

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **X**, 7.

ZUR ORGANOGENIE UND PHYLOGENIE DER KONIFEREN-ZAPFEN

VON

O. HAGERUP



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

1933

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab udgiver følgende
Publikationer:

Oversigt over Det Kgl. Danske Videnskabernes
Selskabs Virksomhed,
Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Archæologisk-kunsthistoriske Meddelelser,
Mathematisk-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser,
Skrifter, historisk og filosofisk Afdeling,
Skrifter, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling.

Selskabets Kommissionær er: *Levin & Munksgaard*, Nørre-
gade 6, København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. **X**, 7.

ZUR ORGANOGENIE UND PHYLOGENIE DER KONIFEREN-ZAPFEN

VON

O. HAGERUP



KØBENHAVN

LEVIN & MUNKSGAARD

1933

Printed in Denmark.
Bianco Lunos Bogtrykkeri A/S. København.

VORWORT

Im Jahre 1917 fand ich während eines Aufenthaltes am Toba-Meere in den Bergen Zentral-Sumatras eine interessante Konifere, *Dacrydium elatum*, deren männliche Blüten auffallendermassen dem fertilen Spross von *Lycopodium* glichen. Denn die Mikrosporophylle (Fig. 1—2) hatten die gleiche Farbe, Gestalt und Grösse wie die typischen Laubblätter und trugen an ihrer Basis Mikrosporangien. Auch die Makrosporangien (Fig. 4) standen an der Oberseite eines grünen Laubblattes, von gewöhnlichen Laubblättern umgeben (Fig. 3). Dies alles schien einer unmittelbaren Beobachtung so einfach und einleuchtend, dass mir sofort der Gedanke kam, die gefundene Pflanze müsse eine Verwandte der baumähnlichen *Lycopodiales* sein, die z. B. in der Kohlenperiode, lange bevor die Angiospermen unserer Erdperiode entstanden waren, gewaltige Wälder ausmachten. Ausserdem liesse sich erwarten, dass die einfach gebauten Blüten den Schlüssel zu der immer noch ungelösten und umstrittenen Frage über die Morphologie der weiblichen Blüten der Koniferen bilden könnten. Ein Batak musste mir deshalb einige Bäume beiderlei Geschlechtes fällen, und ich konservierte eine Menge Blüten aller Entwicklungsstufen zwecks späterer mikroskopischer Untersuchung.

In Dänemark sammelte ich darauf ein so reichhaltiges Material der verschiedenen Koniferengattungen wie mög-

lich, um mit meinem merkwürdigen, indischen »*Lycopodium*-Baume« Vergleiche anzustellen. Diese Einsammlungen wurden in den Schonungen der verschiedenen Landesteile unternommen; vor allem war mir jedoch der botanische Garten der Kopenhagener Universität und der forstbotanische Garten in Charlottenlund von grossem Nutzen. Während der Durcharbeitung des eingesammelten Materials gewährte mir der »Carlsbergfond« eine sehr wertvolle Unterstützung.

Die Übersetzung besorgte Herr Adjunkt A. ROSSEN mit üblicher Tüchtigkeit.

Ich erlaube mir, sämtlichen Institutionen und Personen auf diesem Wege meinen verbindlichsten Dank abzustatten. In ganz besonderem Masse bin ich jedoch meinem Bruder, dem Ingenieur EILER HAGERUP, verpflichtet, dem ich ein anregendes und unvergessliches Jahr in dem indischen Tropenwald und den Fund von *Dacrydium elatum* verdanke.

1. Einleitung.

Die Frage über die Ableitung der Angiospermen von den Kryptogamen gehört zu den zentralen Problemen der botanischen Phylogenie. Mit Recht hat man zu der Annahme geneigt, die Gymnospermen müssten ein Zwischenglied zwischen den beiden Pflanzengruppen sein, eine Annahme, deren Beweiskraft jedoch immer noch so viel zu wünschen übrig lässt, dass ZIMMERMANN noch im Jahre 1930 (S. 317) schreiben konnte: »Unmittelbare Ahnen der heutigen Angiospermen kennen wir nicht.« Wie es im folgenden des näheren erörtert wird, wurzelt diese Unzulänglichkeit darin, dass es trotz mehr als jahrhundertelanger Arbeit noch nicht gelungen ist, die Morphologie der weiblichen Blüte der Koniferen klarzulegen.

»Über kaum ein anderes phytomorphologisches Problem sind schon so viele und so hitzige Kämpfe ausgefochten worden wie über Verwandtschafts-Fragen bei den Koniferen« (ZIMMERMANN, 1930, p. 288). Diese Kämpfe haben sich besonders auf die Frage konzentriert, ob die Zapfen der Pinaceen Blüten oder Blütenstände seien, eine Frage, die also nicht nur eine morphologische Kuriosität, sondern ein zentrales, phylogenetisches Problem ist, dessen Lösung überaus weitreichende Konsequenzen nach sich ziehen wird.

Über diese Frage — »Blüte oder Blütenstand« — gibt es eine überaus reichhaltige Literatur sowohl aus der älteren

als aus der neueren Zeit; jedoch ist diese so oft referiert worden, dass ich mich mit einem Hinweis auf die vorzüglichen und umfassenden Referate und Literaturverzeichnisse bei PILGER (1926 pag. 122—155), COULTER and CHAMBERLAIN (1928) und ZIMMERMANN (1930) begnügen werde.

Den Mittelpunkt der Erörterung bildete in erster Linie die Fruchtschuppe der Pinaceen, die im Laufe der Zeiten

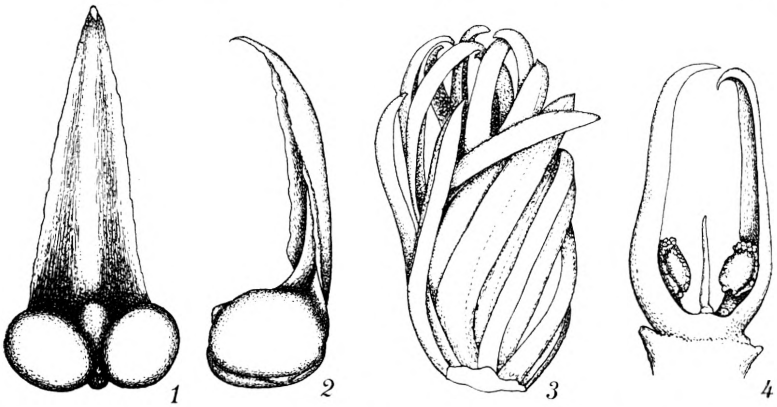


Fig. 1—4. *Dacrydium elatum*. Fig. 1, Staubblatt, von der Oberseite gesehen ($\times 15$). Fig. 2, Staubblatt, von der Seite gesehen ($\times 15$). Fig. 3, Stengelspitze mit verdeckten weiblichen Blüten ($\times 6$). Fig. 4, Stengelspitze mit 2 herauspräparierten weiblichen Blüten ($\times 6$).

als ein offenes Fruchtblatt, eine Plazenta, ein flacher axillärer Spross, die beiden ersten Blätter an einem axillären Sprosse, das erste und einzige Blatt an einem axillären Sprosse, eine Ligula, verwachsene äussere Integumente, oder ein Auswuchs an der Chalaza (COULTER and CHAMBERLAIN 1928 pag. 250) aufgefasst worden ist.

Einige dieser Erklärungen haben heute jedoch nur noch geschichtliches Interesse. Heutzutage werden hauptsächlich zwei Auffassungen verfochten; PILGER und HIRMER (1932) meinen, der Zapfen der Pinaceen sei eine Blüte, während

GOEBEL, v. WETTSTEIN, COULTER and CHAMBERLAIN und ZIMMERMANN ihn als einen Blütenstand auffassen. Von diesen Forschern betonen jedoch mehrere selber das Unzulängliche ihrer Standpunkte. Ausschlaggebende Beweise für die gewöhnlichen Auffassungen sind noch nicht geführt, und von den neuzeitlichen Erklärungen der Zapfenschuppen wird wohl keine die richtige sein.

Die Ursache der herrschenden Unsicherheit ist zum Teil in dem Umstande zu suchen, dass man sich in allzu hohem Masse mit dem Studium der ausgewachsenen Zapfen begnügt hat. Nur wenige Forscher haben auch die Entwicklungsgeschichte untersucht; und wenn sie es taten, geschah es in überwiegender Masse mit Hilfe der primitiven und unsicheren Technik älterer Zeiten, indem man sich des Rasiermessers, der Nadel und starker chemischer Klärmittel bediente. Im folgenden wird man konstatieren können, dass man mit Hilfe der Schnittserien der modernen Mikrotomtechnik durchaus kontinuierlich und zuverlässig die Entwicklungsgeschichte aller vorliegenden Organe verfolgen und auf diesem Wege Licht in die sehr verwickelten Verhältnisse bringen kann.

Es ist dabei von grösster Bedeutung, dass man das ganze Jahr hindurch und am liebsten alle 2—3 Wochen Einsammlungen der verschiedenen Arten besorgt, da die einzelnen Pflanzen rücksichtlich der Jahreszeiten stark von einander abweichen. Wünscht man eine bestimmte Entwicklungsstufe, z. B. die allererste der Samenanlage, zu beschaffen, so ist diese bei der jeweiligen Gattung nur während eines Zeitraumes von 1—2 Wochen des Jahres vorzufinden, und zwar für Pinaceen im Frühling, für *Taxus*, Cupressaceen und *Cryptomeria* im Herbst. Die Einsammlungen beanspruchen also grosse Sorgfalt und viel Zeit, weil man

sich nicht — wie die wenigen früheren Organogenetiker es getan haben — mit einigen wenigen Typen und Einsammlungen begnügen kann.

Die Entwicklungsgeschichte der Fruchtschuppe der Pinaceen wurde im Jahre 1872 von STRASBURGER behandelt, dessen Resultate jedoch später von GOEBEL (1923), der *Pinus* und *Abies* untersuchte, stark kritisiert wurden. PILGER (1926) hat wiederum die in manchen und wichtigen Beziehungen unzulänglichen Beobachtungen GOEBELS bemängelt. So sind z. B. die allerfrühesten Entwicklungsstadien von sowohl Fruchtschuppe als Samenanlage in Wirklichkeit unbekannt; und es ist selbstredend von grösster Bedeutung, ob die Fruchtschuppe an der Deckschuppe oder an der diese tragenden Achse angelegt wird. Da die besprochenen Verhältnisse bei den Koniferen ausserordentlich verwickelt sind und zu den schwierigsten Fragen der Morphologie gehören, ist es geboten, kontinuierliche Serien der allerersten Entwicklungsstadien möglichst vieler Typen zu finden, um ein so reichhaltiges Beweismaterial zu beschaffen, dass man statt auf Hypothesen auf Tatsachen fassen kann. Dies bezweckt die vorliegende Arbeit.

2. *Taxodiaceae.*

Cryptomeria japonica (L.-f.) DON.

HERZFELD fand schon im Jahre 1910 einige der Entwicklungsstadien der weiblichen Blüten dieser merkwürdigen Pflanze. Da HERZFELD indessen nur Längsschnitte benutzte, die bei weitem nicht so viele Aufschlüsse wie Querschnitte geben, und da er in ausschlaggebenden Punkten sich irrt, seien an dieser Stelle in genügender Menge Figuren dargeboten, die nach Mikrotomschnittserien gezeichnet sind.

Diese wurden wiederum von ganz jungen, in kurzen Zeitabständen gesammelten Zapfen präpariert.

Bekanntlich ist es die Fruchtschuppe, die immer die grössten Schwierigkeiten bereitet hat. Zahlreiche Forscher vertraten die Anschauung, dass die Fruchtschuppe mit der Ligula bei *Selaginella* und *Isoëtes* homolog wäre. Gesetzt, dies wäre richtig, so müsste man erwarten, dass das erwähnte Organ an der Oberseite der Deckschuppe (D) als ein Auswuchs derselben angelegt würde. Eben in diesem entscheidenden Punkte ermöglichen die Schnittserien eine unzweideutige, sichere Entscheidung: sowohl Querschnitte (Fig. 5—10) als Längsschnitte (Fig. 18—19) zeigen, dass die allerfrüheste, zarte Anlage zu den über einer Deckschuppe (D) stehenden Schuppen eine — nicht an D — sondern an der Hauptachse (A_1) des Zapfens stehende Warze (A_2) ist.

Die Erklärung dieser Warze (A_2) ist wiederum von Bedeutung: 1) Sie steht also an einem Stengel (A_1) und 2) in der Achsel eines Blattes (D); 3) sie empfängt ihre Leitbündel (Fig. 23) aus der Stele von A_1 (nicht von D); und 4) ausserdem ergibt eine anatomische Untersuchung, dass A_2 eine radiär-gebaute Stele enthält. Es besteht demnach kein Grund zu bezweifeln, dass A_2 das Achselprodukt von D, also ein Stengel ist. (Vergl. »Kritische Betrachtungen« S. 24—36.)

