthoides*, *Begonia*, *Piper*, *Tradescantia* als Beispiele hierfür an. Meyen (*Phytotomie* 1830 S. 114) fügte ihnen *Urania speciosa*, *Maranta Zebrina*, *Ficus elastica*, *Pandanus odoratissimus*, — Brongniart (*Recherches sur la structure et sur les fonctions des feuilles* 1830. *Annales des Sciences nat.* T. XXI Pl. 10 Fig. 1, 2 et 4) die *Rochea falcata*, — Schleiden (Grundzüge 3. Aufl. I S. 337 Fig. 98) *Dipsacus fullonum*, *Banksia* u. a., — Schacht (Lehrbuch I S. 274) *Hechtia* und *Tillandsia fasciata* zu. Man kann die Zahl dieser Beispiele, unter denen, wie man sieht, auch Pflanzen mit hinfalligen Blättern, unschwer noch bedeutend vermehren. Von immergrünen Blättern führe ich nur an als Beispiele für das Vorkommen einer Schicht von Zellen der beschriebenen Art unter der Oberhaut der Oberseite des Blattes: *Ilex Aquifolium*, *I. Calamistra*, *I. balearica*, *Quercus glabra*, *Mahonia Fortunei*. — Einbis mehrfach ist diese Schicht bei *Rosmarinus officinalis*, *Cassine Maurocenia*, *Casuarina Fraseriana*, *C. torulosa* und den Cycadeen-Gattungen *Cycas*, *Dioon* und *Encephalartos*. Die Gattungen *Zamia* und *Stangeria* wurden schon oben in der zweiten Reihe erwähnt. *Ceratozamia mexicana* verhält sich unter den Cycadeen wie die Gat-

tung *Torreya* unter den Coniferen; sie hat allseitig gleich stark verdickte, wenn auch nicht bastartige Oberhautzellen und keine Schicht verdickter Zellen darunter; ausserdem aber zahlreiche, längsverlaufende Bastzellen im Parenchym. (s. unten.)

Bei der Mehrzahl der für diesen vierten Fall des Auftretens chlorophyllleerer verdickter Zellen im Parenchym immergrüner Blätter angeführten Beispiele erreicht die Verdickung der betreffenden Zellen nicht den Grad, der den Coniferen eigenthümlich; oder die Zellen sind durch geringere Längsstreckung von denen der Gymnospermen wesentlich verschieden; so dass man schon nach der Ausbildung dieser Zellschicht allein eine Coniferennadel mit ziemlicher Sicherheit von ähnlichen Blattgebilden unterscheiden kann.

### Die Deutung der Schicht verdickter Zellen.

Wir müssen schliesslich noch mit einigen Worten des nutzlosen Streites gedenken, in welchem die älteren Phytotomen bei der Deutung dieser Zellschichten sich befanden. F. Bauer (*Tracts relative to botany*. London 1805) stellte zuerst die Ansicht auf, dass derartige Schichten als zur Oberhaut gehörig zu betrachten seien, und dass man darnach Oberhäute aus einer oder mehreren Zellschichten zu unterscheiden habe. Dieser Auffassung trat auch Treviranus (*Vermischte Schriften* Bd. IV) bei, und vertheidigte dieselbe später (*Physiologie der Gewächse*. Bonn 1835 B. I S. 450) gegen die sehr natürlichen Gründe, die Meyen (*Phytotomie* 1830 S. 114) und Herm. Kroker (*de plantarum epidermide* 1830 p. 2) gegen dieselbe geltend gemacht; ihm war schon 1830 Brongniart (*Recherches etc.* p. 6) in der Annahme mehrschichtiger Oberhäute gefolgt. Brongniart unterscheidet dann weiter die mehrschichtigen Oberhäute in solche mit gleichartigen und in solche mit ungleichartigen Schichten.

Wenn wir diese Zellschicht gesondert betrachteten, so geschah es, weil uns ihre Einreihung in eines der Gewebssysteme des Blattes unwesentlich schien. Soll dieselbe aber, wie Treviranus will, durchaus irgendwo untergebracht werden, so müsste sie dem Parenchym und nicht der Oberhaut zugezählt werden, denn: 1) geht sie gar häufig, z. B. am Blattgrunde der Büschelnadeln von *Pinus*, allmählig in das Parenchym über, so dass man dann nicht einmal im Stande wäre, die Grenze zwischen Oberhaut und Parenchym zu ziehen, und 2) bietet ihre eigenthümliche Entwicklung in den Blättern von *Cephalotaxus pedunculata* einen vollkommenen Uebergang zu den im

Parenchym isolirt auftretenden, verzweigten, bastartig verdickten Zellen. Bei genannter Pflanze verlaufen dieselben nach Analogie der übrigen Coniferen unter der oberen Oberhaut, ohne jedoch eine geschlossene Schicht zu bilden. Zugleich senden aber einzelne von ihnen Aeste zwischen die Zellen des Pallisaden-Parenchyms hinab, so dass der Charakter der „Schicht“, der doch für Oberhautgebilde wesentlich, ganz verloren geht; ja noch andere ganz ebenso gebildete Zellen sind ganz und gar in das Parenchym eingelagert. Wenn es nun unmöglich ist, diese letzteren als zur Oberhaut gehörig anzusehen, so darf man sich auch der Richtigkeit des Rückschlusses auf jene Schichten unter der Oberhaut überhaupt versichert halten.

### Stark verdickte Zellen im Parenchym.

Wir schliessen hieran die Erwähnung der im Parenchym der Coniferenblätter häufig einzeln auftretenden verdickten Zellen. Ausser bei *Cephalotaxus* finden wir sie noch gleichfalls langgestreckt bei *Cunninghamia*; — nur wenig gestreckt und von sehr grossem Lumen bei *Podocarpus elongata* (ihre eigenthümliche Ausbildung bei anderen *Podocarpus*-Species s. unter: quergestrecktes Parenchym); — verzweigt hingegen bei *Dammara* und *Sciadopitys*. Bei letzterer Gattung erinnern sie durch ihre Gestalt auffallend an die verdickten Zellen im Blattstiel und im lockeren Blattparenchym von *Nymphaea*. — Langgestreckte Bastzellen im Parenchym zerstreut finden sich auch sehr reichlich bei den Cycadeen (*Dioon*, *Ceratozamia*, *Zamia*).

Nicht selten zeigt auch das Parenchym der primären Rinde entsprechende verdickte Zellen (*Nymphaea*, *Araucaria brasiliensis*). Schacht, der früher derartige Zellen in der Tannenrinde als secundäre Bastzellen gedeutet, hält dieselben jetzt, und gewiss mit vollem Rechte, „für eine besondere Form der sogenannten Steinzellen, d. h. für dickwandiges und verholztes Rindenparenchym“ (Bot. Zeit. 1862 S. 410 Anmerk.). Die Ansicht, dass das Blattparenchym nie verholzte Zellen enthalte (Schacht Lehrbuch II S. 121), muss man dann ebenso fallen lassen; denn die besprochenen Zellen derselben sind in gleicher Weise zu deuten, wie die des Rindenparenchyms. — Den Ausdruck „Haare im Innern des Blattes“ könnte man mit gleichem Rechte, wie bei *Nymphaea*, auch bei *Sciadopitys* in Anwendung bringen. In der Lamina des *Nymphaea*-Blattes erstrecken sie ihre Aeste ganz wie bei *Sciadopitys* in die Intercellulargänge des unteren, lockeren Parenchyms. Doch sollte man jene Bezeichnung besser ganz

meiden; die betreffenden Zellen sind modificirte Parenchymzellen und haben mit einer wahren Oberhaut nichts zu thun.

### D a s P a r e n c h y m.

Wie Brongniart mit seinen bekannten „Recherches etc.“ überhaupt zuerst Bahn brach in diesem Theile der vergleichenden Phytotomie, so war er auch der Erste, der den Bedingungen nachforschte, welche der Differenzirung des Blattparenchyms in ein dichteres sogenanntes Pallisadenparenchym und ein lockereres Parenchym zu Grunde liegen. Welche Beiträge zu diesem vielleicht interessantesten Punkte der vergleichenden Anatomie des Blattes die Coniferen liefern, werden wir nach Betrachtung dieser an sich unten näher erörtern. — Von den im Parenchym verlaufenden Harzgängen sehen wir vorläufig ab, und werden dieselben später einer gesonderten Betrachtung unterwerfen.

Um die sehr mannigfache Entwicklung, welche das Parenchym der Coniferennadeln darbietet, übersehen zu können, lassen wir uns durch die äussere Form der Blätter leiten, und setzen denjenigen, welche eine obere und untere Blattfläche deutlich entwickelt haben, die im Querschnitt rundlichen oder rhomboidalen gegenüber. Unter den flachen Nadeln hat man ferner zu unterscheiden nach der Stellung der Spaltöffnungen. — Die Blätter von *Cunninghamia*, *Sequoia sempervirens*, *Sciadopitys*, *Tsuga*, *Abies*, *Dammara*, *Podocarpus* (mit Ausschluss von *P. elongata*), *Taxus*, *Cephalotaxus*, *Torreya*, *Salisburya* (und die blattartigen Stengelausbreitungen von *Phyllocladus*), sowie die flachen Blätter junger Pflanzen von *Cupressus*, *Frenela*, *Cryptomeria* tragen in der Regel nur auf der Unterseite des Blattes Spaltöffnungen. — Dementsprechend ist die untere Hälfte des Parenchyms von zahlreichen Intercellulargängen durchzogen, indem die einzelnen Zellen mehrfach verästelt sind und nur mit den Aesten an die Nachbarzellen anstossen. Die obere Hälfte des Blattgewebes ist bei obigen Coniferen ein charakteristisches Pallisadenparenchym, d. h. sie besteht aus unverzweigten, cylindrischen Zellen, welche pflasterartig mit ihrer Längsachse senkrecht zur Blattfläche in ein oder mehreren Reihen übereinander stehen, wenig oder keine Intercellularräume zwischen sich lassen und sehr reichlich Chlorophyll (und Stärke) enthalten. — Während die mit Luft erfüllten Intercellulargänge des lockeren Parenchyms der Unterseite der Blätter eine hellere Färbung ertheilen, bewirkt die Dichtigkeit des Pallisadenparen-

chym im Verein mit der reichlicheren Entwicklung des Chlorophylls in demselben die intensiv dunkelgrüne Farbe der Oberseite der meisten Coniferenblätter. Die Intensität dieser letzteren erklärt sich meist durch die Dicke des Pallisadenparenchyms.

Besondere Erwähnung verdient die charakteristische Ausbildung des lockeren Füllgewebes bei den Podocarpeen: das quergestreckte Parenchym.