Fig. 19 zeigt, dass A_2 im Periblem von A_1 entsteht und die Epidermis emporhebt, also genau in derselben Weise wie bei den Angiospermen Zweige angelegt werden. Ich habe die vegetativen Zweige zahlreicher Koniferen untersucht und eine ganz ähnliche Entwicklungsgeschichte wie bei den Achselprodukten der Deckschuppen (D) festgestellt. Die vegetativen Sprosse beginnen bei allen

untersuchten Koniferen mit zwei transversal gestellten Vorblättern (α und β), das darauf folgende Laubblatt (1) fällt median nach vorne oder nach hinten, also genau wie bei den Dikotyledonen.

Wir müssen deshalb ganz ähnliche Verhältnisse in der floralen Region der Koniferen gewärtigen.

Kehren wir uns wieder den Schnittserien zu, so zeigt uns Fig. 20 die nächste wichtige Stufe der Entwicklung: Sowohl D als A_2 wachsen durch die Tätigkeit einer gemeinsamen interkalaren Vegetationszone, welches zur Folge hat, dass A_2 an D hinausverschoben wird, bis sie eben die Stellung einnimmt, die derjenigen der Ligula bei *Selaginella* entspricht. Diese Stellung ist es, die zu der Vermutung, dass die Fruchtschuppe eine Ligula sei, geführt hat. Dass diese Theorie jedoch falsch ist, beweisen die allerjüngsten Anlagen von A_2 (Fig. 5 und 18), die sich aber nur schwer finden lassen. Der Verlauf der Leitbündel (Fig. 23) spricht auch für das durch die Entwicklungsgeschichte Festgestellte. Die Figuren 21—23 ergeben, dass die Verschiebung fort dauert, bis das Achselprodukt (A_2) von D gänzlich auf D steht, ein Vorgang, der — wie wir im folgenden sehen werden — sich bei fast allen übrigen untersuchten Koniferen feststellen lässt.

Die Weiterentwicklung von A_2 lässt sich am besten an Querschnitten verfolgen (Fig. 6—9). A_2 wächst etwas in die Breite und verhält sich im übrigen genau wie die entsprechenden Stadien der Seitensprosse der Dikotyledonen. Die Figuren 10 und 11 zeigen, dass die Ähnlichkeit mit den Dikotyledonen darin zum Ausdruck kommt, dass die beiden ersten zarten Blattanlagen transversal in der Achsel an den Seiten von A_2 erscheinen, ein Umstand, der uns zwingt,

sie mit den Vorblättern der vegetativen Seitensprosse zu homologisieren.

Nun aber trifft das überraschendste in der ganzen Entwicklungsgeschichte des Zapfens ein (Fig. 12—15): Aus

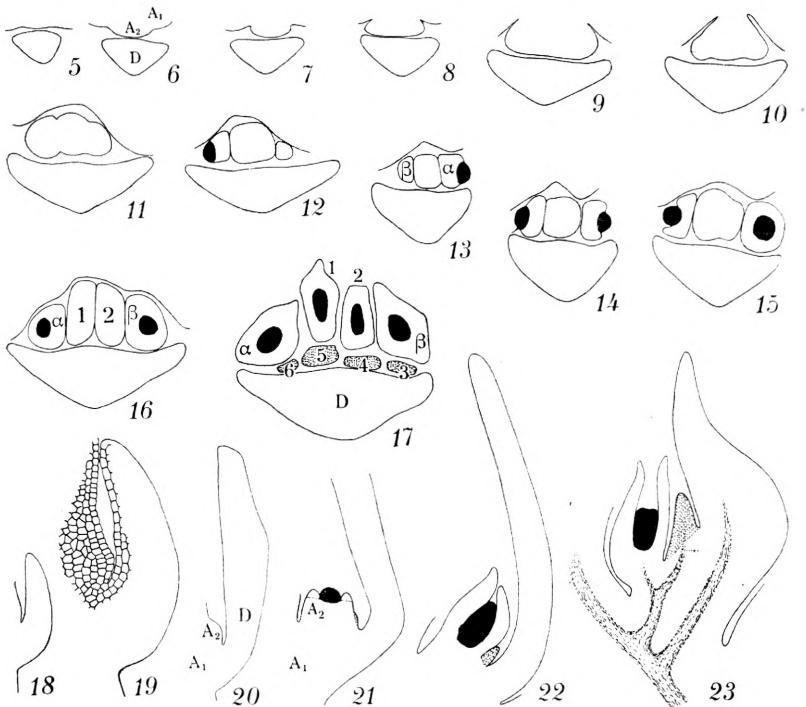


Fig. 5—23. *Cryptomeria japonica*. Entwicklungsgeschichte der Blüte. Fig. 5—17, Querschnitte ($\times 40$); Fig. 18—23, Längsschnitte. Fig. 18, 20, 21, 22: $\times 40$; Fig. 19, $\times 85$ und Fig. 23, $\times 22$. Fruchtschuppen (Zapfenschuppen) getüpfelt, Nuzelli schwarz. Die Integumente sind auf den Querschnitten schief getroffen. A_1 , die Zapfenspindel. D , Deckschuppe. A_2 , die Achse der Blüte. α u. β , die Vorblätter der Blüte, von der die vordersten und obersten (3—6) Blätter sterile Zapfenschuppen (= »Fruchtschuppen«) sind. α , β , 1 u. 2 sind Integumente.

den Vorblättern (α und β) entstehen nämlich die beiden ersten Integumente der Blattachsel¹. Lei-

¹ Vergl. »Kritische Betrachtungen« (S. 24—36): Samenanlage = Integument + Nuzellus.

der gehen α und β schräg von A_2 ab, weshalb *Cryptomeria* sich nicht zu Studien über die Entwicklungsgeschichte von α und β eignet, weil diese bei sowohl Längs- als Querschnitten meistens schräg getroffen sind (vgl. Fig. 12—16).

Als ein echter Stengel fährt A_2 damit fort, Blätter zu entwickeln; meistens werden aber auch die folgenden zwei Blätter (1 und 2) zu Integumenten (Fig. 15—17).

Noch sonderbarer werden alle diese Dinge dadurch, dass die Pflanze noch keine »Fruchtschuppe« entwickelt hat. Die vier jungen Integumente stehen alle auf A_2 und können nicht auf der Fruchtschuppe stehen, da diese ja noch nicht da ist.

Erst wenn alle Integumente zum Vorschein gekommen sind, finden wir die allererste Anlage zur »Fruchtschuppe« (Fig. 21), die als eine Querreihe von 3—6 ursprünglich völlig gesonderten Blattanlagen (Fig. 17) vorne auf A_2 entsteht. Die sterilen Blätter 3—6 entwickeln sich nun in ähnlicher Weise weiter wie die Zungen-Krone bei z. B. *Compositae*: die Blätter verwachsen durch die Tätigkeit einer gemeinsamen interkalaren Vegetationszone zu einer flachen, blattähnlichen Schuppe, der sogenannten »Fruchtschuppe« (= Zapfenschuppe).

Die Hauptergebnisse der Entwicklungsgeschichte wären also die folgenden: In der Achsel der Deckschuppe (D) wird eine Achse (A_2) angelegt, welche ganz rudimentär verbleibt. A_2 entwickelt einen Kreis von etwa 8 Blättern, von denen die hintersten zu Integumenten werden; die vorderen verwachsen und bilden die »Fruchtschuppe« (= Zapfenschuppe).

Die »Fruchtschuppe« wird nicht an der Deckschuppe (D) sondern an A_2 angelegt, ist also keine Ligula.

Die Integumente werden an einer Achse (A_2) und nicht an der »Fruchtschuppe« angelegt.

Die einzelnen Blüten des Zapfens sind etwas verschieden gebaut, wie es die Figuren 24—31 — alle von ein und demselben Zapfen — des näheren veranschaulichen.

Die Zahl der Blütenblätter kann von 0 bis ca. 10 wechseln, und sie sind bald vegetativ, bald fertil. Die Vorblätter

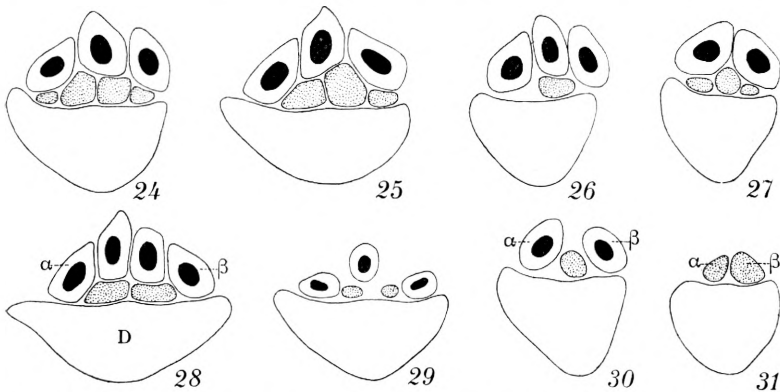


Fig. 24—31. *Cryptomeria japonica*. Querschnitt durch weibliche Blüten ($\times 22$) von demselben Zapfen. D, Deckschuppe. α u. β , Vorblätter. Nuzelli schwarz gezeichnet. Sterile Blätter (Fruchtschuppe) getüpfelt.

(α und β) sind am leichtesten durch ihre Stellungen zu identifizieren; in Fig. 31 sind beide steril, in Fig. 28—30 dagegen fertil. Die in Fig. 24—31 gezeigten Entwicklungsstufen wurden normal an der Spitze aller untersuchten Zapfen festgestellt.

Der erste Ansatz zu den Samenanlagen ist ein ringförmiger Wall (Integument), dessen Mitte bald von einer halbkugelförmigen Warze ausgefüllt wird, die sich zum Nuzellus entwickelt. Da das Integument also nicht einem Blatte (einer Fruchtschuppe), sondern einem Stengel (A_2) aufsitzt, scheint es ein Makrosporophyll zu sein (Vergl. unten: Kritische Betrachtungen, S. 24—36), das — je nach

»Belieben« der Pflanze — auch wie ein Laubblatt entwickelt sein kann (Fig. 31).

Der Nuzellus scheint seiner Stellung in der Achsel des zylindrischen Integuments zufolge dem Makrosporangium bei gewissen *Selaginella*-Arten homolog zu sein.

Die nächste Aufgabe zielt nun darauf ab, zu untersuchen, in wie hohem Masse es zulässig ist, die bei *Cryptomeria* angetroffenen interessanten Verhältnisse zu verallgemeinern.

Von den übrigen Taxodiaceen habe ich leider keine kontinuierlichen Serien der Entwicklungsstadien beschaffen können. Von *Sequoia*, *Taxodium*, *Sciadopitys* und *Cunninghamia* standen nur blühende und reife Zapfen zu meiner Verfügung, und ich fand bei diesen Familien ähnliche Verhältnisse (z. B. eine an der Spitze »gespaltene« Zapfenschuppe) wie bei *Cryptomeria* vor. *Cryptomeria* lässt sich deshalb wahrscheinlich als ein allgemeingültiger Vertreter der Taxodiaceen auffassen.

Im folgenden werde ich die Organogenie der anderen Koniferenfamilien kritisch untersuchen. Zunächst aber gilt es, die Morphologie der Samenanlagen klarzulegen; die Pinaceen sind zu diesem Zwecke besonders gut geeignet, weil ihre Samenanlagen auf einem Zapfen-Querschnitt recht häufig axil getroffen werden.

3. *Pinaceae*.

Von dieser Familie hat ein reichhaltiges Material vieler verschiedener Gattungen zu meiner Verfügung gestanden. Da sie sich aber rücksichtlich der Organogenie in der Hauptsache alle gleich verhielten, habe ich auf Grundlage der folgenden Typenauswahl eine Verallgemeinerung gewagt.

Bei den meisten Arten wird der Zapfen im Sommer des Jahres vor der Blüte angelegt, und in diesem Zeitpunkt sind also die jüngsten, wichtigen Entwicklungsstadien zu suchen, die vorsichtig aus der Winterknospe (Fig. 34) herauspräpariert werden müssen. Es ist schwierig, die »weiblichen Knospen« von den männlichen und den vegetativen zu unterscheiden, denn die Unterschiede der Grösse und Form sind nur gering; der Zapfen ist nur ca. 1—4 mm lang, wenn die ersten Anlagen zu den Achselprodukten der Deckschuppen (D) zum Vorschein kommen. Fig. 34 (auch 32, 33) zeigt zwei wichtige Umstände, die für alle untersuchten Koniferen Geltung haben: 1. Seitenknospen haben zwei transversalgestellte Vorblätter (α u. β), und 2. Koniferen vermögen auch kurze und breite (nicht nadelförmige) Blätter zu bilden; solcher Schuppen gibt es an den Zapfen viele.