Nimmt man von einem Blatte von *Podocarpus macrophylla* durch einen Schnitt parallel der Blattfläche die oberere Oberhaut sammt der verdickten Schicht und dem Pallisadenparenchym weg, so erkennt man schon mit unbewaffnetem Auge ein Gewebe, dessen Zellen in der Mittelebene des Blattes senkrecht zu dem Mittelnerv verlaufen, sehr langgestreckt sind und bedeutende Zwischenräume zwischen sich lassen. Man erhält die klarste Vorstellung von der Richtung dieser Zellen, wenn man bedenkt, dass bei vorliegenden Blättern alle drei Richtungen des Raumes durch langgestreckte Zellen vertreten sind. Denken wir uns in die vertikale Achse der Pflanze und betrachten ein horizontal von ihr abgehendes Blatt, so wird die eine Richtung repräsentirt durch die Zellen des Leitbündels, der Oberhaut, der verdickten Schicht und des Harzgang-Epithels; — die zweite Richtung (von oben nach unten) durch das Pallisadenparenchym; — die dritte (von rechts nach links) durch das in Rede stehende lockere quergestreckte Parenchym. — An einem Längsschnitt senkrecht zur Blattfläche erkennt man bei genügender Vergrößerung, dass die betreffenden Zellen in der Regel nicht seitlich an einander stossen, sondern dass jede einzelne Zelle mit den zunächst über und unter ihr liegenden in Berührung ist. Man sieht zugleich, dass die Zellen der obersten Lagen dieses quergestreckten Parenchyms, welche ungefähr in der Mittelschicht des Blattes zu suchen, chlorophyllleer und nicht unbedeutend verdickt sind. Ein Blattquerschnitt, oder ein Längsschnitt parallel der Blattfläche aus der Mitte des Blattes herausgenommen, zeigt sehr deutliche Poren in diesen Zellen, und Chlorzinkjod färbt die Membran gelb bis orange. Die tiefer, d. h. der unteren Oberhaut näher gelegenen Schichten sind schwächer verdickt und zeigen meist ausser der sehr beträchtlichen Längsstreckung senkrecht zum Mittelnerven nichts, das sie von der gewöhnlichen Form des lockeren Parenchyms unterschied. In ähnlicher Weise ist das lockere Parenchym bei allen breitblättrigen, einnervigen *Podocarpus*-Arten gebildet (*salicifolia*, *lanceolata*, *chinensis* Wall., *acicularis*, *Chilina*). Bei geringerer Deutlichkeit sind es die dem Pallisa-

denparenchym nächsten Schichten des lockeren Parenchyms, welche die ausserordentliche Querstreckung noch behalten. Auch den schmalblättrigen Podocarpus-Arten (*laeta*, *Totara*, *Bidwilli*, *nubigaena*, *pungens*) ist ein in geringerem Maasse quergestrecktes lockeres Parenchym eigen. — Unter den übrigen Coniferen bieten Beispiele für diese Art des lockeren Parenchyms *Cunninghamia sinensis*, *Sequoia sempervirens*, *Cephalotaxus*. Vor Allem scheint die Verbindung der resp. Zellen unter sich durch Uebereinanderlagerung bei den flachen Blättern allgemein zu sein. Es entspricht diese Art des Gewebes am besten seiner Funktion: der Luft, welche durch die Spaltöffnungen eintritt, ein möglichst tiefes Eindringen in das Blatt zu gestatten. Ein stark quergestrecktes Mitteldiachym ist uns sonst nur bei Cycadeen bekannt; am charakteristischsten in den Foliolis von *Cycas revoluta* und *circinalis*. Blattquerschnitte dieser sind in ihrer ganzen Struktur solchen von *Podocarpus macrophylla* merkwürdig ähnlich. Einen Beweis für die Augenfälligkeit der Entwicklung des quergestreckten Parenchyms bei *Cycas* liefert der Irrthum, zu dem sich Miquel offenbar durch das Aussehen desselben verleiten liess: wenn er dem Tribus *Cycadinae* foliola mit Adern zuschreibt. (*Prodromus Systematis Cycadearum* 1861 pag. 5 et 6: „*Cycadinae: Foliola uninervia, venis patulis immersis simplicibus.*“) Dass eine derartige Deutung jener verdickten Zellen nicht statthaben kann, leuchtet nach dem Obigen von selbst ein. — In geringerem Grade entwickelt, doch immer deutlich quergestreckt, ist dieser Theil des Blattgewebes auch bei den Cycadeen-Gattungen: *Encephalartos*, *Ceratozamia* und *Zamia*.

Flache Blätter mit Spaltöffnungen auf beiden Oberhäuten finden sich unter den Coniferen nur bei den flachblättrigen Arten der Gattung *Araucaria* und bei *Podocarpus elongata*. Dementsprechend haben die Blätter dieser Arten auf beiden Seiten je eine Schicht Pallisadenparenchym, und zwischen beiden in der Mitte des Blattes lockeres Parenchym, in welchem Leitbündel und Harzgänge verlaufen. Man erkennt schon äusserlich diese Gleichartigkeit des Baues durch das gleich-grüne Ansehen beider Blattflächen. Wie in derartigen Fällen immer mit Zunahme der Zahl der Spaltöffnungen auf einer Seite das unterliegende Pallisadenparenchym kurzzeiliger und lockerer wird, so zeigt auch *Ar. imbricata*, deren Blattunterseite weit mehr Spaltöffnungen trägt als die Oberseite, an jener eine geringere Entwicklung des Pallisadenparenchyms als unter der Oberhaut der oberen Blattseite. — Bei *Pod. elongata* erkennt man die Ursache dieses eigenthümlichen anatomischen Baues sofort in der Drehung der

Blätter um 90°, in Folge welcher das Oben und Unten zu einem Rechts und Links, der Einfluss des Lichtes also auf beide Blattflächen ein gleichartiger wird. Da die Spaltöffnungen auf beiden Seiten in vollkommen gleicher Menge auftreten, ist auch das Pallisadenparenchym unter beiden Oberhäuten gleich stark entwickelt und schliesst hier ebenfalls ein dem lockeren Parenchym anderer Coniferenblätter entsprechendes, mässig-quergestrecktes Parenchym ein. Einzelne Zellen des letzteren sind nicht selten verdickt und stark porös, nie aber so bedeutend in der Richtung senkrecht zum Mittelnerven verlängert wie bei *Pod. macrophylla* und den verwandten.

Die Gattung *Juniperus* repräsentirt den letzten Fall der Stellung der Spaltöffnungen bei flachen Blättern; nämlich das Vorkommen derselben nur auf der Oberseite. Ihr schliessen sich zugleich durch allmähliche Uebergänge die schuppenförmigen Blätter an, wie sie den Gattungen *Cupressus*, *Biota*, *Frenela* eignen; denn auch bei diesen stehen die Spaltöffnungen wesentlich auf der Oberseite der Blätter. Die Einwirkung dieses Umstandes auf das Parenchym ist aber nicht überall die gleiche. Bei *Juniperus communis* wird dadurch die Entwicklung eines charakteristischen Pallisadenparenchyms vollkommen unterdrückt, und das Parenchym der unteren Blatthälfte wird sogar das dichtere, ohne jedoch eine pallisadenartige Ausbildung zu erhalten. Im Gegensatz hierzu verändert dieselbe Stellung der Spaltöffnungen bei *Biota pendula* nur insofern das Pallisadenparenchym, als die Zellen desselben lockerer neben einander stehen, Intercellulargänge zwischen sich lassend, die zu den Spaltöffnungen führen; zugleich sind die Zellen des unteren Parenchyms unverzweigt und stehen dichter.

Von Interesse sind die in Bezug auf die Stellung der Spaltöffnungen blattartigen Zweige gewisser Cupressineen (*Thujaopsis*, *Chamaecyparis*, *Libocedrus Doniana* und andere), welche Zuccarini (a. a. O. S. 788 f.) zuerst beschrieben. Es sind an diesen Zweigen nur diejenigen Blätter, oder diejenigen Blatthälften reichlicher mit Spaltöffnungen besetzt, welche auf der unteren Zweigseite liegen. Demgemäss ist die Entwicklung des Parenchyms auf letzterer eine viel schwächere als auf der Oberseite, sowohl was Dichtigkeit der Ineinanderfügung der Zellen als auch was das Vorhandensein des Chlorophylls in ihnen betrifft. Wir werden unten sehen, wie Entsprechendes auch bei *Araucaria* sich wieder findet.

Wenden wir uns nun zu den im Querschnitt rundlichen oder rhomboidalen Blättern, denen die charakteristische Ausbildung einer

oberen und einer unteren Blattfläche fehlt, deren Spaltöffnungen in der Mehrzahl der Fälle auf alle Seiten der Nadel vertheilt sind, — so müssen wir diese in zwei Abtheilungen scheiden, in solche mit gleichartigem und solche mit differenzirtem Parenchym.

Zu jenen gehören die Nadeln von *Picea*, *Larix*, *Cedrus* und *Pinus*, zu den letzteren die von *Araucaria* (*excelsa*, *Cunninghami*, *Cookii*), *Cryptomeria*, *Dacrydium cupressinum*. Der Grund dieser Verschiedenheit ist offenbar darin zu suchen, dass die Leitbündel der ersteren von einer mehr oder weniger weiten Schutzscheide eingeschlossen sind, so dass bei *Pinus* z. B. nur 1—3 Zellschichten zwischen der verdickten Schicht unter der Oberhaut und der Leitbündel-Scheide Platz finden; während bei den letzteren das Leitbündel nur einen sehr geringen Raum einnimmt. Bei *Pinus* bleibt das Parenchym selbst dann noch ein gleichartiges, wenn die Spaltöffnungen nicht allseitig stehen (wie z. B. bei *Pinus Strobis*, *P. excelsa*). Die Parenchymzellen der genannten Abietineen sind dicht ineinander gefügt, und lassen nur unter den Spaltöffnungen mehr oder weniger tief eindringende, weite Intercellularräume zwischen sich: die Athemhöhlen. — Die durch den Mangel eines lockeren Gewebes eintretende Erschwerung des Zutritts der atmosphärischen Luft zu den Gewebszellen wird durch die allseitige Vertheilung der Spaltöffnungen neutralisirt. — Wenn die Wachstumsenergie der Parenchymzellen bei *Picea* und *Larix* schon gross genug ist, um keine Bildung von Intercellulargängen zu Stande kommen zu lassen, so bewirkt sie bei *Pinus* und *Cedrus*, in noch höherem Maasse vorhanden, die Bildung von Zellwandfaltungen. Meyen (*Physiologie* 1837 I Taf. VI Fig. 17 und S. 440) bildete sie zuerst ab an einem Blattquerschnitte von *Pinus sylvestris*, und bezeichnete sie als „mehr oder weniger grosse Hervorragungen, gleichsam Auswüchse, welche diesem Gewebe sehr eigenthümlich“ seien. Später deutete er (*Müller's Archiv* 1839 S. 276) sie als spiralgige Verdickungsfasern der Zellwand. Hartig (*Naturgeschichte forstlicher Culturpflanzen* 1851 in den Figurenerklärungen zu Taf. 18 Fig 15<sup>b</sup> und 17) gab zuerst die richtige Erklärung und nannte diese Parenchymzellen *cellulae plicatae*. Die grosse Deutlichkeit, mit der selbst ohne alle Maceration die Zweifachheit des nach innen vorspringenden Theils der Zellhaut bei *Cedrus Deodara* zu erkennen, lässt darüber keinen Zweifel, dass Hartig's Ansicht die richtige, — dass man es hier nicht mit Verdickungsleisten, sondern mit Einfaltungen der Membran zu thun hat. Zu diesem Resultate gelangt auch Cohn (*Zur Lehre vom Wachsthum der Pflan-*

zenzelle N. A. A. C. L.-C. N. C. Vol. XXII P. II pag. 516), möchte aber den Hartig'schen Namen in „cellulae costatae“ umgewandelt sehen. — Wir vermissten diese Ausbildung der Zellen des Parenchyms bei keiner Species der Gattungen *Pinus* und *Cedrus*. Die primären Nadeln von *Pinus* zeigen sie nicht so constant als die Büschelnadeln, gewöhnlich nur in der äussersten Reihe der Parenchymzellen (*P. excelsa*, *Gerardiana*). Den Büschelnadeln fehlen die Zellfalten in dem Parenchym des unteren, in der häutigen Scheide verborgenen Nadeltheils ganz; oder dieselben sind doch nur weit sparsamer vorhanden als in dem chlorophyll-reicheren Gewebe des freien Theils der Nadel, indem der Mangel an Luft und Licht die Wachstumsenergie der Zellen dort darnieder hält. — Von anderen Coniferen ist uns das Vorkommen solcher *cellulae plicatae* nur bekannt in kräftigen Blättern von *Larix* und in den Blattkissen der *Frenela triquetra*, wo sie sich an der Aussenseite der zunächst unter der verdickten Schicht gelegenen Parenchym-Zellreihe zuweilen finden.