Für das Verständnis der kurzen, floralen Sprosse (A_2) ist es von Bedeutung die Blattstellung der vegetativen Kurztriebe zu untersuchen. Als sehr geeignet für solche Zwecke lassen sich die blatttragenden Kurztriebe von *Pinus* anführen; die Figuren 32 und 33 stellen Querschnitte von bzw. einer Art mit 5 (*Pinus parviflora*) und einer mit 2 (*Pinus montana*) Nadeln dar:

In der Achsel einer Deckschuppe (D) steht ein Kurztrieb mit zwei transversal gestellten Vorblättern (α und β). Darauf folgen dann noch etwa 10 Schuppen, die die grünen Nadeln umschliessen. Die Anlagen dieser Nadeln verdecken gänzlich die Spitze des Kurztriebs und schliessen dessen Wachstum ab. Das erste auf die Vorblätter folgende Blatt (1) steht bei den Pinaceen immer median nach hinten (in den Fig. 32, 33 getüpfelt gezeichnet), während es bei anderen Koniferen (z. B. *Podocarpaceae*) im Diagramm

vorne stehen kann. Diese Blattstellungen entsprechen also genau denjenigen bei den Dikotyledonen, und in den Zapfen treten sie wieder in einer den Verhältnissen bei *Cryptomeria* entsprechenden Weise auf.

Pinus.

P. montana MILL. (Fig. 35—40 a), *P. parviflora* SIEB. et ZUCC. (Fig. 42—47) und *P. silvestris* L. (Fig. 41).

Von diesen Arten konnte ich vollständige Serien von Entwicklungsstadien benutzen, von denen die wichtigsten durch die nebenstehenden Figuren 35—47 veranschaulicht werden.

Es stellt sich heraus, dass die Entwicklungsgeschichte in den Hauptzügen der von *Cryptomeria* gleich ist: In der Achsel der Deckschuppe (D) wird an der Zapfenspindel (A_1) eine sekundäre Achse (A_2) angelegt, das Achselprodukt von D (Fig. 35, 41, 42). Sehr bald findet jedoch eine solche Verschiebung statt (Fig. 43), dass A_2 auf D hinausrückt und dadurch eine Stellung wie die einer Ligula einnimmt. Aber der Verlauf der Leitbündel (Fig. 43) zeigt immer noch, dass A_2 zu A_1 und nicht zu D gehört.

Den Verhältnissen bei den vegetativen Sprossen (Fig. 32—34) entsprechend müsste man auch bei den floralen Sprossen annehmen, dass die ersten Organe an A_2 zwei transversal gestellte Vorblätter sein müssten. So ist es auch; doch werden sie im Frühling des Jahres der Blüte angelegt. Die beiden Vorblätter α und β werden ungefähr gleichzeitig angelegt (getüpfelt in Fig. 36, 37, 44, 45) und stehen ganz unten an der Basis von A_2 , die mittlerweile in die Breite gewachsen ist und ungefähr die Gestalt einer Linse angenommen hat.

In der ersten Anlage (Fig. 77 A, B) erscheinen die Vor-

blätter schuppenförmig und weisen im Querschnitt die Form eines Halbmondes auf. Sehr schnell jedoch stossen

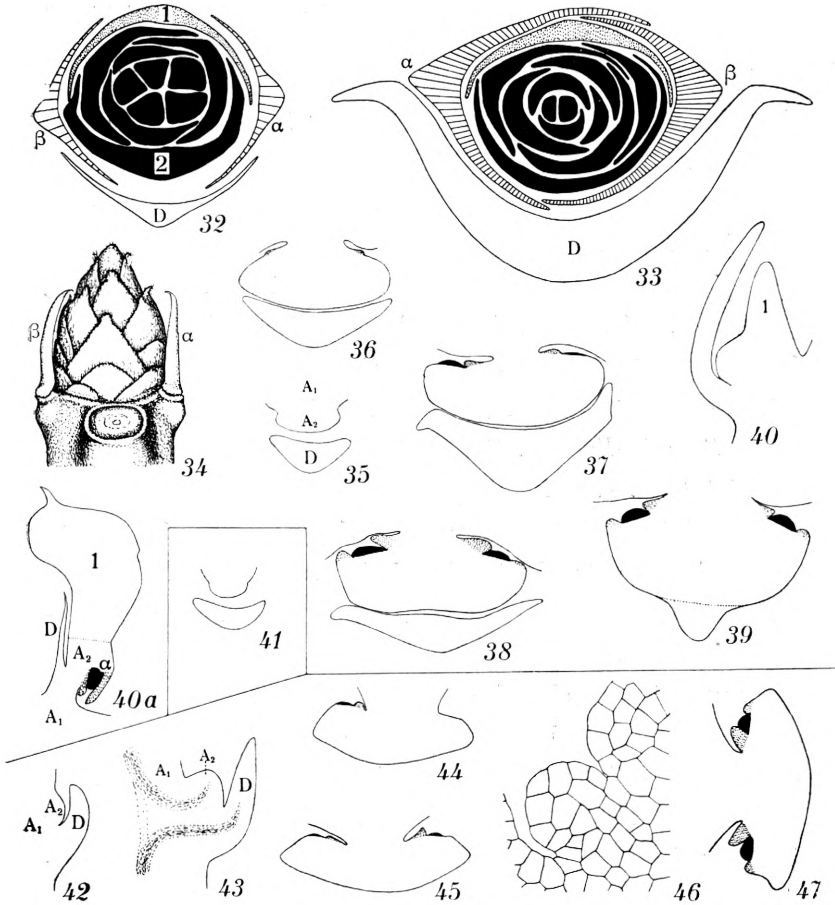


Fig. 32—47. *Pinus*. Fig. 32 Querschnitt eines vegetativen Kurztriebs von *P. parviflora* ($\times 15$); Fig. 33 dasselbe von *P. montana* ($\times 35$). Fig. 34 Winterknospe mit zwei nadelförmigen Vorblättern von *Abies Nordmanniana* ($\times 3$). Fig. 35—40 a *P. montana*. Entwicklungsgeschichte der Blüte ($\times 35$). Fig. 41 *P. silvestris*, jüngste Anlage der Blüte ($\times 35$). Fig. 42—47 *P. parviflora*, Entwicklungsgeschichte der Blüte (Längsschnitte, $\times 35$); Fig. 46 ($\times 215$). Fertile Vorblätter (Integumente) getüpfelt; Nuzellus schwarz. A₁, Zapfenspindel, D, Deckschuppe. A₂, Blütenachse. α u. β , Vorblätter (Integumente) von A₂. 1, das dritte (oberste, sterile) Blatt von A₂ (die »Fruchtschuppe« oder Zapfenschuppe der Blüte).

die Spitzen dieser Mondsichel aufeinander, verwachsen, und im Verlauf ihres ferneren Wachstums gewinnen die Vorblätter die Gestalt eines hohlen Zylinders (Fig. 77 D) mit etwas schief geschnittener Öffnung (Mikropyle); letztere ist bei den verschiedenen Koniferen-Gattungen verschiedenartig geformt; sie besitzt z. B. oft 1—2 Zacken oder einen Einschnitt.

Sobald die Ränder des Vorblattes auf einander gestossen sind (Fig. 77 C), hebt sich der Boden des Zylinders, als die erste Anlage eines Makrosporangiums (Fig. 37, 38, 44, 45, 77), empor. Dieses entwickelt sich — wie es sich späterhin zeigt — zum Nuzellus, der von einem zylindrischen Vorblatt, dem Integumente, das als ein Makrosporophyll (Vergl. *Selaginella* Fig. 130—138) zu bezeichnen ist, umgeben ist (Fig. 77 C).

Diese höchst interessante Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen entspricht, wie wir im folgenden (Fig. 127—138) genauer erkennen werden, der Entwicklung der Sporophylle von *Selaginella*.

A_2 erzeugt noch ein Blatt (1), das wie bei den vegetativen Sprossen sich median nach hinten stellt (Fig. 39, 40, 40 a). Dieses Blatt (1) ist bei *Pinus* ursprünglich pfriemförmig und wird »Crista« genannt. Seine Basis wird aber schnell breiter, bis die Spitze von A_2 von der jungen Blattanlage vollständig bedeckt ist. Von diesem Zeitpunkte an wächst A_2 nicht mehr in die Länge; Blatt 1 aber, das also terminal auf A_2 steht (Fig. 40 a), dehnt sich sowohl in Länge als Breite weiter aus, bis es eine der wohlbekannteren Zapfenschuppen wird, die weit grösser als die Deckschuppe sind und mit ihrer Basis A_2 und die als Sporophylle ausgebildeten Vorblätter decken (Vergl. »Kritische Betrachtungen« S. 24—36).

Larix.

Von dieser Gattung habe ich von mehreren Arten reichliches Material gehabt. Da sie sich aber in organogenetischer Beziehung im wesentlichen gleich verhalten, habe ich mich damit begnügt, folgende 3 Arten zu behandeln: *Larix europaea* D. C. (Fig. 48—51 u. 55), *L. leptolepis* MURRAY (Fig. 52) und *L. occidentalis* NUTT. (Fig. 53, 54).

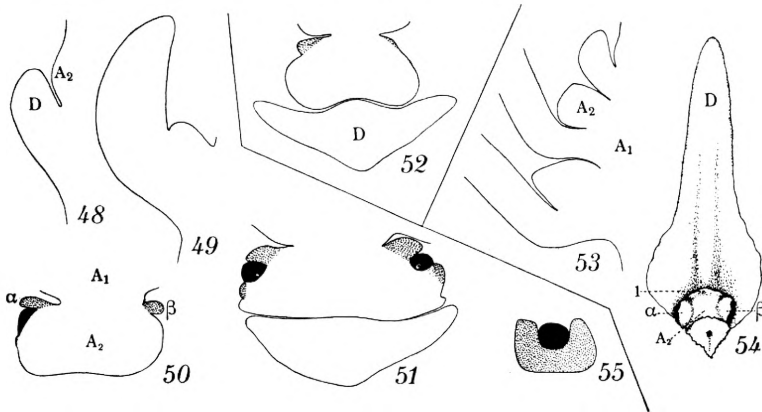


Fig. 48—55. *Larix*. Entwicklungsgeschichte der Blüte (Längsschnitte, $\times 35$). Fig. 48—51 und Fig. 55 *L. europaea*. Fig. 52 *L. leptolepis*. Fig. 53—54 *L. occidentalis*. A₁, Zapfenspindel. A₂, Blütenachse. Die Vorblätter (α und β) der Blüte (Makrosporophylle) getüpfelt. Nuzelli (Makrosporangien) schwarz. D, Deckschuppe. 1, Zapfenschuppe.

Die Zapfen werden im Sommer vor der Blüte angelegt, A₂ trägt aber noch keine Blätter (Fig. 48, 49). A₂ wird an A₁ angelegt (Fig. 48, 53), wird aber bald am Deckblatte (D) hinausverschoben. Auf dieser Stufe überwintert der Zapfen, in eine dicke, beschuppte Winterknospe eingeschlossen.

Früh im folgenden Frühling (März, April), wenn die Winterknospen zu schwellen anfangen, erscheinen die ersten zarten Blattanlagen an A₂. Wie bei *Pinus* gibt es ganz unten an der Basis von A₂ zwei transversal gestellte (auf

den Fig. 50, 51, 52 u. 55 getüpfelt gezeichnete) Vorblätter (α und β), die eine Makrospore (Nuzellus) umschliessen.

Zur Zeit der Blüte sieht die Deckschuppe mit ihrem Achselprodukt wie auf Fig. 54 veranschaulicht aus: der sehr kurze Stengel A_2 trägt 3 Blätter, von denen α und β lateral an der Basis von A_2 stehen, während Blatt 1 als eine breite, niedrige Schuppe an der Spitze von A_2 erkennbar ist.

Nach erfolgter Bestäubung wächst dieses terminalgestellte Blatt (1) stark, bis es schliesslich länger und namentlich erheblich breiter als die Deckschuppe (D) ist.

Dagegen findet bei Blatt 1 fast keine Verdickung statt, wie dies bei *Pinus* der Fall war, wo es eine beinahe zylindrische oder prismatische Form besass. Aus Blatt 1 entwickelt sich die wohlbekannte breite und dünne Zapfenschuppe, die nicht nur für *Larix*, sondern auch für die meisten anderen Pinaceen-Gattungen charakteristisch ist, den Zapfen ihr äusseres Gepräge gibt und das wichtigste systematische Merkmal bildet.

Picea, Tsuga, Pseudotsuga.

Auch von mehreren anderen Gattungen der Pinaceen besass ich lebendes Material. Da sie sich aber in organogenetischer Beziehung im wesentlichen wie die obenbeschriebenen *Pinus* und *Larix* verhalten, wäre ihre Beschreibung nur eine Wiederholung des Schongesagten. Ich glaube deshalb, mich mit nebenstehenden Figuren begnügen zu dürfen, um das Allgemeingültige des bei *Pinus* Festgestellten zu beweisen. Vergleicht man die Figuren 56—67 mit den vorhergehenden, zeigt es sich also, dass die Pinaceen in morphologischer Hinsicht eine sehr gleichartige Gruppe bilden: die axilläre Blüte der Deckschuppe (D) besteht aus

einer kurzen Achse (A_2), welche nur 3 Blätter trägt, von denen die Vorblätter sich als Makrosporophylle (Integumente) entwickeln, während das dritte Blatt (1) ein grosses, breites, pseudo-terminal auf der Rückseite von A_2 stehendes Blatt, die Zapfenschuppe wird.

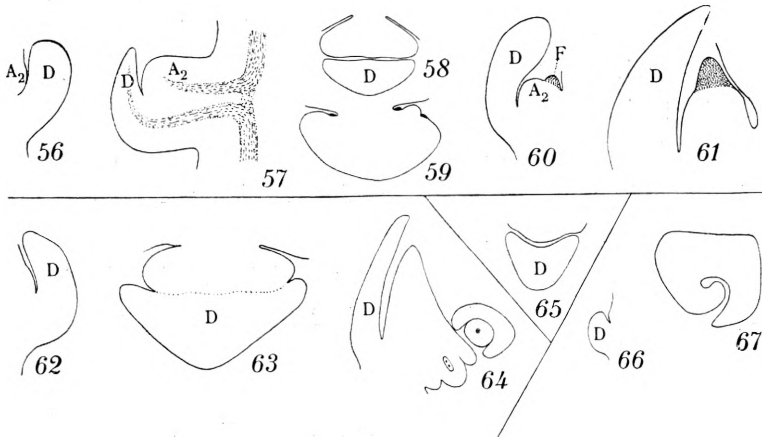


Fig. 56—61. *Picea canadensis*. Entwicklungsgeschichte der Blüte (Längsschnitte, $\times 35$). Integument schwarz, die »Fruchtschuppe«, *F* (das oberste sterile Blatt der Blüte) getüpfelt. Fig. 62—64, *Tsuga Mertensiana*, Längsschnitte von Blüten. Fig. 65 *Tsuga diversifolia* (Längsschnitt). Fig. 66—67 *Pseudotsuga Douglasii* ($\times 35$). *D*, Deckschuppe. *A₂*, Blütenachse. Fig. 67 Querschnitt durch die Spitze des Integumentes.

Die Zapfenschuppe (1) macht während des Wachstums merkwürdige Bewegungen: wenn der Zapfen die Winterknospe verlässt, ist die morphologische Oberseite der Zapfenschuppe konkav, — wie es bei den Blättern der meisten anderen Pflanzen der Fall ist; und so bleibt es bis zur Zeit der Blüte, wo die Zapfenschuppen wegen ihrer Form von einander abstehen, so dass die Mikrosporen ungehindert durchkommen können. Nach der Bestäubung werden alle Zapfenschuppen nach oben und dicht gegen

einander gepresst. Dieser kräftige Druck lässt sie die Form ändern, so dass die morphologische, der Zapfenspitze zugekehrte Unterseite nunmehr die konkave ist. Dass die Zapfenschuppe (1) wirklich rückständig an der Spitze von A_2 ist, erhellen ein auf Fig. 60 dargestellter Schnitt und die Verteilung von Hadrom und Leptom in den Leitbündeln.

Es wird oft angegeben (z. B. von GOEBEL p. 1759), die Stellung der Samenanlagen sei die Folge einer im Laufe ihrer Entwicklung stattgefundenen Drehung von 180° . Dies ist nicht richtig. Wenn die Mikropyle zuletzt nach unten gekehrt ist, so ist dies eine einfache Folge dessen, dass die Integumente an der Basis des fast kreisförmigen Stengels (A_2) angelegt werden.

Die Figuren 64 u. 67 veranschaulichen, wie die Sporophylle (Integumente) sich um die Makrosporangien biegen.

Sterile Blüten (Vergrünungen).

Bei allen untersuchten Pinaceen sind nur die mittleren Blüten des Zapfens samenentwickelnd; die an der Basis und an der Spitze des Zapfens stehenden sind dagegen steril.

Schnittserien zeigen indessen, dass auch in den sterilen Teilen des Zapfens in den Achseln der Deckschuppe Sprosse stehen; diese sterilen »Blüten« sind für das Verständnis der Morphologie der fertilen Blüten von grosser Bedeutung; sie lassen sich leicht beobachten, namentlich an der Spitze des Zapfens, — auch wenn dieser nicht »durchgewachsen« ist.

Nebenstehende Figuren 68—74 zeigen eine Auswahl solcher sterilen Blüten von *Picea alba* (Fig. 68, 70, 71, 73), *Picea abies* (Fig. 69) und *Larix occidentalis* (Fig. 72, 74).

Fig. 69 zeigt einen Schnitt von einer Blüte kurz vor dem Bestäubungsstadium: die rechts stehende Samenanlage ist normal entwickelt und mit einem Makrosporangium versehen; aber das links stehende Vorblatt ist schuppenförmig und steril. Etwas Ähnliches gilt für Fig. 72; nur ist das Makrosporangium in diesem Falle sehr schwach entwickelt. Auf Fig. 74 sieht man links ein schuppenförmiges Vorblatt und rechts ein nadelförmiges, steriles Vorblatt im Querschnitt.

Auf Fig. 71 sind wieder keine der Vorblätter als Sporophylle ausgebildet, sondern sie haben sich zu nadelförmigen Blättern entwickelt, deren Querschnitt in der Form ungefähr dem der Laubblätter entspricht.

Schliesslich lassen sich bei gewissen Bäumen gar nicht selten alle möglichen Übergänge zwischen fertilen Zapfen und vegetativen, sterilen Sprossen ermitteln. Solche »Vergrünungen« wurden oft beschrieben (Vergleich OERSTED und PENZIG); ich begnüge mich darum an dieser Stelle mit einigen Figuren (Fig. 68, 70, 71, 73). Fig. 73 zeigt eine derartige sterile »Blüte«; sie besteht aus einer kurzen Achse (A_2), die die gewöhnlichen 3 Schuppen α , β u. 1 trägt. α u. β sind nicht in Sporophylle (Integumente) umgewandelt, sondern als Schuppen desselben Aussehens und derselben Konsistenz wie die »Zapfenschuppe« (1) entwickelt. Ein Querschnitt (Fig. 68) zeigt deutlich, dass α u. β — wie es zu erwarten war — ausserhalb (und zwar hinter) 1 stehen.

Wenn nur zwei Blätter zur Entwicklung gelangen, sind es, wie Fig. 70 es zeigt, die Vorblätter; die »Fruchtschuppe« (1) fehlt. Nicht selten findet man auch Seitensprosse (sterile Blüten) mit mehr als drei Blättern an einer kurzen Achse (A_2).

Solche Vergrünungen zeigen also, dass bei den Pinaceen

die Blüten »nach dem Belieben der Pflanze« ihre Homologien dadurch beweisen können, dass sie sich als kurze, dreiblättrige, radiäre Sprosse entwickeln. Von besonderer Bedeutung war die Bestätigung der durch die Entwicklungsgeschichte schon erwiesenen Tatsache: die Integu-

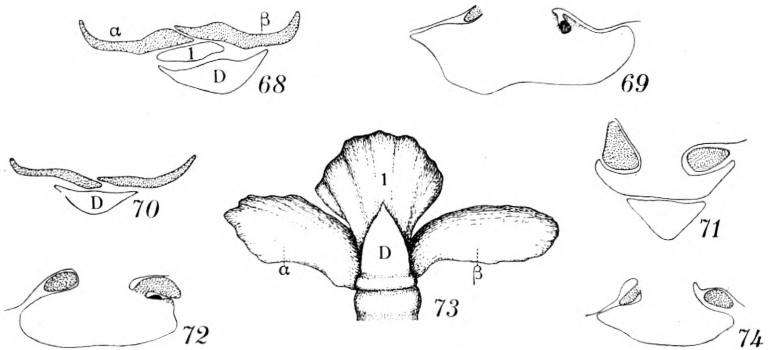


Fig. 68—74. Schnitte von vergrünerten Pinaceenblüten. Eins oder zwei der Integumente (Makrosporophylle), α u. β (Vorblätter), sind als sterile Schuppenblätter (getüpfelt) mit oder ohne Makrosporangium (schwarz) entwickelt. Fig. 68, 70, 71, *Picea canadensis* ($\times 9$). Fig. 69, *Picea abies* ($\times 20$). Fig. 72, 74, *Larix occidentalis* ($\times 20$). Fig. 73, *Picea canadensis*, Habitusbild. D, Deckschuppe; I, das oberste Blatt (die »Fruchtschuppe« der Blüte ($\times 6$). Weitere Erläuterungen s. Text.

mente der Pinaceen sind die Vorblätter der Blüte. (Vergl. unten »Kritische Betrachtungen« S. 24—36.)

Kritische Betrachtungen.

Die folgenden Darlegungen berücksichtigend wird es von Bedeutung sein, schon jetzt in Erwägung zu ziehen, welche allgemeinen Schlussfolgerungen sich aus der im vorhergehenden dargestellten Entwicklungsgeschichte von *Cryptomeria* und *Pinaceae* ziehen lassen.

Schon die jüngsten Entwicklungsstadien des in der Achsel der Deckschuppe D stehenden »Schuppenkom-

plexes« (ZIMMERMANN, 1930) sind für das morphologische Verständnis des Zapfens von grossem Wert, indem sie uns ermöglichen, zu der Frage, ob der Zapfen eine Blüte oder ein Blütenstand ist, eine wohlbegründete Stellung einzunehmen. Denn das Entscheidende in dieser Frage ist dies, ob das Schuppenkomplex am Deckblatt (D) oder an der Zapfenspindel (A_1) angelegt wird.

Wird nämlich das Schuppenkomplex an der Deckschuppe (D) als ein Auswuchs derselben (z. B. als Ligula oder Indusium) angelegt, so ist der Zapfen eine Blüte. Nicht nur im vorigen Jahrhundert (worüber des Näheren bei PILGER), sondern auch in neuester Zeit wird diese Anschauung von so hervorragenden Forschern wie PILGER (1926) und HIRMER (1932) verfochten. Letzterer schreibt S. 52 »... dass den Sphenophyllen und deren nächsten Verwandten einerseits und den Koniferen andererseits Formelemente gemeinsam sind, die sich homologisieren lassen. Es handelt sich in beiden Fällen um seriale Spaltung der die Blüte aufbauenden Elemente usw.«. Es dürfte doch vielleicht gefährlich sein, zwischen zwei so weitläufig verwandten Pflanzengruppen Analogieschlüsse zu ziehen, besonders da die Sphenophyllen (TROLL) ausgestorben sind; die Entwicklungsgeschichte ihrer Blüten lässt sich deshalb nicht genau klarlegen. Es ist aber namentlich von ausschlaggebender Bedeutung, dass die Entwicklungsgeschichte der Koniferen-Zapfen dieser Theorie durchaus widerspricht, denn die erste Anlage (A_2) des Schuppenkomplexes sitzt nicht der Deckschuppe (D), sondern der Zapfenspindel (A_1) auf; und erst infolge einer später eintretenden Verschiebung wird A_2 auf die Deckschuppe D hinausverschoben. Diese sekundäre Stellung ist es, die zu der naheliegenden — aber dennoch falschen — Auffassung, dass A_2 ein Teil

(vielleicht eine Ligula) der Deckschuppe wäre, Anlass gegeben hat (Vergl. TROLL, 1933).

GOEBEL ist denn auch mit PILGER und HIRMER gänzlich uneinig. Er schreibt (1932) S. 1758: »Die Samenschuppe erscheint zunächst als ein quergestellter Wulst in der Achsel der Deckschuppe.« Bei dieser wichtigen Beobachtung fusst GOEBEL — wie auch HIRMER es tut — auf (noch nicht veröffentlichte) organogenetische Studien. Er zieht aus seiner Wahrnehmung jedoch nicht die endgültigen Folgerungen, sondern begnügt sich damit, den erwähnten Wulst als »einen Wulst auf dem die Samenanlagen stehen« (S. 1757) zu erklären. Aus dem im obigen geschilderten Verlauf der Entwicklungsgeschichte erhellt indessen, dass der Wulst (A_2) sämtliche Organe des Schuppenkomplexes — also sowohl Samenanlagen als sterile Blätter (Zapfenschuppen) — trägt.

Es ist also sehr wohl zulässig, A_2 als einen kurzen Stengel und zugleich als das normale Achselprodukt der Deckschuppe (D) aufzufassen. Diese Anschauung wird durch folgende Umstände unterstützt:

1. A_2 wird ursprünglich an der Zapfenspindel (A_1) und in der Achsel der Deckschuppe (D) angelegt.
2. A_2 empfängt die Leitbündel aus A_1 — und nicht aus der Deckschuppe (D).
3. Durch Vergrünungen bezeugt A_2 die Fähigkeit, Blätter entwickeln zu können; diese können grün und nadelförmig sein.
4. Bei den meisten Koniferen trägt A_2 ganz normal sterile, schuppenförmige Blätter (Zapfenschuppen) von ähnlicher Konsistenz wie die Knospenschuppen, die die Winterknospen decken.