Es ist leicht, die Entwicklungsgeschichte der *cellulae plicatae* bei *Pinus* im Frühjahr zu verfolgen. Die Zellen der später verdickten Schicht hören früher auf, ihr Volumen zu vergrössern, als die Parenchymzellen. Während sich in jenen bereits Verdickungsschichten bilden, wächst noch die primäre Zellmembran dieser weiter, und faltet sich, aus Mangel an Raum, nach innen ein. Dadurch erklärt sich auch, dass die der verdickten Schicht nächstliegenden Zellen, und zwar an der diesen zugewandten Seite, die Zellfalten am ehesten, reichlichsten und constantesten besitzen.

Die Nadeln der angeführten Arten von *Araucaria*, der *Cryptomeria japonica* und die von *Dacrydium cupressinum* haben (wie die von *Picea*) die Spaltöffnungen in vier Streifen auf den vier Flächen stehen. Untersucht man diese Blätter an ihrer Basis, so findet man das Parenchym locker, aus Zellen gebildet, die sämmtlich von oben nach unten beträchtlich langgestreckt sind. In der mittleren Höhe des Blattes bemerkt man hingegen ringsum an der Oberhaut, resp. an der verdickten Schicht und senkrecht auf diese gestellt ein grüneres und dichteres Gewebe, aus nur einer Schicht Zellen gebildet, das analog dem Pallisadenparenchym anderer Blätter ist, und unter den vier Spaltöffnungsstreifen Athemböhlen zeigt, während das Innere des Blattes lockeres Parenchym aus von oben nach unten gestreckten Zellen enthält. Bei den *Araucarien* ist diese Differenzirung eine ziemlich scharfe; bei *Cryptomeria* ist sie weniger bestimmt ausgesprochen. Es entspricht diese Anordnung ganz dem Bau des Blat-

tes von *Pod. elongata*: ringsum ein Mantel, ein Hohlcylinder von Pallisadenparenchym und innerhalb desselben lockeres Gewebe, in welchem Leitbündel und Harzgänge liegen.

Untersucht man die Blätter der verschiedenen Seiten eines horizontalen Zweiges von *Araucaria Cookii* oder *Ar. Cunninghamsii*, so findet man das eben beschriebene Pallisadenparenchym in ihnen sehr verschieden entwickelt. Dasselbe ist am stärksten ausgebildet — d. h. seine Zellen nach innen am längsten — an den gerade nach oben gerichteten, am schwächsten an den nach unten stehenden Blättern, in welchen sie nur die halbe Länge erreichen. Die seitlichen, d. h. in der Ebene des Horizontalzweiges sich erstreckenden Nadeln sind in ihrer oberen Hälfte wie die oberen, in ihrer unteren Hälfte wie die nach unten stehenden gebaut. Dies erklärt zugleich das bleichere Ansehen eines *Araucaria*-Zweiges von der unteren Seite im Vergleich zu dem intensiveren Grün der Oberseite. Es ist noch besonders hervorzuheben, dass die Spaltöffnungen an den mit einander verglichenen Nadeln vollkommen gleichgestellt und gleich reichlich vorhanden waren. — Bei *Cryptomeria* war Aehnliches nicht zu beobachten.

Welche allgemeinen Resultate folgen nun aus diesem Verhalten der Coniferenblätter? — Zunächst die Bestätigung des Satzes, dass, wenn die Oberhaut auf allen Seiten des Blattes gleich gebaut ist, auch das unterliegende Gewebe eine im Wesentlichen gleichartige Struktur hat (Schacht Lehrbuch II. S. 119). — Ferner: dass nur unter dieser Bedingung die Differenzirung des Parenchyms in ein Pallisadenparenchym und ein lockeres Parenchym ganz unterbleiben kann (*Pinus*, *Picea*), nicht aber nothwendig unterbleibt (*Araucaria*). — Ferner: dass die Lage des Pallisadenparenchyms unabhängig ist von der Stellung der Spaltöffnungen; die Kenntniss des Baues der Oberhaut also noch keinen Schluss erlaubt auf die Differenzirung des Blattparenchyms. Ist das Pallisadenparenchym nur auf einer Seite vorhanden, so ist diese die dem Lichte zugewendete, gleichgültig ob die Spaltöffnungen an derselben Seite (*Biota pendula*, die Cotyledonen von *Juniperus virginiana*) stehen oder nicht. — Ist das Pallisadenparenchym ringsum vorhanden, so entwickelt es sich an den dem Lichte zugewendeten Seiten stärker; schliesst aber dann immer noch ein, durch die Richtung seiner Zellen und den geringeren Gehalt an Chlorophyll von ihm verschiedenes Gewebe ein (*Araucaria*). — In den Blattkissen findet man meist ein Analogon des Pallisadenparenchyms. Während jedoch bei den Blättern die obere

(d. i. innere) Hälfte der gewöhnliche Sitz desselben, liegt es in dem Blattkissen aussen, unmittelbar unter der Oberhaut (resp. der verdickten Schicht).

### Die Leitbündel.

Bei der Mehrzahl der Coniferenblätter sind die Leitbündel (fasciculi) ganz in das Parenchym eingelagert und äusserlich gar nicht zu erkennen. Daher behauptet noch Richard: den Blättern der Abietineen fehlten die Nerven ganz<sup>1)</sup>. Aber selbst bis in die neueste Zeit hat man häufig durch bloss äusserliche Betrachtung der Nadeln mit der Loupe sich zu Irrthümern verleiten lassen. So sagt Carrière (Traité général des Conifères. Paris 1855 pag. 191) von dem Blatte der *Tsuga canadensis*, dass an der Unterseite desselben ein breiter Nerv verlaufe. In Wirklichkeit liegt aber das Leitbündel mitten im Parenchym, und der unter demselben sich erstreckende Harzgang ist es, der den Kiel bildet. Dasselbe gilt für fast alle Cupressineen mit abstehenden Blättern, z. B. *Chamaecyparis ericoides*, *Biota pendula*.

Die grosse Mehrzahl der Coniferenblätter besitzt nur einen Mittelnerve; so die sämtlichen Abietineen, Cupressineen und Sequoicinen, mit Ausnahme der Gattung *Sciadopitys*, deren Nadeln von zwei parallelen Nerven durchlaufen werden. Die Blätter der breitblättrigen Arten der Gattung *Araucaria*, sowie die von *Dammara*, *Salisburia* und *Nageia* haben eine grössere Anzahl gleichstarker Nerven, welche getrennt im Blatte verlaufen und nie durch Adern mit einander verbunden sind.

Wenden wir uns zur Anatomie der Blattnerve, so muss vorangeschickt werden, dass dieselben nicht Gefässbündel im strengen Sinne des Wortes sind, indem sie nicht aus Gefässen, sondern nur aus Zellen zusammengesetzt sind (Caspary, über die Gefässbündel der Pflanzen. Monatsberichte der königl. Akad. der Wissenschaften zu Berlin 1862, Juli, S. 449). — Sie bestehen stets aus zwei Lagen, einer oberen und einer unteren, deren augenfällige Verschiedenheit zu der Annahme einer hier stattfindenden Jahresring-Bildung geführt hat (Schleiden, Grundzüge II S. 197; Cohn a. a. O. S. 532).

1) Umgekehrt hielt Link (Elementa Philosophiae Botanicae. Editio altera. 1837 I p. 471) die in den seitlichen Kanten des Blattes von *Picea* stark entwickelte Schicht bastartiger Zellen für Nerven, und gerieth aus diesem Irrthum in den anderen, dass er diese Nadeln als aus zwei verwachsenen Blättern bestehend (*Pinus*-artig) betrachtete.

— Die obere Schicht ist aus Holzzellen gebildet und wird nach oben an der der Markscheide entsprechenden Stelle durch eine oder wenige Lagen spiral-verdickter Zellen beschlossn. Die Zellen der unteren Schicht sind gleichfalls langgestreckt, aber dünnwandig (vgl. Hartig a. a. O. Taf. 18 Fig. 15 und 16). — Bei *Podocarpus* liegen in der unteren Schicht einzelne im Querschnitt viereckige Bastzellen, und zu beiden Seiten des Leitbündels finden sich spiral- oder punkirt-verdickte Zellen: veränderte Parenchymzellen (Karsten, Abhandl. der Berliner Akademie 1847 Taf. VII Fig. 4). — Die beiden Lagen des Leitbündels zeigen eine sehr deutliche Verschiedenheit auch in ihrem Verhalten zu chemischen Reagentien. Chlorzinkjod färbt die obere Schicht gelb, die untere hingegen blau, violett oder fleischroth (*Cryptomeria*, *Cunninghamia*, *Tsuga Brunoniana*, *Pinus Laricio*, *P. Pinca*, *Dammara*, *Podocarpus macrophylla*, *Cephalotaxus Fortunei*). — Zucker und Schwefelsäure färbt häufig nur die obere Schicht, ja zuweilen (*Taxus*) nur die spiral-verdickten Zellen schön roth. Es ist bemerkenswerth, dass diese Reaction gänzlich unterbleibt, wenn der Schnitt vorher mit Alkohol behandelt worden, auch wenn man den Alkohol durch Wasser sorgfältig wieder ausgewaschen.