5. Schliesslich ergibt eine anatomische Untersuchung, dass A_2 eine radiärgebaute Stele besitzt, eine Beobachtung, die schon von älteren Anatomen (VAN TIEGHEM) oft gemacht worden ist.

Es will mir deshalb scheinen, dass kein wirklicher Grund bestände, die Annahme, dass A_2 ein Stengel und das normale Achselprodukt der Deckschuppe (D) sei, zu bezweifeln.

Weit schwieriger ist es jedoch, rücksichtlich der Erklärung des Integuments ein positives Ergebnis zu erzielen. Laut der üblichen Auffassung sollten ja die beiden Samenanlagen¹ der Pinaceen der »Fruchtschuppe« (= Zapfenschuppe) aufsitzen, die als mit dem zweisamigen Fruchtblatt vieler Cycadeen homolog aufzufassen sei; wegen der habituellen Ähnlichkeit der erwähnten Organe unter sich ist diese Auffassung ja sehr naheliegend. Sie wird aber in mehreren Punkten von der Organogenie entscheidend widerlegt. Denn das grosse, flache Endstück der »Fruchtschuppe« (= Zapfenschuppe) ist zur Zeit der Anlage der Integumente noch gar nicht angelegt. In dieser Beziehung sind die Cupressaceen (s. weiter unten) von besonderem Interesse, da diese überhaupt keine »Fruchtschuppe« besitzen; und folglich kann das Integument also auch keiner Fruchtschuppe aufsitzen. Bei den Cupressaceen (gewisse *Juniperus*-Arten ausgenommen) sitzen sämtliche Samenanlagen an A_2 , welche das einzige direkt in der Achsel der Deckschuppe (D) an A_1 entstehende Organ ist. Bei *Cryptomeria* und den Pina-

¹ In der vorliegenden Arbeit werden Samenanlage, Integument und Nuzellus in derselben Weise wie in den modernen Handbüchern über Koniferen z. B. in demjenigen PILGERS definiert: Samenanlage = Integument + Nuzellus. Ob diese Organe mit Organen desselben Namens bei den Angiospermen homolog sind, wird später besprochen.

ceen sind die Integumente ähnlichgestellt wie bei den Cupressaceen, nämlich auf der radiärgebauten Basis — dem Obigen zufolge der Stengel A_2 — der Zapfenschuppe.

Bei *Finaceae* und *Cryptomeria* wird die Spitze von A_2 gänzlich von den sterilen Blättern zugedeckt, die man Zapfenschuppen nennt.

Wie man sieht, sitzen die Integumente nicht Blättern (»Fruchtschuppen«), sondern Stengeln (A_2) auf.

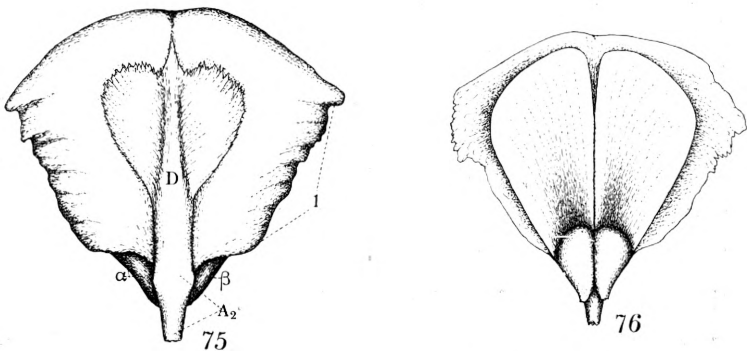


Fig. 75—76. *Abies balsamea*, reife Frucht, von der Unter- (Fig. 75) und Oberseite (Fig. 76) gesehen, $\times 2\frac{1}{2}$. D, Deckschuppe. I, Zapfenschuppe. α und β , Samenschalen (Vorblätter).

Es scheint deshalb eine prinzipielle Abweichung von den Cycadeen vorzuliegen, deren Samenanlagen deutlich an Blättern stehen.

Wir müssen nun die Folgen der Tatsache, dass die Integumente der Koniferen an Stengeln stehen, besprechen und untersuchen, ob sie möglicherweise Teile von Blättern (vielleicht Indusien?) oder ganze Blätter sein sollten.

Als erstes Hilfsmittel zur Erklärung des Integuments kann die Entwicklungsgeschichte herangezogen werden. Die oben abgebildeten Schnitte von *Cryptomeria* eignen sich jedoch schlecht zu Untersuchungen über das Integument,

weil es Schrägschnitte sind; die Samenanlagen des Zapfens sind nämlich so gestellt, dass genau axile Längsschnitte der Integumente sich sehr schwer in hinreichender Menge beschaffen lassen.

Solche brauchbaren Schnitte lassen sich jedoch leicht massenweise und in kontinuierlichen Entwicklungsstadien von Pinaceen herstellen, deren Integumente axil getroffen werden, wenn man den jungen Zapfen genau quer durchschneidet. Aus diesen rein praktischen Gründen begnügen wir uns deshalb damit, uns die Integumente der Pinaceen anzusehen und verweisen z. B. auf die Figuren 50—52.

Der Übersicht halber wird die Entwicklungsgeschichte der Samenanlage durch die schematischen, medianen Längsschnitte der Fig. 77 veranschaulicht.

Derjenige Teil der Samenanlage, welcher zuerst angelegt wird, ist der A_2 ganz unten ansitzende Rand des Integuments, das ursprünglich die Gestalt einer niedrigen Warze hat (a_1 auf Fig. 77 A), die dadurch entstanden ist, dass die Epidermis der Rinde von A_2 durch die darunterliegenden Zellschichten emporgehoben wird (Fig. 50). Nun wächst das Integument schnell sowohl in Länge als Breite (Fig. 77 B), so dass es das Aussehen einer kurzen und breiten Schuppe gewinnt, deren Ränder in einer Weise gegen einander gebogen sind, dass das Integument fast hufeisenförmig ist. Wenn die Ränder auf einander gestossen sind, werden sie vereinigt (durch a_2 auf Fig. 77 C) und das Integument hat dann die Gestalt eines Zylinders mit schiefgeschnittener Öffnung. Erst jetzt erscheint der Nuzellus als eine niedrige, gewölbte Warze am Boden des Zylinders, indem die vom Integument umschlossene Scheibe der Rinde von A_2 sich emporhebt. Darauf wachsen sowohl Nuzellus als Integument in die Höhe (Fig. 77 D u. E.) und

nehmen bald die typische Form der ausgewachsenen Samenanlage an.

Es geht also aus dem Ebengesagten hervor, dass sowohl Integument als Nuzellus sich aus der Rinde eines Stengels (A_2) auf ganz ähnliche Weise wie ein Blatt entwickeln. Im folgenden wird eingehender dargelegt werden, dass diese Entwicklungsgeschichte durchaus mit den entsprechenden Verhältnissen bei den Sporophyllen gewisser *Selaginella*-Arten übereinstimmt (Fig. 130—138).

Für die morphologische Erklärung des Integuments ist auch dessen Stellung von Bedeutung: Sowohl bei *Crypto-*

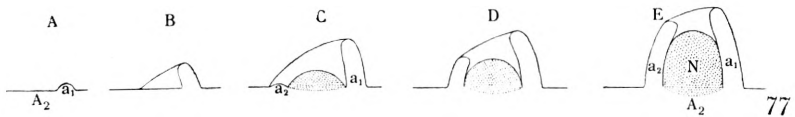


Fig. 77. Schema. Mediane Längsschnitte der jüngsten Entwicklungsstadien der Samenanlage. a_1 , die zuerst angelegte Seite des Integuments (Sporophylls). A_2 , Blütenachse. N, Nuzellus (getüpfelt). Weitere Erläuterungen s. Text.

meria, *Pinaceae* als *Cupressaceae* (s. weiter unten) stehen die beiden erst angelegten Integumente transversal an der Basis von A_2 . Diese charakteristische Stellung entspricht durchaus der Stellung der Vorblätter (α u. β) an den vegetativen Seitensprossen, z. B. an den Kurztrieben von *Pinus*, die durch die Fig. 32—33 im Querschnitt gezeigt werden. Gelangen mehr als zwei Integumente zur Entwicklung, so bilden diese einen Quirl um die Spitze von A_2 , wie z. B. bei *Cupressaceae*. Bei *Cryptomeria* trägt die Spitze von A_2 einen ähnlichen Quirl von Organen wie bei *Cupressus*; aber nur etwa die Hälfte von diesen entwickeln sich als Integumente, während der Rest zu sterilen Blättern (»Fruchtschuppen«) wird (Fig. 122—123).

Bei gewissen *Pinaceen* gibt es — wie schon oben (Fig.

68—74) erwähnt — Vergrünungen, wo an der Stelle des Integuments eine Schuppe oder ein nadelförmiges Blatt steht.

Es bestätigt sich also wiederum, dass das Integument entweder mit einem ganzen Blatte (Sporophyll) oder einem Auswuchs eines solchen (vielleicht einem Indusium?) homolog sein muss. Welche von diesen Eventualitäten die richtige ist, werden wir jetzt näher erörtern:

GOEBEL (1932 S. 1759) schliesst auf Grundlage von Analogien mit *Ginkgo's* zweisamigen Sprossen auf zweisamige Zapfenschuppen bei den Pinaceen und stellt die Hypothese auf, die Samenanlagen könnten terminal jede auf ihrem kurzen, »Sporophyllrest« genannten Blättchen stehen.

Bei Untersuchungen über den Wert dieser Hypothese stösst man auf die Schwierigkeit, dass es bei mehreren Koniferen schwierig ist, die Grenze zwischen dem Integument und der Achse, der es aufsitzt, festzulegen. Die Pinaceen sind jedoch in dieser Hinsicht sehr gut geeignet, und als Beispiel können wir Fig. 50 betrachten, wo es deutlich zu erkennen ist, dass β eine Einheit bildet und von der Achse (A_2) auf der β steht, scharf geschieden ist. Falls β sich aus einem »Sporophyllrest« entwickelt hätte, so müsste man gewärtigen, diesen zwischen β und der Rinde von A_2 vorzufinden. Dass A_2 nicht irgendeine Blattbildung, sondern ein Stengel ist, wird sich aus den oben angeführten Gründen ergeben. Es findet sich auch unter dem älteren Integument α kein derartiger »Sporophyllrest«.

Wir werden darauf die Möglichkeit erwägen müssen, dass es einmal einen Sporophyllrest bei nun ausgestorbenen Formen gegeben haben kann, der nun aber gänzlich unterdrückt oder dessen Anlage zur Bildung des jungen Integuments verbraucht wäre. Für oder gegen diese Hypothese

lassen sich schwerlich ausschlaggebende Beweise führen. Wenn aber tatsächlich solch ein — jetzt unterdrückter — Sporophyllrest einmal existiert hätte, so müsste man mit Recht erwarten können, dass er unter gewissen Bedingungen sich verraten und zur Entwicklung gelangen könnte, z. B. bei den sogenannten »Missbildungen« (= Vergrünungen).

Es ist tatsächlich auch recht häufig der Fall, dass das Integument durch Vergrünungen, wo alle möglichen Übergänge zwischen Blättern und Integumenten (vgl. z. B. die Figuren 68—74) anzutreffen sind, seine wahre Natur an den Tag legt. Falls die Möglichkeit bestände, die Existenz eines ganz oder teilweise unterdrückten Sporophyllrestes, der an seiner Spitze die Samenanlage trüge, anzunehmen, dann müsste es eben dieser Sporophyllrest sein, der sich durch Vergrünung zum Blatte entwickle. Und dieses Blatt müsste dann zwischen A_2 und dem reduzierten Nuzellus stehen. So verhält es sich aber eben nicht. Wenn ein reduzierter Nuzellus nachgewiesen werden kann (vgl. z. B. Fig. 72), so steht er an der Basis des Integuments, das in dem auf Fig. 72 dargestellten Fall als nadelförmiges Blatt mit scheidenförmiger Basis entwickelt war.

Wie GOEBEL z. B. betont hat, darf man nur unter gewissem Vorbehalt von Missbildungen auf den normalen Zustand der Pflanze schliessen. Diese Kritik ist sicher durchaus berechtigt, wenn es sich um derartige Missbildungen handelt, die infolge von Angriffen seitens parasitischer Tiere und Pflanzen oder durch andere pathologische Verhältnisse bei der betreffenden Pflanze entstanden sind.

Solche pathologischen Missbildungen sind aber in diesem Zusammenhange gar nicht der Gegenstand unserer Betrachtungen. Bei vielen Koniferen gibt es nämlich in den Achseln

der Deckblätter (D) normalerweise und in fast allen gesunden Zapfen an gesunden Individuen solche »missgebildeten« Schuppenkomplexe — sowohl im oberen als im unteren Teil der Zapfen. Man braucht nicht einmal »durchgewachsene« Zapfen (von *Larix* z. B.) zu benutzen; denn z. B. am Stiel gesunder *Pinus silvestris*-Zapfen sieht man schon unter der Lupe oder mit dem blossen Auge, dass in der Achsel gewisser Deckschuppen 2—3 sterile Blättchen stehen können, von denen zwei eben die nämliche transversale Stellung einnehmen wie die Integumente der fertilen Teile in der Mitte des Zapfens. Ähnliche sterile Blüten fand ich ferner an der Spitze von fast allen untersuchten gesunden Zapfen von sowohl *Picea*, *Pinus*, *Larix* als anderen Koniferen (Fig. 68—74). Die Schnittserien zeigen uns in schöner Weise alle möglichen Übergänge zwischen ganz sterilen und fertilen Schuppenkomplexen: bald ist nur eins der Vorblätter fertil, während das zweite entweder ganz steril ist oder an seiner Basis mit einem rudimentären Nuzellus versehen ist (Fig. 69); bald besitzt nur das eine Vorblatt einen rudimentären Nuzellus (Fig. 72).

Die Form des sterilen Vorblattes kann wiederum wechseln: es kann nadelförmig (Fig. 71) oder schuppenförmig (Fig. 68) sein, es kann eine nadelförmige Spitze und eine kürzere oder längere scheidenförmige Basis haben (Fig. 72). Ist die nadelförmige Spitze kurz oder fast fehlend, so nähern wir uns der Zylinderform des normalen Integuments. Kurz: in normalen Zapfen kann man alle möglichen Übergangsformen zwischen röhrenförmigem Integument und nadelförmigem Vorblatt antreffen.

Wir ziehen also keine von krankhaften Zuständen der Pflanze ausgehenden, gewagten Schlüsse, wenn wir auf die erwähnten, zu den normalen Gestaltungen normaler In-

dividuen gehörenden Vergrünungen hinweisen und dieselben als wichtige Beweise dafür, dass die Integumente der Pinaceen ganze, röhrenförmige Vorblätter sind, heranziehen.

Ferner ist hervorzuheben, dass man bei diesen Vergrünungen nicht die Spur von einem Sporophyllrest vorfindet, wie man es der Theorie GOEBEL's zufolge, und zwar unter dem Integument als ein kürzeres oder längeres Organ, welches an seiner Spitze das Integument trüge, anzutreffen gewärtigen müsste.

Es ist stets das Integument selbst, welches durch Vergrünung ein ganzes Blatt wird, das wiederum der mehr oder weniger rudimentären Achse (A_2) aufsitzt.

Für die Annahme eines völlig oder zum Teil unterdrückten Sporophyllrestes wird kaum ein Beweis vorliegen. Gegen diese Hypothese spricht ausserdem der Umstand, dass der Embryosack an einer Stelle im Nuzellus angelegt wird, die tiefer liegt als diejenige, wo ein eventueller Sporophyllrest anzutreffen wäre. Vergleicht man z. B. die Figuren 50 und 51, so ersieht man, dass die Mutterzelle des Embryosackes (Fig. 51) innerhalb der äusseren Begrenzung von A_2 (Fig. 50) in der Rinde von A_2 angelegt wird.

Es scheint also kein genügender Grund zu bestehen für die Annahme, dass das Integument terminal auf einem ganz oder teilweise unterdrückten Sporophyllrest stände (wie z. B. bei *Bennettiales*).

Übrig bleibt also nur die letzte Möglichkeit, nämlich die, dass das Integument ein ganzes Blatt darstelle. Diese Auffassung wird unzweideutig von dem oben herbeigezogenen morphologischen und organogenetischen Material und namentlich von den Vergrünungen befürwortet. Es sei nur

noch auf den *Cryptomeria*-Zapfen hingewiesen (Fig. 24—31), wo α und β bald als Integumente, bald als sterile Blätter von der üblichen Nadelform entwickelt sind.

Ganz entsprechende Verhältnisse finden sich bei *Juniperus* vor (Fig. 103—119).

Falls nun aber das Integument der Koniferen ein ganzes Blatt ist, stellt sich sofort eine Schwierigkeit ein; dann ist nämlich die Samenanlage einer Konifere nicht mit den Samenanlagen der Angiospermen homolog, — vorausgesetzt, dass die Erklärung des Integuments der Angiospermen als ein Farn-Indusium die richtige ist. Diese Erklärung hoffe ich indessen in einer späteren Arbeit einer näheren Erörterung unterziehen zu können.

Vielleicht wäre es deshalb am richtigsten, für die Koniferen die Bezeichnung Integument überhaupt nicht zu verwenden. Man möchte stattdessen die Benutzung des Wortes Sporophyll vorschlagen, denn im folgenden werden wir zu beweisen suchen, dass das Integument der Koniferen mit dem Sporophyll von *Selaginella* homolog ist, und dass der Nuzellus einem *Selaginella*-Makrosporangium entspricht. Im folgenden werden wir deshalb diese Termini unterschiedslos verwenden. In Übereinstimmung mit dem gewöhnlichen Sprachgebrauch sind ferner die Wörter: Zapfenschuppe, Samenschuppe und Fruchtschuppe gleichdeutig.

Wir sahen also, dass die Zapfenschuppe der Pinaceen kein Auswuchs (Ligula) an der Oberseite der Deckschuppe ist, wie es oft behauptet wurde. Ferner scheinen die Samenanlagen nicht auf einem Sporophyllrest (GOEBEL) zu stehen; diese Theorie fusst eigentlich nur auf sehr schwache Analogieschlüsse von *Ginkgo*, dessen Morphologie noch nicht hinreichend untersucht worden ist und deshalb keinen sicheren Ausgangspunkt bildet.

Wie es aus obigem erhellt, scheinen die in dieser Untersuchung dargebotenen Anschauungen auf dem Fundament einer Reihe von Anhaltspunkten zu ruhen, die — obwohl sehr verschiedener Art: morphologische, anatomische, organogenetische, teratologische usw. — alle auf dasselbe abzielen. Ich glaube daher mit Recht folgende Behauptungen aufstellen zu können:

GOEBEL definiert eine Blüte als eine mit Sporophyllen besetzte kurze Achse. Diese Definition ist aber für das in der Achsel der Deckschuppe des Zapfens stehende Schuppenkomplex zutreffend, welches wir deshalb eine Blüte nennen dürfen. Die Hauptergebnisse des im vorhergehenden Festgestellten lassen sich nun am praktischsten in Diagrammen vereinigen (Fig. 122, 125—126).

Der merkwürdige Pinaceen-Zapfen ist also ein Blütenstand (Amentum), dessen Spindel (A_1) Blätter (D) trägt, die Deckschuppen von Blüten sind. Jede Blüte besteht aus einer rudimentären Achse (A_2), welche 3 Blätter: α , β u. 1 trägt. Von diesen ist 1 steril, während α und β als röhrenförmige Sporophylle (= Integumente) entwickelt sind, deren morphologische Oberseite dem Nuzellus zugekehrt ist. In A_2 entwickelt sich ein Makrosporangium (Nuzellus), welches so gestellt ist, dass es vom Sporophyll eingeschlossen wird.

Eine ausgewachsene Pinaceen-Zapfenschuppe (Fig. 75—76) ist also ein grosses steriles Schuppen-Blatt (1), welches auf der kurzen Blütenachse (A_2), die einem Stiel der Zapfenschuppe ähnelt, terminal steht und mit ihr gänzlich verwachsen ist.

5. *Podocarpaceae*.

Von dieser exotischen Familie war lebendes Material schwer zu beschaffen, indem die meisten der gezogenen

Arten steril sind. Und die Literatur (NORÉN) gibt nur über ältere, für diese Untersuchung belanglose Entwicklungsstufen Aufschlüsse.

Über vollständige Serien von Entwicklungsstadien verfügte ich nur bei der obenerwähnten:

Dacrydium elatum (ROXB.) WALL.

Die Figuren 1—4 zeigen sowohl Mikro- als Makrosporophylle. Auf Fig. 3 sieht man eine Sprossspitze, deren Blätter die auf Fig. 4 dargestellten zwei weiblichen Blüten verhüllen. Dieser zwei-blütige Zapfen schliesst nicht das Längenwachstum des Zweiges ab; der Zapfen ist oft durchgewachsen.

Wie man sieht, sind die Zapfen recht unansehnlich und deshalb ohne sorgfältige Präparierung schwer zu finden. Am leichtesten lassen sich die kaum erbsengrossen, reifen Samen auffinden (Fig. 84). Zur Zeit der Blüte sind die fertilen Sprossspitzen von den sterilen kaum zu unterscheiden (Fig. 3); bei der Suche nach noch jüngeren Entwicklungsstufen greift man ins Ungewisse. Durch Einsammlung eines umfassenden Materials gelang es jedoch, einige ganz junge Blütenanlagen zu finden; diese wurden in Mikrotomschnittserien zerlegt, von denen die hauptsächlichsten auf den Figuren 79—83 dargestellt sind.

Das Merkwürdigste bei *Dacrydium* sind jedoch die weiblichen Blüten (Fig. 4 u. 84): Denn es hat ja den Anschein, als sässe ein vereinzelter Same etwas nach oben auf einem offenen Fruchtblatt von derselben Form und Farbe wie ein gewöhnliches, nadelförmiges Laubblatt (Fig. 4). Und stellt man mit den Mikrosporophyllen Vergleiche an (Fig. 1 u. 2), müsste man annehmen, diese seien mit den Makrosporophyllen und wiederum mit einem Sporophyll bei *Selaginella*

homolog, repräsentierten folglich einen sehr primitiven Typus.

So fasste ich selber die Verhältnisse auf, als ich im Urwald die Pflanze studierte, und so erklärt man auch in der Literatur (PILGER z. B.) die Morphologie.

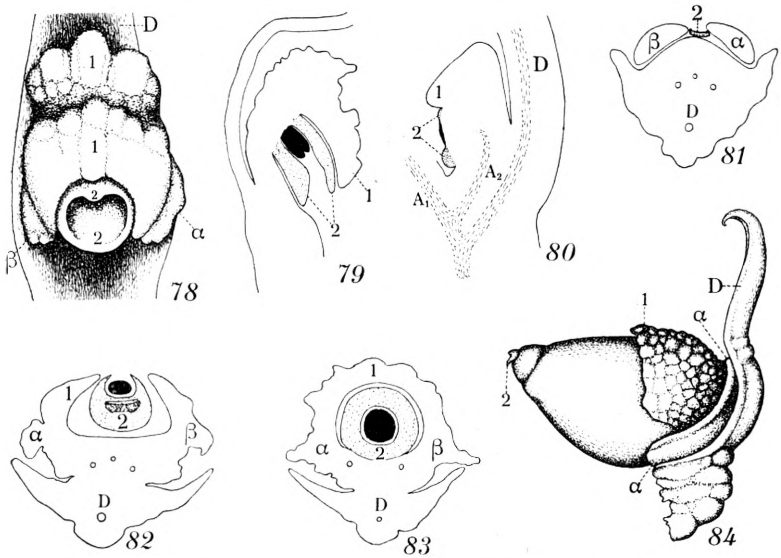


Fig. 78—84. Weibliche Blüten von *Dacrydium elatum*. Fig. 78 Blühestadium, von vorne gesehen ($\times 25$). Fig. 84 reife Frucht, von der Seite gesehen ($\times 8$). Fig. 79 Blühestadium in medianem Längsschnitt ($\times 20$). Fig. 80 Medianer Längsschnitt, junge Anlagen zu Makrosporangium (schwarz) und Makrosporophyll (getüpfelt) darstellend, $\times 45$. Fig. 81—83 Querschnitte durch Spitze (Fig. 81), Mitte (Fig. 82) und Basis (Fig. 83) einer Blüte ($\times 20$). Deckblatt, *D*, trägt die Blüte, deren Achse (*A*₂) 4 Blätter: α , β , 1 u. 2 trägt. α , β u. 1 verwachsen zu einem »Epimatium«; 2 ist ein Makrosporophyll (= Integument). Weitere Erläuterungen s. Text.

Es rief bei mir jedoch Zweifel an der Berechtigung dieser Auffassung hervor, dass die Basis des Samens (Fig. 84) von einem »Epimatium«, d. h. einer schalenförmigen Bildung umgeben ist, die dem »Arillus« bei *Taxus* ähnlich ist und allgemein als mit demselben homolog aufgefasst wird. So ist

z. B. der hervorragendste Koniferen-Forscher der Jetztzeit, PILGER, der Ansicht, dass das »Epimatium« ein Teil des »Fruchtblattes« (D) sei (PILGER, 1926, S. 224).

Jedoch weicht dieser Arillus (Epimatium) dadurch von anderen Bildungen desselben Namens stark ab, dass er, wie Fig. 78 u. 84 es deutlich erkennen lassen, aus mehreren verwachsenen, sich in charakteristischer Weise deckenden Schuppen besteht. Diese Zweifel wurden bestärkt, als es mir gelang, einige der jungen Entwicklungsstadien aufzufinden und diese teils in Längsschnitte (Fig. 79, 80) und teils in Querschnitte (Fig. 81, 82, 83) zu zerlegen:

Erstens bewies der Verlauf der Leitbündel (Fig. 80) genau dasselbe, wie bei allen früher untersuchten Koniferen festgestellt, nämlich, dass in der Achsel von D, der Deckschuppe, ein Spross (A_2) steht, der seine Leitbündel nicht von D, sondern von der Stele der Hauptachse A_1 empfängt. A_2 ist aber von seinem ursprünglichen Standort in der Blattachsel in üblicher Weise an dem Deckblatt (D) hinausverschoben worden; letzteres ist kein offenes Fruchtblatt, sondern mit einer der gewöhnlichen Deckschuppen (D) eines Tannenzapfens homolog.