Die Blätter aller Coniferen zeigen im Spätsommer des Jahres, in welchem sie ihre volle Grösse erlangen, auch schon jene Ausbildung des Leitbündels; die folgenden Jahre bringen keine Neubildungen mehr. Die Annahme einer Zweijährigkeit kann sich also nur auf den Einschluss des vorhergehenden Sommers beziehen, in welchem die im Frühjahr sich entwickelnden Laubzweige als Knospen angelegt worden sind. Wir haben es hier also mit einer Zweijährigkeit im weiteren Sinne des Wortes zu thun, d. h. mit einer auf zwei verschiedene Jahrgänge vertheilten Entwicklung, deren Dauer aber kaum die eines Jahres erreicht, indem dieselbe Ende Juli (vgl. Schacht, Lehrbuch II. S. 13) beginnt und im Juni bis Juli des nächsten Jahres für die Blätter beschlossn wird. In der That findet man z. B. in den  $\frac{1}{4}$ '' langen Blättchen der Laubknospen von *Abies Nordmanniana* am Ende des Winterschlafes (Anfang Mai) die von der Markscheide in sie übergehenden Spiralzellen schon vor. Aber man darf daraus nicht den Schluss ziehen, dass die obere Leitbündelschicht schon um diese Zeit für das ganze Blatt fertig gebildet und bei dem Auswachsen der Blätter (von  $\frac{1}{4}$ '' bis zu 1 Zoll Länge!) etwa nur länger gestreckt würde. Denn wäre dies der Fall, so müssten die spiraligen Verdickungsstreifen im ausgebildeten Blatt weiter von einander abstehen als in der Blattanlage, wie sie die überwinternden

Knospen zeigen. Die Windungen sind aber bei beiden vollkommen gleich dicht. Die Annahme einer Bildung von Spiralzellen noch im Frühjahr ist darnach geboten, die Deutung der zwei Schichten durch Zweijährigkeit der Bildung unzureichend.

Vergleicht man den Bau des Blattnerven mit dem Leitbündelkreis eines einjährigen Zweiges, so entspricht der oberen Schicht vollkommen (auch in Bezug auf die chemischen Reactionen) die Markscheide und das Holz des Stammes; der unteren hingegen das Cambium mit dem bei den Coniferen meist gar nicht entwickelten Bast, und dies scheint uns die richtige Deutung der zwei Schichten des Blattleitbündels zu sein. — Demgemäss kann es nicht befremden, dass man im Holz des Blattnerven, z. B. von *Podocarpus*, wohl ausgebildete Tüpfel findet, deren Vorkommen in Blättern von Schacht (Lehrbuch II. S. 121) zeither nicht angenommen wurde, von anderen Physiologen aber schon mehrfach beobachtet worden ist (Hartig a. a. O. Meyen, Physiologie I. S. 81).

Das Leitbündel der Abietineen ist von einer mehr oder weniger abstehenden Schutzscheide eingeschlossen. Der Raum zwischen beiden wird von einem markartigen Parenchym erfüllt, dessen weite und nur schwach verdickte Zellen an allen ihren Wänden reichliche Tüpfel tragen (bei allen Arten von *Pinus*, bei *Picea Khutrow*; vgl. Hartig a. a. O. Taf. 18 Fig. 15 u. 16<sup>b</sup>). Doch erreichen diese Tüpfel nicht die Grösse der im eigentlichen Holze auftretenden. (Die *Pinus*-nadeln besitzen häufig Bastzellen in diesem Markparenchym.) Eine gleich charakteristische abstehende Schutzscheide findet man bei anderen Coniferen nicht; das markartige getüpfelte Parenchym ist uns nur noch von *Cunninghamia sinensis* bekannt, wo es, in wenig Zellen auftretend, das Leitbündel umgiebt.

Die Nerven der blattartigen Stengelausbreitungen von *Phyllocladus* bestehen aus einem flachgedrückten Leitbündel-Kreis. Von der Mitte desselben ausgehend folgen nach allen Seiten hin Mark, Holz, Cambium auf einander; ein Beweis für die Richtigkeit der aus morphologischen Betrachtungen (Zuccarini a. a. O. S. 786 f.) hervorgegangenen Deutung jener Gebilde als Achsenorgane.

Den Nadelhölzern eigenthümlich ist die Neigung zur Zweitheilung der Blatt-Leitbündel, welche fast in allen Gruppen dieser Familie sich geltend macht; bei derselben Art in verschiedenem Maasse, je nach der Kräftigkeit der Blätter. Vier verschiedene Grade der Realisirung dieser Anlage werden in aufsteigender Reihe repräsentirt durch die Gattungen *Abies*, *Pinus*, *Sciadopitys* und *Salisburia*.

Bei den Gattungen *Tsuga*, *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Cedrus* theilt in kräftigen Blättern eine ein bis zwei Zellschichten starke Lage des oben erwähnten markartigen Gewebes, ein Markstrahl, das Leitbündel in zwei neben einander liegende Hälften. Weniger kräftigen Nadeln fehlt dieser Markstrahl. Derselbe tritt nahe ausnahmslos bei den *Pinus*-Arten mit zwei oder drei Nadeln im Büschel auf, erreicht hier eine viel grössere Dicke und entfernt dadurch die beiden Hälften oft sehr weit von einander. Damit tritt zugleich eine auffällige Aenderung in der Lage der Leitbündelhälften zu einander ein. Während das ungetheilte Leitbündel mit wenig Ausnahmen flach ist, einem auf einer Ebene ausgebreiteten Ausschnitt des Leitbündelkreises des Stammes gleicht, die Radien desselben also parallel sind, — ist jede der Leitbündelhälften um circa  $45^{\circ}$  um ihre Achse nach innen gedreht (ohne Veränderung der Richtung ihres Längsverlaufs). Die verlängerte Markstrahl-Richtung der einen Hälfte macht dadurch mit der der anderen einen Winkel von  $90^{\circ}$ , dessen Scheitel ungefähr in die Mitte der Blattoberseite fällt; — die Radien divergiren also nach der Aussen- d. i. Unterseite des Blattes. Nach der Spitze der *Pinus*nadel zu werden beide Richtungen wieder parallel<sup>1)</sup>. Der höchste Grad der Theilung bei *Pinus* wurde an den Nadeln durchwachsender Büschel von *P. sylvestris* beobachtet, nämlich drei getrennte Leitbündel, die aber immer noch, wie bei allen *Abietineen*, von der gemeinsamen Schutzscheide umschlossen waren. Die Nadeln von *P. Cembra*, *P. Strobis* und *P. excelsa* zeigten stets ein ungetheiltes Leitbündel.

*Seidopitys verticillata* ist die einzige *Conifere*, deren Nadeln von zwei parallelen Nerven durchlaufen werden. Da die Schutzscheide, wenn man bei den *Cupressineen* überhaupt von einer solchen noch reden kann, dem Leitbündel eng anliegt, so nimmt sie auch an der Verdoppelung jenes Theil, und die beiden Blattnerven sind durch Chlorophyll-führendes Parenchym getrennt. Die Divergenz der radiären Richtung beider Leitbündel erreicht noch einen höheren Grad als bei *Pinus*. Während die Spiralzellen bei *Abies* nach oben gelegen waren, sind die Leitbündel hier so weit um ihre Achse gedreht, dass dieser Theil nach innen zu liegen kommt; —

---

1) Der entgegengesetzte Fall, eine Convergenz der Radien, fand sich nur an dem ungetheilten Leitbündel von *Pinus Gerardiana* h. B., welches in umgekehrter Weise gewölbt ist wie ein Ausschnitt des Leitbündelkreises des Stengels und diese Species sehr bestimmt zu charakterisiren scheint.

die Leitbündel streben darnach, sich zur Blattmitte so zu stellen, wie im Stamme zwei diametrale Ausschnitte des Leitbündelkreises zur Achse, zum Marke stehen.

Dass wir diese Zweinervigkeit als eine Stufe in obiger Reihe hinstellen, findet seine Begründung in der Anatomie der Cotyledonen und ersten Laubblätter derselben Art. Diesen kommt nämlich ein nur einfacher, ungetheilter Nerv zu. Erst kräftiger entwickelte Nadeln zeigen die im späteren Leben der Pflanze ganz constante Zweinervigkeit. Wir beobachteten sie vom vierten oder fünften Laubblatt an.

Das Blatt von *Salisburia adiantifolia* stellt endlich den vollkommensten Grad dar, welchen die Leitbündel-Verzweigung bei den Coniferen erreicht. Im Blattstiel dieser Pflanze verlaufen zwei Leitbündel in der Richtung zu einander vollkommen denen der *Pinus*-Nadeln entsprechend und nur durch den Mangel der gemeinsamen Schutzscheide von denselben verschieden. Während aber die Nadeln von *Pinus* so zu sagen Blattstiele bleiben und den Knospenschuppen der *Salisburia* zu vergleichen sind, theilt sich jedes der zwei Leitbündel am oberen Ende des Stieles der Laubblätter der *Salisburia* von neuem<sup>1)</sup>. Die so gebildeten zwei Hälften jedes einzelnen Leitbündels zeigen dieselbe Divergenz der Radien, wie sie den ursprünglichen zwei Bündeln eigenthümlich. Fortan erstreckt sich aber die Weitertheilung zunächst nur auf die beiden äussersten Leitbündel, die nach innen Zweige abgeben. In der Lamina wiederholt sich die Zweitheilung noch zwei- bis fünfmal. — Auch *Dammara* besitzt ganz am Grunde der stielartigen Verschmälerung des Blattes nur zwei Leitbündel, die Theilungen erfolgen hier aber sämmtlich in diesem Blattstiel; in der Lamina findet keine Verzweigung der Nerven mehr statt. Auch sind die aus einem Nerven durch Theilung entstehenden Hälften bei *Dammara* häufig von ungleicher Grösse. — *Araucaria imbricata* zeigt schon im Blattkissen eine grössere Zahl von Leitbündeln. — Unter diesem vergleichenden Gesichtspunkte muss man, den Blättern der *Salisburia* gegenüber, die Nadeln sämmtlicher *Pinus* L. und mehrweniger aller einnervigen Coniferen als Blattstiele

---

1) Die Angabe Zuccarini's (a. a. O. S. 785), dass noch ein „gleichsam steriler Fortsatz in die Mitte der Blattfläche übergehe“ (ein verkümmerter Mittelnerv), können wir nach unseren Beobachtungen nicht bestätigen. Da Leitbündel und Harzgänge in der fraglichen Lamina bei Betrachtung mit schwacher Loupe fast gleich aussehen, so vermuthen wir, dass eine derartige Verwechslung die Ursache jener Angabe ist.

betrachten, die es nicht zur Entwicklung einer Lamina bringen. — Bei den einmervigen Podocarpeen und Taxineen wurde nie eine Andeutung von Zweitheilung des Leitbündels beobachtet.