A_2 ist also eine selbstständige, blatttragende Achse; die Blätter wachsen — wie bei anderen Koniferen — an ihrer Basis; deshalb sind ihre ältesten Teile an der Spitze der betreffenden Blätter zu finden. Diesem Umstand ist bei der Untersuchung der Mikrotomserien grosse praktische Bedeutung beizumessen.

Von den dargestellten Schnitten zeigen die Figuren 80—81 die jüngsten Stufen. Wie bei anderen Koniferen stehen ganz unten an einem Seitensprosse (A_2) zwei lateralgestellte Vorblätter (α und β); diese stehen auf Fig. 81 zu äusserst; und das Epimatium des reifen Samens (Fig. 84)

zeigt ebenfalls deutlich, dass die Vorblätter (α und β) ganz zu äusserst stehen, die Basis der Blüte in ähnlicher Weise umschliessend, wie ein vorn offener Stehkragen den Hals. Fig. 78 stellt eine Blüte im Bestäubungsstadium dar, von vorn gesehen; auch hier sieht man deutlich die beiden Vorblätter (α und β).

Nun krümmt sich die Spitze von A_2 von dem Deckblatte fort und nach unten, so dass der Rest der Blüte überhangend wird (Fig. 79). Solche nickenden Blüten gibt es übrigens auch bei vielen anderen Koniferen, z. B. bei *Cryptomeria*, *Juniperus* sp., *Cupressus* u. a.

Nachdem die Vorblätter zur Entwicklung gelangt sind, werden ferner nur zwei Blätter (1 u. 2) angelegt, die beide eine mediane Stellung einnehmen; sie sind deshalb am besten auf einem medianen Längsschnitt durch die Blüte (Fig. 79, 80), aber auch auf den Querschnitten (Fig. 81—83) zu beobachten.

Das erste auf die Vorblätter folgende Blatt (1) fällt nach vorn in die Mediane, im Gegensatz zu den Pinaceen, wo Blatt 1 (die Zapfenschuppe) auf der Rückseite von A_2 stand. Dieses Blatt 1 macht die Beugungen von A_2 mit und entwickelt sich zu einer grossen, helmförmigen nickenden Schuppe, die den grössten Teil der Samenanlage bedeckt und fast ganz bis zur Mikropyle hinabreicht (Fig. 78). Infolge von Zusammenschumpfungen wird diese Schuppe sehr warzig und runzelig, und da sie sowohl mit den Vorblättern als mit dem Samen fest verwachsen ist, kann sie letzteren in der Mediane der Blüte auf- und abbewegen.

Blatt 1 macht den grössten Teil des Epimatiums aus; dieses wird zuletzt fleischig und gefärbt, so dass es imstande ist, Vögel herbeizulocken, die die Samen umherstreuen.

Auf Blatt 1 folgt an der nachuntengebogenen Spitze von

A_2 noch eine vierte und letzte Blattanlage (2). Dieses auf nebenstehenden Figuren getüpfelt gezeichnete Blatt (2) fällt nach hinten in die Mediane. Fig. 80 stellt eine sehr frühe Entwicklungsstufe von Blatt 2 dar: Der untere Rand ist der grössere und ältere; es ist ungefähr halbmondförmig, wird aber bald zu einem hohlen Zylinder mit schiefer Öffnung. Sehr früh wird ein Makrosporangium (Nuzellus, auf den Figuren schwarz gezeichnet) angelegt; und Blatt 2 entwickelt sich zu einem Integument nach einem ähnlichen Entwicklungsprozess wie bei den Pinaceen.

Wie die Entwicklungsgeschichte es zeigt, besitzt *Dacrydium* also eine weibliche Blüte, die in ähnlicher Weise gebaut ist wie bei den übrigen Koniferen. Wie bei *Cryptomeria* ist die Blüte zygomorph und sympetal. Die ganz kurze Achse (A_2) der Blüte trägt konstant vier Blätter, von denen die unteren drei steril sind und eine fleischige Blütenhülle (= Epimatium) bilden, die — wie der Fruchtkelch der Eichel — die Basis des terminalen Makrosporophylls (Integuments) umschliessen.

Der Grundplan der Blüte ist am übersichtlichsten durch ein Diagramm zu veranschaulichen (Fig. 124), wobei man sich jedoch vergegenwärtigen muss, dass die Blüte nickend ist, eine Eigenschaft, die das Diagramm nicht angibt, weil sie sekundärer Natur ist.

Die Frage, ob die bei *Dacrydium* vorgefundenen Verhältnisse als für alle Podocarpaceen gültig aufgefasst werden dürfen, lässt sich nur durch ontogenetische Untersuchungen der übrigen, merkwürdigen, zu dieser Familie gehörenden Arten entscheiden.

Jedoch lassen Herbariummaterial und die zahlreichen guten Darstellungen bei PILGER, GIBBS, SINNOTT, STILES und NORÉN die Vermutung zu, dass z. B. die Hauptgattung der

Familie, *Podocarpus*, von der ich auf Sumatra ebenfalls eine Art (*P. imbricatus* BLUME) fand, dasselbe Diagramm wie *Dacrydium* besitzt. Aus diesen Gründen darf das in Fig. 124 dargestellte Diagramm wohl allgemeine Geltung für die Hauptmenge der Podocarpaceen beanspruchen.

6. *Araucariaceae*.

Von dieser tropischen Familie konnte ich leider bei keiner Art die Entwicklungsgeschichte untersuchen, indem ausser getrocknetem Material nur ein in Spiritus konservierter blühender Zapfen von *Araucaria angustifolia* (BERTOLINI) zu meiner Verfügung stand.

Die frühesten Entwicklungsstadien der Zapfen dieser Familie sind leider unbekannt; schon PILGER (1926, S. 257) fordert dazu auf, dieselben zu untersuchen. Es wäre sehr wünschenswert, dass Botaniker, die die Tropen besuchen, wo die Araucariaceen oft als Zierpflanzen gezogen werden, ganz junge, für solche organogenetischen Untersuchungen geeignete Zapfen in Spiritus aufbewahren würden; denn nur organogenetische Untersuchungen können über die vorliegenden Fragen mit Sicherheit entscheiden.

Die Literatur nähert sich nur mit Vorsicht der Erklärung der Zapfenschuppen, und die Forscher betonen die Unzulänglichkeit ihrer Auffassungen. PILGER — und mit ihm die Mehrzahl der Forscher — nehmen an, dass die Zapfenschuppe ein offenes Fruchtblatt mit hängendem »Ovulum« sei (Fig. 89); über diesem sitzt meistens ein als Ligula aufgefasstes Schüppchen (auf Fig. 89 als 1 bezeichnet). Die Ähnlichkeit mit einem Sporophyll bei *Selaginella* läge in dem Falle auf der Hand. Wir werden im folgenden sehen, dass diese Theorie nicht stichhaltig ist:

PILGER und HIRMER (1932) nehmen an, das Fruchtblatt von *Araucaria* könne von der entsprechenden Bildung bei gewissen Podocarpaceen abgeleitet werden. Diese Annahme ist sicher richtig; die obendargestellte Erklärung der Blüte von *Dacrydium* scheint auch für *Araucaria* gelten zu können. Es ist jedoch zu betonen, dass meine Untersuchungsmethode in diesem Falle eine mangelhafte gewesen ist, indem die fruchttragenden Schuppen, von denen ich Schnittserien besass, nicht jung genug waren. Und doch gab auch dies Material wertvolle Aufschlüsse.

Wie es aus Obigem erhellt, waren die Blätter des Epimatiums von *Dacrydium* nicht nur unter sich, sondern auch mit Deckblatt und Samen stark verwachsen. Diese Verwachsungen sind bei *Podocarpus* noch vollständiger; und so werden wir auf der Bahn unserer Betrachtungen zu *Araucaria* geführt, wo es dem Auge scheinen will, dass nur ein einfaches Blatt mit dareinverschlossener Makrospore vorhanden wäre (Fig. 89). Tatsächlich trägt die fruchttragende Schuppe von *Araucaria* jedoch mehrere Blätter; diese sind jedoch dermassen verwachsen, dass nur ihre äussersten Spitzen frei stehen; und die letzteren sind obendrein so klein, dass sie sich nur mittels des Mikroskops feststellen lassen (Fig. 85).

Wie bei anderen Koniferen befinden sich die frühesten Anlagen an der Spitze des ausgewachsenen Organs. Untersucht man deshalb Schnittserien der Mikropyleregion, entdeckt man zu äusserst die freien Spitzen von zwei lateralen Blättern (α u. β , Fig. 85), die — fast der ganzen Länge nach — sowohl unter sich als mit dem Deckblatte (D) verwachsen sind (Fig. 86, 87). Ihrer Stellung zufolge können es nur die Vorblätter α und β sein, die wir bei *Dacrydium* in so deutlicher Weise feststellten (Fig. 84).

Diese Vorblätter sind augenscheinlich an einer sekundären, von dicken, verwachsenen Blättern gänzlich zugedeckten Achse (A_2) angelegt. A_2 lässt sich jedoch mittels eines Querschnittes durch die Chalazaregion nachweisen (Fig. 87). Dieselbe Figur zeigt leicht erkennbar eine radiärgebaute Stele, offensichtlich die eines Stengels (A_2); es gehen ferner von dieser Stele zwei besonders kräftige Leitbündel ab; unser Schnitt (Fig. 87) traf sie in der Längsrichtung und legte eine charakteristische Krümmung bloss. Diese Leitbündel gehören zu den Vorblättern α und β , deren Spitzen die Mikropyle umstehen (Fig. 85) und sich übrigens in der durch die Krümmung der Leitbündel angedeuteten Weise der Samenanlage anlegen.

Die verdeckte Achse A_2 trägt ferner noch zwei Blätter (1 und 2), die — wie bei *Dacrydium* — in die Mediane fallen. Nach vorne zu im Diagramm steht Blatt 1. Es ist fast ganz mit der Deckschuppe (D) verwachsen; nur die Spitze ist frei, und diese ist es, die — wohl mit Unrecht — den Namen »Ligula« führt.

Ganz drinnen in dieser merkwürdigen Blüte befindet sich schliesslich ein »Nuzellus« (= Makrosporangium, auf den Figuren schwarz gezeichnet). Das dazugehörige Sporophyll 2 ist schwer zu finden; denn die Vorblätter, die die Funktionen des Integuments übernommen haben, sind mit letzterem völlig verwachsen und ragen bei der Mikropyle über seine Spitze hinaus. Dass das Sporophyll (2) dennoch da ist, lässt sich sowohl an Längsschnitten (Fig. 89) als an Querschnitten (Fig. 86) feststellen. Die Hauptmasse des Gewebes in Sporophyll (2) und Vorblättern bilden Prosenchymzellen, deren Längsrichtung im Sporophyll (auf den Figuren getüpfelt) dem Nuzellus (N) parallel verläuft. Die Längsrichtung des Prosenchym der Vorblätter und die

Spindel der Frucht bilden indessen einen rechten Winkel. Ein Querschnitt durch die ganze Fruchtschuppe trifft deshalb die Zellen des Integuments in der Quere und die des Vorblattes in der Längsrichtung. Unter dem Mikroskop lässt es sich leicht beobachten, dass die Wand des Makrosporangiums aus zwei verschiedenen Schichten besteht, die winkelrecht auf einander liegen wie die Schichten des Kreuz-

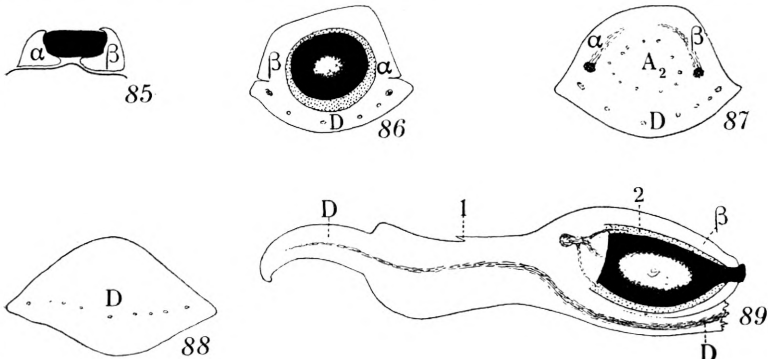


Fig. 85—89. *Araucaria angustifolia*. Blüte im Bestäubungsstadium. Querschnitte durch Spitze (Fig. 85), Mitte (Fig. 86) und Basis (Fig. 87) $\times 9$. Fig. 88 Querschnitt vom Deckblatt, *D*, ($\times 9$). Fig. 89 Längsschnitt ($\times 4\frac{1}{2}$). Deckblatt, *D*, trägt die Blüte, deren Achse (A_2) 4 Blätter: α , β , 1 u. 2 trägt. α , β u. 1 verwachsen mit einander und mit *D*. 2 (getüpfelt), ein Makrosporophyll (= Integument). Makrosporangium (Nuzellus) schwarz.