### Die Harzbehälter.

Die Harzbehälter der ausgebildeten Blätter der Coniferen stellen sich stets dar als Intercellulargänge, die gewöhnlich langgestreckt sind in der Richtung der Längsstreckung des Blattes, seltener kugelige Gestalt haben. Sie sind stets ausgekleidet von einem Epithel, dessen langgestreckte zartwandige Zellen cylindrisch sind oder im Querschnitt ihren grösseren Durchmesser in der, in Bezug auf den Harzgang tangentialen Richtung haben, und an ihrer freien, dem Harzbehälter zugewandten Seite abgerundet erscheinen. — Gewöhnlich zeigen auch die das Epithel zunächst umgebenden Zellen eine concentrische Anordnung (am deutlichsten bei den Abietineen, am wenigsten deutlich bei den Podocarpeen). Der Harzgang von *Torreya nucifera* zeigt ausser dem Epithel noch bis drei solcher concentrischen Zellschichten. Das Epithel unterscheidet sich dann von den übrigen ebenso angeordneten Zellschichten ausser durch die grössere Dünnwandigkeit seiner Zellen auch durch die geringere Breite derselben. Es findet letzteres seine Erklärung durch die hier stattgefunden habende Theilung der Zellen (vgl. Mohl, über die Gewinnung des venetianischen Terpenthins. Bot. Zeitung 1859 S. 333). Dieser Grössenunterschied ist dann am deutlichsten, wenn sich ausser dem Epithel nur noch eine concentrische Zellschicht findet, wie z. B. bei *Abies Cephalonica* und *Araucaria excelsa*. — Mit Bastzellen finden sich nur die Harzgänge der Nadeln einiger *Pinus*-Arten umstellt (*sylvestris*, *Strobus*, *Benthamiana*, *Laricio*). Aber diese Bastzellen bilden nie die Wand des Harzanges, wie man nach der falschen Abbildung, die Meyen (Physiologie I. Taf. VI Fig. 17) von einem Harzange der Kiefernadel gegeben, glauben müsste, sondern es findet sich zwischen ihnen und dem Lumen des Harzanges stets noch ein Epithel. — Die Zellen des Epithels enthalten nie Chlorophyll; sie sind meist von einer farblosen Flüssigkeit angefüllt. In einigen wenigen Fällen (bei *Picea Withmanniana*) wurde eine gleichmässige Blaufärbung des Inhalts derselben durch Jodtinctur beobachtet, ohne dass ein körniger Inhalt zu bemerken gewesen wäre. — Auch die concentrisch geordneten Zellreihen nächst dem Epithel enthalten gewöhnlich kein Chlorophyll.

Die Lage der Harzgänge in den Blättern ist nicht selten schon äusserlich mit unbewaffnetem Auge zu erkennen. Bei *Tsuga canadensis* und *Torreya taxifolia* z. B. erkennt man den auf der Unterseite des Blattes hervorstehenden Kiel durch seinen Seidenglanz als Harzgang; — die augenfälligen Harzdrüsen der *Thuja occidentalis* sind bekannt genug; — in der Blattspreite von *Salisburia* sieht man, besonders bei durchfallendem Lichte, die zwischen den Nerven verlaufenden, unterbrochenen Harzgänge. Ebenso sind dieselben auf dem Blattquerschnitte häufig schon mit unbewaffnetem Auge zu erkennen. — In der Mehrzahl der Fälle ist zur Feststellung der Existenz und des Verlaufes der Harzgänge die mikroskopische Untersuchung nöthig. Es genügt hierfür zunächst, mehrere Querschnitte in verschiedener Höhe des Blattes zu nehmen, wenigstens zwei, nämlich einen nahe dem Blattgrunde und einen in der halben Blattlänge; bei schuppenförmigen Blättern mit angewachsener Basis sieht man sich oft auf die Untersuchung des Blatkissens angewiesen. — Für die Erreichung obigen Zweckes ist es im Allgemeinen besser, die Schnitte nicht allzu fein, sondern einige Zeldicken stark zu machen, um nicht versucht zu werden, Zerreiassungsstellen des Parenchyms für Harzgänge zu halten. Bei grösserer Dicke des Schnittes ist es aber dann um so mehr nöthig, dass man denselben genau senkrecht zur Längsachse des Blattes führt, welcher parallel die Harzgänge stets verlaufen. — Wenn das Lumen des Harzbehälters mit Secret gefüllt ist und das Bild dadurch undeutlich wird, ist es zweckmässig, die Blattschnitte in Terpentinöl zu legen. Diese Flüssigkeit ist dem Alkohol vorzuziehen, weil sie das Chlorophyll unverändert lässt, die Zellinhalte nicht contrahirt und zugleich in hohem Maasse die Schnitte durchsichtiger macht.

Man erfährt auf diese Weise, dass man zunächst zwei verschiedene Arten der Lage der Harzgänge im Blatt zu unterscheiden hat. Man findet nämlich 1) solche Harzgänge, die dicht unterhalb des Leitbündels, zwischen diesem und der unteren Oberhaut gelegen sind; und 2) solche, die vom Leitbündel entfernt im Blattparenchym eingelagert oder unter der Oberhaut verlaufen. — Wir werden später diese Unterscheidung für gewisse Coniferen als eine unwesentliche kennen lernen.

Wie schon angeführt, ist die Gestalt der Harzbehälter entweder eine langgestreckte: Harzgänge; oder eine mehrweniger kugelige: Harzdrüsen.

Die Harzdrüsen sind am ausgezeichnetsten entwickelt bei Cal-

litrīs quadrivalvis. Sie schmücken die Blattkissen besonders der Gipfeltriebe dieser Cupressinee durch ihren Glanz und den hohen Grad von Klarheit ihres Inhalts, der sie an jüngeren Zweigen wie Tröpfchen einer farblosen bis weingelben Flüssigkeit erscheinen lässt. Mit dem Alter nehmen sie ein röthlich-braunes, trübes Ansehen an.

Solche Harzdrüsen sind den Harzgängen vollkommen äquivalent; sie sind stark verkürzte und dadurch kugelig gewordene, oberflächlich gelegene Harzgänge. (Für Thuja und Cupressus kam schon Hartig, a. a. O. S. 96, zu diesem Resultate.) Der Beweis hierfür ist unschwer zu führen durch vergleichende Betrachtungen. — *Biota orientalis* hat vertieft liegende Harzdrüsen; — die langgestreckten Blätter der *Biota pendula* haben auch je eine langgezogene Drüse, d. h. einen Harzgang, welcher bis nahe zur Spitze des Blattes verläuft. — Aber da die Cupressineen sämmtlich in ihrer Jugend nadelförmige Blätter haben, die später erst in schuppenförmige übergehen, so kann man den Beweis für obige Annahme an den verschiedenen Blättern derselben Pflanze führen. — Die nadelförmigen Blätter einer jungen *Callitris* haben einen mittleren Harzgang, der, vom Leitbündel durch Parenchym getrennt, den Kiel der Unterseite des Blattes bildend, bis zur Blattspitze verläuft; zugleich aber auch nach der entgegengesetzten Richtung sich im Blattkissen weiter erstreckt; — und an den schuppenförmigen Blättern der flachgedrückten Zweige von *Callitris* wird derselbe in eine Harzdrüse zusammengezogen; — ja nicht selten gewahrt man an den Gipfeltrieben mit besonders langen Internodien zwischen den flachen Blättern an einem Blattkissen zwei solcher Harzdrüsen, welche senkrecht übereinander stehen und einem Harzgang entsprechen. (Dieser Fall kommt auch an den Gipfeltrieben von *Thuja occidentalis* zuweilen vor.) — Auf dem Rücken der schuppenförmigen Blätter von *Chamaecyparis sphaeroidea* stehen deutliche Harzdrüsen. Die Gipfeltriebe dieser Pflanze, an denen die Internodien bis 8mal so lang sind wie an kleinen Seitenzweigen, haben an den Blattkissen die Harzdrüsen bis zu einer Länge vom 5—10 Mm. ausgezogen. — Endlich repräsentiren die sehr wenig langgestreckten Harzgänge der nadelförmigen Blätter von *Juniperus virginiana* und *J. Sabina*, die mit gleichem Rechte Harzdrüsen genannt werden könnten, eine Mittelstufe zwischen beiden Formen der Harzbehälter. — Auch die oberflächliche Lage ist kein ausschliessliches Merkmal der Harzdrüsen. Dieselbe kommt z. B. den Harzgängen vieler *Abietineen* in derselben Weise zu. Bei *Picea excelsa* verdrängen die seitlichen Harzgänge nicht selten die Schicht

bastartig-verdickter Zellen und bewirken sogar eine Verringerung der Grösse der ihr Epithel nach aussen noch überziehenden Zellen der Blattoberhaut. Es kann daher hierin kein Unterschied zwischen Harzgang und Harzdrüse gefunden werden.

Aus obigen Beispielen erhellt, dass die Harzdrüsen vorzugsweise den schuppenförmigen Blättern eignen; sowie dass mit zunehmender Länge des Blattkissens oder der freien Spitze des Blattes die Harzdrüse sich streckt und zum Harzgang wird. — Hiernach ist es natürlich, dass die Harzdrüsen sich fast ausschliesslich bei Cupressineen finden. Stark verkürzte Harzgänge zeigen aber auch die schuppenförmigen Blätter von *Dacrydium Franklinii*. Dieselben liegen hier unter dem Kiel der Rückenseite der frei abstehenden Blattspitze, verändern aber, da sie ganz in das Parenchym eingebettet sind, nicht das Ansehen der Oberhaut.

Um eine Uebersicht über die zahlreichen Verschiedenheiten in Vorkommen und Lage der Harzbehälter der Coniferenblätter zu gewinnen, ist es nothwendig, zwischen wesentlichen oder primären und accessorischen Harzgängen (resp. Drüsen) zu unterscheiden. Hierzu dient 1) die Betrachtung desselben Blattes in verschiedener Höhe, sowie 2) verschiedener Blätter derselben Art; und 3) die Vergleichung der verschiedenen Arten einer Gattung und der Gattungen einer Ordnung unter einander. Abgesehen davon, dass sich die primären Harzgänge meist durch eine grössere Weite vor den übrigen auszeichnen, wird ihr Charakter durch die grössere Constanz ihres Vorkommens und ihre bedeutendere Länge bestimmt. — Benutzen wir zur Erläuterung einige Beispiele:

Die an den verkümmerten Seitenzweigen der *Pinus* zu 2—5 stehenden Nadeln zeigen bei verschiedenen Arten, selbst bei den verschiedenen Blättern desselben Individuums eine verschiedene Zahl von Harzgängen. — Von älteren Autoren giebt daher für *Pinus sylvestris* fast jeder eine andere Zahl an. — Schacht (Lehrbuch der Anat. u. Physiol. II S. 121), der deren bis zu 24 in einem Blatte beobachtete, bringt mit vollem Rechte die Zahl derselben mit der Kräftigkeit des Wachsthums in Beziehung. — Diese zahlreichen Harzgänge sind aber nicht alle gleichwerthig. Die zwei den Kanten nächstlaufenden sind in obigem Sinne als wesentliche, die übrigen als accessorische zu bezeichnen. Denn: 1) Jene zwei fallen häufig, wenn auch nicht immer, schon durch ihren grösseren Durchmesser im Querschnitt auf. — 2) Nach der Blattspitze zu enden die als accessorische bezeichneten früher als die in den Kanten verlaufenden. —

3) Es giebt *Pinus*-Species, die nur die beiden letzteren besitzen; nicht aber solche, denen diese fehlten bei gleichzeitigem Vorhandensein accessorischer Harzgänge. — 4) Die flachen, primären Blätter junger Pflanzen von *Pinus* besitzen in der Regel nur zwei Harzgänge, nämlich rechts und links an der unteren Oberhaut anliegend, nahe den Kanten je einen. — 5) Die Blätter der *Abies*, *Picea*, *Larix* und *Cedrus* sind durch zwei in gleicher Weise gelegene Harzgänge charakterisirt.

Als ein zweites Beispiel betrachten wir die flach-nadeligen Blätter von *Sequoia sempervirens*. In denselben verlaufen drei Harzgänge, zwei seitliche und ein mittlerer unter dem Leitbündel. Wir bezeichnen den letzteren als den wesentlichen; denn 1) er ist der bei weitem grössere, obgleich zwischen Leitbündel und Oberhaut weit weniger Raum ist, als den zwei seitlich im Parenchym gelegenen zu ihrer Entwicklung zu Gebote stände; er ist 2) der in den jungen Blättern zuerst gebildete, er ist 3) in der Blattspitze noch deutlich vorhanden, nachdem die anderen bereits blind geendet haben; er ist 4) in den schuppenförmigen, mit breiter Basis angewachsenen Blättern der Gipfeltriebe allein vorhanden, wie auch 5) bei den Blättern der *Sequoiä gigantea* und der grössten Zahl der *Cupressineen* überhaupt.

Aus der Ordnung der *Podocarpeen*, in welcher accessorische Harzgänge sehr selten sind, wählen wir als ein drittes Beispiel *Podocarpus macrophylla*. Der in der grossen Mehrzahl der Fälle allein auftretende Harzgang liegt unter dem Leitbündel. Zuweilen beobachtet man noch ein oder zwei andere, rechts und links von demselben, jedoch nicht mitten im Parenchym, sondern ebenfalls noch zwischen dem sehr breiten Leitbündel und der unteren Oberhaut gelegen. Die Seltenheit des Vorkommens dieser lässt sie als accessorische bezeichnen.

Wenden wir uns mit diesen Hilfsmitteln an die Frage nach der Lage der Harzbehälter bei den Blättern der verschiedenen Ordnungen und Gattungen der Coniferen, und bringen wir letztere zuvörderst in zwei Abtheilungen: einnervige und mehrnervige, so er giebt sich

- a) für die einnervigen der dreifache Fall:
  - 1) Gänzlicher Mangel aller Harzgänge: allein bei der Gattung *Taxus* unter den gesammten untersuchten Coniferen.
  - 2) Ein wesentlicher Harzbehälter zwischen Mittelnerv und unterer Oberhaut: die *Cupressineen*, *Sequoieen*, die Gattung *Tsuga*

(excl. *T. Douglasii* Carr.), die Podocarpeen und Taxineen (excl. *Taxus*).

- 3) Zwei wesentliche Harzgänge, rechts und links vom Leitbündel, nahe den seitlichen Kanten des Blattes gelegen: die Abietineen (excl. *Tsuga*).<sup>1)</sup>

b) In der Spreite der mehrnervigen Coniferenblätter verläuft zwischen je zwei Leitbündeln und diesen parallel ein wesentlicher Harzgang: *Araucaria*, *Dammara*, *Salisburia*. (Ueber die nicht hierher gehörigen Blätter von *Sciadopitys* und *Nageia* s. unten.)

Die speciellere Betrachtung beginnen wir mit

## I. den **Cupressineen** und **Sequoieen**.

Der wesentliche Harzbehälter ist entweder oberflächlich gelegen, und zwar vorspringend als Kiel der Unterseite des Blattes (*Juniperus communis*, *Chamaecyparis ericoides*), oder als Drüse (*Thuja occidentalis*), oder in dunkler grün erscheinenden Furchen (*Chamaecyparis Nutkaënsis*, *Cupressus*, *Biota*), — oder er liegt dicht unter dem Leitbündel, von der Oberhaut durch Parenchym getrennt (*Cunninghamia*, *Cryptomeria*, *Frenela*, *Actinostrobus*, *Libocedrus tetragona*). — Die accessorischen Harzbehälter treten als zwei seitliche auf und entsprechen in ihrer Lage den wesentlichen Harzgängen der Abietineen. Sie wurden nur bei *Sequoia sempervirens*, *Cryptomeria japonica*, *Thuja occidentalis*, *Widdringtonia* und *Chamaecyparis Nutkaënsis*

1) Hartig (Naturgeschichte forstlicher Kulturpflanzen S. 96), der sich am ausführlichsten mit der Untersuchung der Harzbehälter befasst hat, theilt die Coniferen nach der Richtung des Eichens in *Plantae acerosae antipodae* und *Plantae acerosae parapodae* und sagt von den Harzgängen der letzteren, dass sie in ihrem Bau von dem der antipoden Nadelhölzer nicht abweichen, jedoch nie in der Mehrzahl vorhanden und nie durch Bastfasern begrenzt seien. — Das Vorkommen der Bastfasern um die Harzgänge herum ist, wie wir oben sahen, nicht einmal für alle *Pinus*-Species gültig und kann deshalb nicht als wesentliches Unterscheidungsmerkmal dieser Gruppen dienen. Aber auch das Vorkommen von nie mehr als einem Harzgang bei Hartig's parapoden Coniferen, die unserer Gruppe 2. zum Theil entsprechen würden, bedarf einer Einschränkung. Die Blätter von *Sequoia sempervirens*, von *Cryptomeria*, von *Thuja occidentalis* bieten Beispiele des Vorkommens dreier Harzbehälter bei Cupressineen. Ohne die Unterscheidung von wesentlichen und accessorischen Harzbehältern ist eine derartige Eintheilung überhaupt nicht aufrecht zu erhalten. — Andererseits rechnet Hartig zu den antipoden Coniferen nur die Abietineen. Die nach der Mutterpflanze zugewendeten Micropylen der Eichen, z. B. von *Dacrydium Franklinii*, welcher Conifere schuppenförmige Blätter mit nur einem mittleren Harzbehälter eignen, thun das Fehlerhafte jener Eintheilung dar.

beobachtet; bei den letztgenannten drei Cupressineen nur ausnahmsweise. — Die Art ihres Vorkommens bei *Cryptomeria japonica* ist besonders lehrreich. Die Cotyledonen und ersten Laubblätter dieser Pflanze sind flach. Drei Harzgänge liegen in ihnen ganz so wie früher von *Sequoia sempervirens* angegeben wurde; nur hat der mittlere in den Cotyledonen den geringsten Durchmesser. Spätere Blätter bekommen einen Kiel auf der Unterseite, so dass ihr Querschnitt nahezu dreieckig ist. Während die Weite der zwei seitlichen Harzgänge abgenommen hat, ist der untere mittlere in diesen Nadeln bereits der stärkste und verläuft zwischen Leitbündel und Oberhaut, von beiden durch Parenchym getrennt. Die in der Höhe von einem Fuss über der Erde an der primären Achse stehenden Blätter sind bereits stark seitlich comprimirt; die beiden accessorischen Harzgänge sind in ihnen verschwunden, und der wesentliche ist noch mehr in das Innere des Blattes gerückt, er verläuft unmittelbar unter dem Leitbündel, weit entfernt von der Oberhaut. An älteren Exemplaren der *Cryptomeria japonica* findet man nur ausnahmsweise die zwei accessorischen Harzgänge in den Kissen kräftig entwickelter Nadeln der Gipfeltriebe. Der wesentliche Harzgang verläuft constant unmittelbar unter dem Leitbündel.

Es zeigt dies Beispiel deutlich den Zusammenhang zwischen Blattform und Lage der Harzbehälter. Aber es wäre irrtümlich, wenn man alle Eigenthümlichkeiten in dem Vorkommen der letzteren allein durch die äussere Gestalt der Nadel erklären zu können glaubte. Weshalb, fragen wir dann, zeigen die Blätter der *Cunninghamia sinensis* nie die accessorischen Harzbehälter, die den gleichgestalteten Nadeln der *Sequoia sempervirens* nie fehlen? — Oder wie wollte man die so durchaus verschiedene Stellung dieser Behälter in den äusserlich so ähnlich gestalteten Nadeln von *Cryptomeria japonica*, *Araucaria excelsa* und *Picea excelsa* erklären? — Vorkommen und Anordnung der Harzgänge sind bei den verschiedenen Ordnungen der Coniferen typisch verschieden. Die Bedeutung der Blattform ist nicht zu verkennen; aber sie ist nicht das wesentliche, sondern nur ein untergeordnetes Moment.

*Sciadopitys* steht, wie durch seine zweinervigen Nadeln, so auch durch die Lage der Harzbehälter in denselben isolirt unter den Cupressineen (resp. Sequoieen). Eine grössere Zahl (gewöhnlich zehn) Harzgänge verlaufen parallel der Längsrichtung des Blattes, auf allen Seiten desselben, nahe der Oberhaut. Es erinnert dieses Verhalten zunächst an die Harzgänge der Pinusnadeln. Leider standen

von der kostbaren Pflanze nur wenige Nadeln der Untersuchung zu Gebote; doch glauben wir, dass dieselben genügten, den Typus der Harzanglage der Sequoien an ihnen festzustellen. Den gemeinsamen Plan zu finden, muss man von den möglichst gleichartigen Bedingungen ausgehen; man darf nicht einnervige Blätter zweinervigen vergleichen. Es wurde aber früher erwähnt, dass die ersten Laubblätter der *Sciadopitys* einnervig sind. Dieselben besitzen auch 6 bis 10 Harzgänge; nach der Spitze des Blattes zu bleiben aber dieselben drei Harzgänge übrig, deren Lage als charakteristisch für die abstehenden Nadeln von *Sequoia sempervirens* bezeichnet wurde. — Dass der untere mittlere, d. i. der wesentliche Harzgang der Cupressineen und Sequoien an den späteren Nadeln von *Sciadopitys* fehlt, darf uns bei der starken Einschnürung, welche das Blatt gerade in der Mitte von oben und unten erfährt, nicht verwundern. Es würden also die sämtlichen Harzgänge dieser Nadeln als accessoriſche zu bezeichnen, und das Vorkommen des wesentlichen als auf die ersten Laubblätter beschränkt, anzusehen sein.

## II. A b i e t i n e e n .

Bei der ausserordentlichen Regelmässigkeit des Auftretens zweier seitlicher Harzgänge in den Blättern der Abietineen ist die Ausnahme, welche die Gattung *Tsuga* Carr. (mit Ausschluss von *Tsuga Douglasii* Carr.) macht, höchst auffällig. Die Nadeln von *Ts. Brunoniana* und *Ts. canadensis* (von *Ts. Sieboldii* standen uns leider keine dergl. zu Gebote) besitzen stets einen unteren, mittleren Harzgang, wie er für die Cupressineen typisch ist; nie aber seitliche. Es ist dies ein Beweis für die Richtigkeit der systematischen Anordnung der Coniferen, wie sie *Carrière* giebt, im Gegensatz zu der von *Gordon* (*The Pinetum*, 1858) aufgestellten. *Carrière* stellt die Gattung *Tsuga* an die Spitze der Abietineen, den Cupressineen zunächst. Ebenso richtig lässt er, durch die vorragenden Bracteen geleitet, die Abtheilung *Peucoides* Spach. (mit der einzigen Art *Tsuga Douglasii* Carr.) den Uebergang zu der Gattung *Abies* bilden. Die Nadeln von *Tsuga Douglasii* besitzen nämlich constant die zwei seitlichen Harzgänge und nie den mittleren. Aber die Vereinigung des durch die ganze Familie der Coniferen hindurchgehenden Gegensatzes in der Lage der Harzgänge innerhalb einer Gattung muss unnatürlich erscheinen. Will man nun nicht aus dieser Species eine besondere Gattung machen, so müssen wir sie, trotz der hängenden Zapfen, als der Gat-

tung *Abies* näher denn der Gattung *Tsuga* Sect. *Micropeuce* Spach. stehend betrachten; — um so mehr, als sie durch ihre weit hervorragenden Bracteen, sowie durch ihren Habitus unter *Tsuga* ebenso isolirt steht, als dies durch die hängenden Zapfen unter *Abies* der Fall sein würde. — Die frühere Bezeichnung *Abies Douglasii* Lindl. möchte daher wieder aufzunehmen sein.

Keine Gattung unter den Coniferen ist bei gleich grosser Anzahl Species so einförmig in Bezug auf die Blattharzgänge als die Gattung *Abies*. Bei keiner der zahlreichen untersuchten Nadeln der verschiedensten Arten wurden die beiden seitlichen Harzgänge vermisst, bei keiner fand sich ein accessorischer. Jene verlaufen in der Regel an der Oberhaut der unteren Blattfläche nahe den seitlichen Kanten. Die Harzgänge der *Ab. siberica* sind mitten in das Parenchym eingebettet und erreichen zugleich das Maximum der Weite unter der Gattung *Abies*; ihr Durchmesser beträgt häufig  $\frac{1}{6}$  Mm., d. i. ein Drittel der Dicke des ganzen Blattes an den betreffenden Stellen.

In Folge der seitlichen Zusammendrückung hat bei den Nadeln von *Picea* eine grosse Inconstanz im Vorhandensein der Harzgänge statt. Man hat dieselben wenig unterhalb der Seitenkanten der Nadeln unmittelbar unter der Oberhaut zu suchen. Die Inconstanz offenbart sich einerseits in der häufigen Unterbrechung des Längsverlaufes, andererseits in dem gänzlichen Fehlen der Harzgänge. Letzteres ist der gewöhnliche Fall bei *Picea excelsa* var. *viminalis*. Unter zehn Nadeln dieser Conifere hatten durchschnittlich immer neun gar keinen Harzgang, und nur eine zeigte einen, sehr selten beide. (Hartig a. a. O. giebt die Abbildung eines Nadelquerschnittes von *Picea excelsa* mit nur einem seitlichen Harzgang.) — *Picea caerulea* bietet umgekehrt ein Beispiel vollkommen constanten Vorhandenseins der zwei Harzgänge. Auch verlaufen dieselben in den Nadeln dieser Art bis zur Spitze, während sie bei *Picea excelsa* meist nur bis zur halben Höhe des Blattes reichen. In entgegengesetzter Richtung enden sie wie bei allen abfallenden Coniferennadeln vor der Abgliederungsstelle. — Accessorische Harzgänge wurden bei *Picea* nur an den flachen Nadeln gefunden, welche zuweilen an den Enden der Gipfeltriebe schopfartig gedrängt vorkommen. Es lagen jederseits noch ein bis zwei Harzgänge an der Oberhaut der Unterseite und zwar zwischen dem wesentlichen Harzgang und dem unteren Mittelkiel der Nadel; nicht aber da, wo der für die Cupressineen typische Harzgang verlaufen würde. — Durch ihre Blattform isolirt unter der Gattung *Picea* steht *P. Jezoensis* Carr. Das äussere Ansehen ihrer

Blätter möchte sogar noch eher an *Podocarpus* (*Totara*, *Bidwilli*) erinnern, als an eine *Abietinee*. Der anatomische Bau zeigt aber auf das bestimmteste die Natur der letzteren. Es finden sich nämlich zwei seitliche Harzgänge (ganz wie bei *Abies*), ein mehrweniger getheiltes Leitbündel, sowie alternirende seitliche Porenkanäle in den Oberhautzellen, — Merkmale, die den *Podocarpeen* nie und in ihrer Gesamtheit nur den *Abietineen* zukommen.

In den Blättern der *Larix* und *Cedrus* liegen die Harzgänge wie bei *Picea*; accessorische wurden nicht beobachtet.

Grosse Mannigfaltigkeit bietet die Gattung *Pinus*. Den Blättern der bisher besprochenen *Abietineen* zu vergleichen sind die primären, die einfachen Blätter der *Pinus*, wie man sie stets an 1—3jährigen Pflanzen findet. In ihnen verlaufen in der Regel die zwei seitlichen Harzgänge wie bei *Abies* an der unteren Oberhaut, aber ungleich weiter von den seitlichen Kanten entfernt als in den Tannennadeln, wegen der grösseren Zuschärfung des Blattrandes. Nicht selten finden sich neben diesen wesentlichen Harzbehältern noch jederseits je ein Harzgang, die in ihrem Verlauf als accessorische sich zu erkennen geben. Bei *Picea* liegen dieselben zwischen den wesentlichen Harzgängen und der unteren Mittelkante; hier verlaufen sie zwischen jenen und den Seitenkanten. Ein unterer mittlerer Harzgang wurde auch hier nie beobachtet.

In den zu mehreren beisammen stehenden Nadeln findet man fast immer die zwei seitlichen Harzgänge im Parenchym nahe den seitlichen Kanten (*Pinus excelsa*). Den Nadeln der *P. Pinea* fehlen auch diese gewöhnlich. Die accessorischen Harzgänge erscheinen je nach der Form des Nadelquerschnittes an verschiedenen Stellen. Bei den zu fünf stehenden Nadeln tritt der erste accessorische Harzgang in der dritten (nach innen gewendeten, d. i. oberen) Kante auf (*P. Cembra*, *P. Gordoniana*). Der zweite verläuft dann, ebenso wie der erste bei gezweigten Nadeln (*P. halepensis*), an der Aussenseite (Unterseite) des Blattes zwischen den beiden wesentlichen Harzgängen. — Bei den gedrehten Nadeln treten meist zwei accessorische zugleich auf, ein oberer und ein unterer.

Man kommt zu der Feststellung dieser Regeln theils durch die Beobachtung von solchen Nadeln, die überhaupt nur ein oder zwei accessorische Harzgänge besitzen, theils durch die Untersuchung solcher mit sehr zahlreichen Harzgängen, deren früheres oder späteres Endigen nach der Spitze des Blattes zu durch aufeinander folgende Querschnitte bestimmt wird. Der Einfluss der Blattform und der

Grösse der Schutzscheide des Leitbündels fällt dabei sogleich auf. Die Harzgänge finden sich da, wo das Parenchym am stärksten entwickelt, am dicksten ist. Vermehrt sich ihre Zahl, so rücken sie, mit Ausnahme der in ihrer Lage unveränderlichen zwei wesentlichen, häufig etwas zur Seite, — machen, so zu sagen, dem neubinzukommenden Harzgang Platz, und bleiben deshalb immer nahe gleichartig ringsum vertheilt. Es ist hieraus zu folgern, dass nicht nur die accessorischen Harzgänge sich später bilden als die primären (was auch bei *Sequoia sempervirens* beobachtet wurde), sondern dass auch die accessorischen nicht alle zu gleicher Zeit entstehen. — Wenn wir darnach eine gradweise Abstufung auch für die accessorischen Harzbehälter annehmen, und damit den Unterschied zwischen diesen und den wesentlichen als einen nur relativen hinstellen, so könnte man daraus folgern, dass jene Rubricirung überhaupt unnatürlich sei. — Die fast ausnahmslose Regelmässigkeit des alleinigen Vorkommens der zwei seitlichen Harzgänge bei den vorher betrachteten Abietineen verlangt aber, diese Harzbehälter, behufs der Feststellung des Gemeinsamen, des Typischen der Ordnungen, besonders hervorzuheben und besonders zu bezeichnen. Bei einer Zusammenstellung mit den Cupressineen leuchtet dies von selbst ein. Bei letzteren macht die Einzabl, bei den Abietineen die Zweizahl den Anfang.

## II<sup>b</sup>. A r a u c a r i e e n .

Die mehrnervigen Blätter der *Dammara* und der drei betreffenden Arten von *Araucaria* haben in der Lamina die Harzgänge in der früher angedeuteten Weise zwischen den Nerven. Treten accessorische Harzgänge auf, so verändern dieselben auch hier die Lage der wesentlichen nicht. Sie verlaufen dann in der Nähe jener, etwas ober- oder unterhalb derselben.

Die einnervigen Nadeln von *Araucaria excelsa*, *A. Cookii* und *A. Cunninghamsii* folgen, so weit sich dies nach den vierkantigen oder seitlich comprimierten Nadeln der jüngeren Bäume entscheiden lässt, in der Stellung der Harzgänge dem Typus der Abietineen (?). *Ar. excelsa* und *A. Cookii* besitzen im unteren Theil der Nadeln in der Regel vier leicht zu übersehende Harzgänge von sehr geringem Durchmesser, welche nahe den vier Kanten in das Parenchym eingebettet sind, seltener an der Schicht verdickter Zellen verlaufen. Ebenso verhalten sich stielrunde Nadeln von *Araucaria Cunninghamsii*. Die stark seitlich comprimierten Blätter derselben Art besitzen nur zwei

Harzgänge, einen oberen und einen unteren. Das hier stattfindende Verschwinden der beiden wesentlichen seitlichen Harzgänge wäre der oben erwähnten gleichen Erscheinung bei *Picea excelsa* var. *viminialis* zu vergleichen. — Nur in einem Falle wurden mehr als vier Harzgänge beobachtet, nämlich sechs und zwar an den sehr starken Nadeln eines angewurzelten Seitenzweiges von *Ar. excelsa*. Die hinzukommenden zwei verliefen ebenfalls nahe den seitlichen Kanten.

### III. P o d o c a r p e e n .

Dieser Ordnung gehören nur die drei Gattungen *Podocarpus*, *Saxe-Gothaea* und *Dacrydium* an. — Schon früher wurde der accessorischen Harzgänge Erwähnung gethan, die bei *Pod. macrophylla* und *P. salicifolia* neben dem wesentlichen, mittleren und ebenfalls noch zwischen Leitbündel und unterer Oberhaut zuweilen auftreten. — Bei manchen Arten derselben Gattung (*chinensis*, *ensifolia*) ist der wesentliche Harzgang überhaupt nur im unteren Theil des Blattes vorhanden und selbst da wegen seiner geringen Weite leicht zu übersehen. — Die Mehrnervigkeit der Blätter des Tribus *Nageia* stört, wie es scheint, den Typus dieser Ordnung nicht. An einem trocknen Blatte von *Podocarpus Nageia* waren keine Harzgänge zwischen den Blattnerven zu erkennen — im Gegensatz zu den übrigen mehrnervigen Coniferenblättern. In der stielartig verschmälerten Blattbasis schienen unmittelbar unter jedem der dicht gedrängten Leitbündel ein bis drei Harzgänge zu verlaufen. Doch bedarf dieses Resultat noch einer Bestätigung durch Untersuchung frischer Blätter.

Die beiden anderen Gattungen zeigten immer nur einen Harzbehälter unter dem Blattmittelnerv.

### IV. T a x i n e e n .

Diese letzte Ordnung, von welcher Hartig (indem er auch *Ephedra* dahin rechnet, a. a. O. S. 97) aussagt, dass ihr die Harzbehälter gänzlich fehlten, umschliesst die Gattungen *Phyllocladus*, *Salisburia*, *Cephalotaxus*, *Torreya* und *Taxus*, von denen die erste, wegen der gänzlichen Unterdrückung der Blattbildung, hier nicht in Betracht kommt. Der Gattung *Taxus* allein fehlen die Harzgänge völlig. Bei *Cephalotaxus* und *Torreya* ist der als wesentlich bezeichnete constant und stets allein vorhanden. — In der Lamina des *Salisburia*-blattes verlaufen die Harzgänge, vielfach unterbrochen, zwischen den

Nerven und diesen parallel. (Zuccarini bildet sie ab a. a. O. Taf. II Fig. 5 und bezeichnet sie als „abgesetzte lange Zellen“.) Sie sind schon mit unbewaffnetem Auge bei durchfallendem Lichte leicht zu erkennen. Im Blattstiel wechselt Zahl und Lage der Harzgänge ausserordentlich. Häufig findet man nur zwei, die den beiden seitlichen der Pinusnadeln in ihrer Lage vollkommen entsprechen. Wir bezeichnen dieselben als wesentliche, da sie auch am Grunde der Knospenschuppen von *Salisburia* (welche den einfachen Nadeln der *Pinus* völlig homolog) constant zuerst auftreten.

Diese Trennung der Gattung *Salisburia* von den übrigen Taxineen und Gleichstellung mit den Abietineen befremdet wenig, wenn man sich der vollkommenen Uebereinstimmung ihrer Wachstumsverhältnisse mit denen der Gattung *Larix* erinnert.

---

### Harzgang und Leitbündel. — Die Harzgänge der primären Rinde.

Die Beziehung der Harzgänge zu den Leitbündeln ist von besonderer Wichtigkeit für die Ansicht über die Entstehung jener. — Auch scheint einer irrthümlichen Auffassung der Harzgänge als Theile des Leitbündels, wie sie bei der Betrachtung eines Nadelquerschnittes oft sehr nahe liegt, die Vermuthung Schacht's (Lehrbuch II S. 122) entsprungen zu sein, dass den Blättern der Cupressineen und Taxineen die Harzgänge fehlten.

Soweit uns bekannt, ist es die Abhandlung Wigand's „die Desorganisation der Pflanzenzellmembran“ (in Pringsheim's Jahrbüchern Bd. III Heft 1 1861), die zuletzt die Genesis der Harzbehälter behandelt hat und zu dem Resultate kommt, dass das Harz in ihnen kein Secretionsprodukt sei, sondern gleich dem Traganth (vgl. Mohl, Bot. Zeit. 1857 S. 33 ff.) durch eine regressive Metamorphose aus dem Zellstoff entstehe, — durch Verflüssigung der Wände derjenigen Zellen, welche die Stelle im Gewebe der Pflanze, die uns den Harzgang zeigt, vorher erfüllten. Wenn sich Wigand hierdurch in einen Gegensatz stellt zu den Ansichten Meyen's (Secretionsorgane S. 19), v. Mohl's (Ueber die Gewinnung des venetianischen Terpenthins, Bot. Zeit. 1859 S. 333) und Schacht's (Baum. 1853 S. 221 f.), welche Autoren die Harzgänge als Intercellularräume betrachten und eine

Secretion von Seiten der Zellen des sie auskleidenden Epithels annehmen, — so ist zunächst hervorzuheben, dass Wigand die Harzgänge des Holzes, v. Mohl und Schacht die der primären Rinde und der Blätter im Auge hatten. Wenn Wigand aber sein Resultat auf die Harzgänge im Allgemeinen ausdehnt, so stützt er sich dabei auf Karsten's Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Harzganges im Blatt von *Podocarpus salicifolia*. (Vegetationsorgane der Palmen. Abhandl. der Berliner Akademie 1847 S. 208 u. 231, Taf. VII Fig. 3—5.) In einer späteren Abhandlung erkennt Karsten (*Poggendorf's Annalen* 1860 Heft 4 S. 642 Anmerkung) die von v. Mohl und Schacht aufgestellte Entwicklungsgeschichte der Harzgänge für die Blätter der Abietineen an und folgert daraus, dass die Abietineen in dieser Beziehung im Gegensatz zu den von ihm untersuchten Coniferen ständen.

Es würde nun die Meinung nahe liegen, der mittlere Harzgang sei stets zum (Gefäß - resp.) Leitbündel gehörig im Gegensatz zu den seitlichen, — und den Blättern von z. B. *Sequoia sempervirens* kämen beide Arten von Harzbehältern zu. — Die Cupressineen liefern aber, wie früher angeführt, zahlreiche Beispiele mittlerer Harzgänge, die in ihrem ganzen Verlauf vom Leitbündel durch chlorophyllführendes Parenchym getrennt sind (*Juniperus*), also unmöglich durch Desorganisation einer dem Leitbündel angehörigen Bastzelle oder dergl. entstanden sein können. Wie vorsichtig man selbst bei der Beurtheilung der unmittelbar an der Unterseite des Blattleitbündels verlaufenden Harzgänge sein muss, beweist der oben ausgeführte Vergleich jüngerer und älterer Nadeln von *Cryptomeria*. Wo eine derartige Verschiedenheit in den Nadeln ungleichen Alters nicht beobachtet werden konnte, gab meist die Verfolgung des Harzganges in das Blattkissen und die primäre Rinde hinab Aufschluss.

Bei den Coniferen, deren Nadeln sich nicht abgliedern, verlaufen die Harzgänge fast ausnahmslos bis in die primäre Rinde, und zwar oft mit anfangs zunehmender Weite (*Podocarpus chinensis*), um dann mehr oder weniger nahe dem Leitbündelkreis blind zu enden; — d. h. die Harzgänge der primären Rinde einjähriger Zweige dieser Coniferen enden nach oben in den Blättern. Man kann dann aus der Lage der Harzgänge im Zweigquerschnitt die Blattstellung erkennen; um so mehr, als die Länge der Harzgänge in Blattkissen und primärer Rinde gewöhnlich nahe gleich ist dem Abstände der Windungen der Spirale, in welche die Blätter gestellt sind (z. B. *Glyptostrobus*). Bei noch beträchtlicherer Länge der Harzbehälter

giebt ihre grössere oder geringere Entfernung vom Leitbündelkreis Aufschluss über ihre Abkunft (Cunninghamia); es sei denn, dass das Auftreten accessorischer Harzgänge in der primären Rinde die Regelmässigkeit trübe. Es folgt hieraus zugleich, dass die Ansicht Meyen's (Secretionsorgane S. 20; Physiologie I S. 320): die Harzgänge bildeten ein System communicirender Behälter, falsch ist für die Blätter<sup>1)</sup> und die wenig-jährigen Zweige. Ob in späterem Alter noch Verbindungen zwischen denselben entstehen, ist eine ausserhalb unseres Gebietes liegende Frage.

Harzgang und Leitbündel sind nun häufig in der primären Rinde durch Parenchym von einander getrennt, während die Anatomie des Blattes keine solche Trennung zeigt. Dies gilt für alle oben noch nicht eingeschlossenen Cupressineen, soweit sie der Untersuchung zu Gebote standen, mit Ausnahme von Cunninghamia; dies gilt auch ferner für *Cephalotaxus Fortunei*. — Es bleiben nur die Podocarpeen, ferner die Gattungen *Torreya* und *Tsuga* Sect. *Micropeuce*, sowie *Cunninghamia*, für welche die Zusammengehörigkeit von Harzgang und Leitbündel anatomisch nicht widerlegt worden. Hier würde die Entwicklungsgeschichte einzutreten haben. Aber es möchte zu bezweifeln sein, dass dieselbe bei allen als fraglich hingestellten Gattungen zu demselben Resultate führt, zu welchem Karsten bei *Podocarpus salicifolia* gelangte. Die nur bei Podocarpeen gefundene Lage der accessorischen Harzgänge unter dem Leitbündel spricht für Karsten's Resultate und scheint zugleich einen scharfen Unterschied zwischen dieser Gattung und den Cupressineen zu ziehen.

Im Vorangehenden berücksichtigten wir die Desorganisations-Hypothese nur in Betreff derjenigen Harzgänge, welche unterhalb der Leitbündel liegen. In Rücksicht der ganz in Chlorophyll-führendes Parenchym eingebetteten Harzbehälter ist jene Hypothese unseres Wissens nie begründet worden. Wir wollen daher nicht unter-

---

1) An einem Blatte der primären Achse von *Pinus Gerardiana* wurde ein accessorischer Harzgang beobachtet, der 10 Mm. lang so dicht neben dem primären verlief, dass nur zwei Zellschichten, nämlich ihre beiden Epithelen, die zwei Intercellularräume von einander trennten, — ohne dass diese letzteren irgendwo communicirten. Nach der Blattspitze zu endete der accessorische Harzbehälter zuerst, und zwar blind, nachdem bis dahin sein Durchmesser stetig abgenommen; — und in seinem weiteren Verlauf nach der entgegengesetzten Richtung, nach der Blattbasis hin, trennte ihn Parenchym vom wesentlichen Harzgang.

lassen, noch der scheinbaren Stützen zu gedenken, welche für dieselbe in dieser Beziehung sich aus einem Vergleiche der Coniferennadeln mit den Cycadeenblättern ergeben.

Im Blattparenchym von *Ceratozamia mexicana* verlaufen parallel den Nerven zahlreiche, langgestreckte, bastartige Zellen. Ein Längsschnitt, parallel der Fläche aus der Mitte des Blattes genommen, hat daher ein leiterartiges Ansehen; die Zellen des quergestreckten Parenchyms bilden die Sprossen der Leiter, Nerven und Bastzellen ihre Längsstangen. Nun findet man, und zwar am häufigsten in der Blattmitte und in gleichem Abstand von zwei Nerven, die bastartigen Zellen mit rothbraunem Inhalt; je reichlicher dieser vorhanden, desto geringer ist die Dicke der Wandung. Zuweilen sieht man die Zelle in eine rothbraune Masse ohne alle Wandung enden: die Zellwand ist vollständig desorganisirt.

Bei *Encephalartos (horridus, Altensteinii)* verlaufen an den entsprechenden Stellen, nämlich zwischen den Nerven und denselben parallel Gummigänge, deren Lumen von langgestreckten, dünnwandigen, chlorophyllleeren Zellen umgrenzt wird.

Sollte man da nicht glauben, den Uebergang zu den Harzgängen der *Araucaria*, *Dammara* und *Salisburia* zu besitzen?

Wir zweifeln an der Richtigkeit eines hieraus zu ziehenden Analogieschlusses, indem der Uebergang von *Ceratozamia* zu *Encephalartos* nur ein scheinbarer ist. Denn es zeigen weder die Blätter der *Ceratozamia* eine Veränderung der Parenchymzellen in der Umgebung der, bis zum Verschwinden jeder Membran metamorphosirten, bastartigen Zellen, — noch sind uns ähnliche Bastzellen aus dem Parenchym des Blattes von *Encephalartos* bekannt.

Ohrdruf bei Gotha, im August 1863.

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1865-1866

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Thomas Friedrich A.W.

Artikel/Article: [Zur vergleichenden Anatomie der Coniferen-Laubblätter 23-63](#)