Furniers. Etwas Ähnliches lässt sich an Längsschnitten (Fig. 89) feststellen.

Fig. 89 zeigt schliesslich, dass sich unter der Chalaza ein kräftiges Leitbündel befindet; der Querschnitt zeigt, dass dies Leitbündel sowohl nach dem Nuzellus als dem Sporophyll Zweige entsendet, die jedoch nur ganz kurz sind, indem der Stofftransport in den dicken Blättern offensichtlich durch die lebenden Prosenchymzellen besorgt wird.

Bei anderen *Araucaria*-Arten sind die Leitbündel kräftiger entwickelt; ausführlichere Aufschlüsse hierüber gibt PILGER (1926, S. 257).

Der Nuzellus (= Makrosporangium) ist auffallend lang; er überragt die umgebenden Blätter und seine Spitze spielt augenscheinlich die Rolle des Griffels bei den höheren Pflanzen. Ähnliche Verhältnisse fand NORÉN bei der interessanten Podocarpaceen-Gattung *Saxegothaea*; diese Gattung besitzt einen typischen Zapfen mit dicken, dichtanliegenden Schuppen, wo die Samen am Boden einer Höhlung sitzen. Diese Gattung steht also offenbar den Araucariaceen so nahe, dass man mit einiger Berechtigung auf Abstammung schliessen darf (STILES, GIBBS, BURLINGAME).

Nach PILGER'S Beschreibungen zu urteilen weichen die anderen *Araucaria*-Arten diagrammatisch kaum von der obenbeschriebenen ab. Dies scheint (EAMES) indessen bei der anderen Araucariaceen-Gattung, *Agathis*, der Fall zu sein (?), und es wäre deshalb im höchsten Masse wünschenswert, dass Tropenbotaniker ganz junge Zapfen einsammeln würden, damit man die jüngsten Entwicklungsstadien der Blüte untersuchen könnte.

Trotz der Mangelhaftigkeit des benutzten Materials glaube ich dennoch an die Wahrscheinlichkeit der Annahme, dass die Blüte von *Araucaria* in den Hauptzügen wie die der Podocarpaceen gebaut ist und dasselbe Diagramm (Fig. 124) besitzt; nur sind die Blätter der Blütenhülle von *Araucaria* stärker verwachsen, und die Deckschuppe ist in ähnlicher Weise wie bei den Cupressaceen und wie die *Pinus*-Fruchtschuppe verdickt.

Ausserdem ist Blatt 1 (falsche »Ligula«) nicht — wie bei *Dacrydium* — mit α und β zu einem »Epimatium« verwachsen, sondern schliesst sich der Deckschuppe eng an.

Jedoch dürfen diese Einzelheiten nicht die Hauptzüge der Morphologie der Blüte verwischen: eine nahe Ver-

wandtschaft zwischen den hangenden Blüten der Araucariaceen und Podocarpaceen.

7. *Cupressaceae*.

Ihres einfachen Baus wegen ist diese Familie von besonderem Wert für das Studium und das Verständnis der Morphologie der Koniferen-Zapfen; sie lässt sich deshalb an dieser Stelle gewissermassen dazu verwenden, das bei den übrigen Koniferen-Familien Festgestellte zusammenzufassen.

Es bereitete mir keine Schwierigkeiten, lebendes Material von Cupressaceen in reichlichen Mengen zu beschaffen und kontinuierliche Serien von Entwicklungsstadien vieler Arten, auf mehrere Gattungen verteilt, herzustellen. Die Gattung *Juniperus* ausgenommen, ist die Familie sehr gleichartig gebaut; man darf also der folgenden Typenauswahl allgemeine Gültigkeit beimessen.

Die meistens terminalgestellten Zapfen sind von dem sterilen Teile des Zweiges, der den Zapfen trägt, nicht scharf abgegrenzt, indem es ganz allmähliche Übergänge von den sterilen Laubblättern zu den in der Jugend auch grünen Deckschuppen des Zapfens gibt.

Die jüngsten Entwicklungsstufen der weiblichen Blüten sind im Herbste des der Blütezeit vorausgehenden Jahres anzutreffen. Und da die Blätter in senkrechten Reihen an den Zweigen stehen, lassen sich schöne Längsschnitte der jungen Zapfen leicht präparieren (Fig. 94, 95).

Cupressus macrocarpa GORDON.

Die allererste Blütenanlage erscheint in der Achsel der Deckblätter als eine kleine Warze, wie sowohl Querschnitte

(Fig. 90) als Längsschnitte (Fig. 94) deutlich erkennen lassen. Diese Warze, die sekundäre Achse (A_2), behält ihren ursprünglichen Platz an A_1 und wird nicht oder nur wenig an der Deckschuppe (D) hinausverschoben, wie dies bei anderen Koniferen der Fall war. In dieser Beziehung sind die Cupressaceen also ein wertvoller, primitiver Typus; und sie bieten keinen Halt für die Annahme, dass eine Ligula oder Fruchtschuppe die Samen trüge, wie viele Forscher (z. B. GOEBEL, HIRMER) annehmen; denn diese sitzen meistens weder früher noch später der Deckschuppe (D) auf.

Fig. 95 stellt mit getüpfelter Schraffierung die jüngsten Blattanlagen auf der Rückseite von A_2 dar; späterhin entspringen auch auf der Vorderseite von A_2 Blätter, die sich in der gewöhnlichen Weise alle als Makrosporophylle (Integumente) entwickeln.

Die Stellungsverhältnisse der Samenanlagen lassen sich am besten an Querschnitten beobachten (Fig. 90—93): A_2 (Fig. 90—91) dehnt sich erheblich in die Breite, so dass sie die Gestalt eines kurzen Bandes annimmt und den bei dieser Gattung recht zahlreichen Samenanlagen Raum gewährt. Wie bei *Cryptomeria* und den Pinaceen nehmen die beiden ersten Integumente eine transversale Stellung ein (Fig. 91); das sind die umgestalteten Vorblätter α u. β . Die folgenden Makrosporophylle (Integumente) erscheinen hintereinander auf der Rückseite von A_2 , und schliesslich bildet sich auch auf der Vorderseite eine entsprechende Reihe, bis die ganze Spitze von A_2 mit Samenanlagen bedeckt ist.

Diese Entwicklungsgeschichte weist ja grosse Ähnlichkeit mit derjenigen von *Cryptomeria* auf (Fig. 5—23); nur

wurde bei *Cryptomeria* die vordere Reihe der Schuppenblätter an A_2 steril, sie verwuchsen und bildeten die (falsche) »Fruchtschuppe«. Bei *Cupressus* besitzt die Blüte überhaupt keine sterilen Blätter. Folglich haben die Cupressaceen keine »Fruchtschuppen«; und die Samenanlagen können also selbstredend auch zu keiner Fruchtschuppe gehören, indem die als Makrosporophylle (Integumente) ausgebildeten Blätter als ein Wirtel dem Stengel A_2 unmittelbar aufsitzen (Fig. 93).

Thuja orientalis L.

Mit Hinblick auf die Verallgemeinerung wird schliesslich durch Figuren die Entwicklungsgeschichte der Blüten bei einigen anderen Gattungen veranschaulicht.

Wie es aus den Figuren 96—99 erhellt, wird auch bei *Thuja* in der Achsel der Deckschuppen (D) eine Achse (A_2) angelegt; A_2 sitzt während seiner ganzen Entwicklung A_1 an (Fig. 101—102). Es werden zwei transversal gestellte Vorblätter (α u. β) angelegt, die sich als Makrosporophylle (Integumente) entwickeln. Bei keiner der anderen Cupressaceen entstehen so viele Samenanlagen wie bei *Cupressus*; meistens sind nur 1—2 Vorblätter fertil (Fig. 100).

Fig. 102 veranschaulicht, dass *Chamaecyparis* in organogenetischer Hinsicht sich wie *Thuja* verhält; und nach dem Äusseren der Zapfen zu urteilen werden die übrigen Cupressaceen kaum prinzipiell Neues aufzuweisen haben. Ich sehe deshalb das bei den ausgewählten Typen Gefundene für allgemeingültig an.

Bekanntlich ist der Habitus der Zapfen in hohem Masse von dem Verdickungsgrad der Deckschuppen bedingt. Am kräftigsten findet diese Verdickung bei *Cupressus* statt, wo

die Deckblätter eine schildförmige Gestalt annehmen. Da die Entwicklungsgeschichte dieser merkwürdigen Blätter schon von KRAMER, dessen Ergebnissen ich ganz und gar

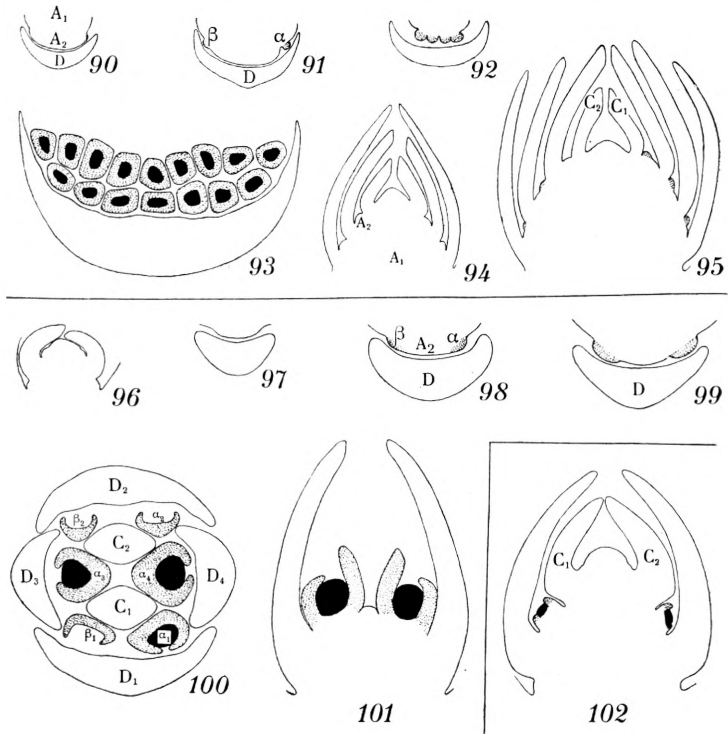


Fig. 90—102. Entwicklungsgeschichte bei *Cupressaceae* ($\times 35$). Fig. 90—95 *Cupressus macrocarpa*. Fig. 96—101 *Thuja occidentalis* (die Integumente sind in Fig. 100 schief getroffen). Fig. 102 *Chamaecyparis Lawsoniana*. Sporophylle (Integumente) getüpfelt; Makrosporangien schwarz. A₁, Zapfenspindel; A₂, Blütenachse. α u. β, Vorblätter der Blüte. D, D₁, D₂, D₃, D₄, Deckschuppen. C₁ + C₂, Columella. Fig. 94, 95, 96, 101, 102 sind mediane Längsschnitte von jungen Zapfen. Fig. 90—93 und 97—100 Querschnitte. Weitere Erläuterungen s. Text.

beipflichten kann, untersucht wurden, werde ich mich an dieser Stelle mit einem Referat der hauptsächlichsten Resultate KRAMER's begnügen:

Sowohl auf der Oberseite als auch auf der Unterseite

des Deckblattes entsteht ein Schuppenwulst, der sich — einem Wall vergleichbar — quer über die Mitte der Blattfläche (nicht an deren Basis oder an A_2) von dem einen Rand zum andern erstreckt. Dieser Wall wird während des fernereren Wachstums des Zapfens immer grösser, und bei *Cupressus*, wo die beiden Wälle genau über einander stehen, bilden sie zuletzt eine scheibenförmige Platte, in deren Mitte die stachelähnliche Blattspitze sitzt.

Schon die Forscher vor der Jahrhundertwende nahmen an, dass der erwähnte Schuppenwulst die Spitze einer mit der Deckschuppe verwachsenen Fruchtschuppe sein könnte. Aber die Entwicklungsgeschichte beweist das Unrichtige dieser Hypothese; denn die erste Anlage des Schuppenwulstes entsteht an der Deckschuppe, obendrein so ziemlich in der Mitte derselben und nicht an deren Basis. Wäre der Wulst eine angewachsene Fruchtschuppe, hätte man die erste Anlage an A_2 stehend vorfinden müssen, wie bei *Cryptomeria* und *Abietaceae*.

Es könnte nahe liegen, den Wulst auf der Oberseite des Blattes mit einer Ligula zu vergleichen; doch müsste man in dem Falle auch den Wulst der Unterseite in ähnlicher Weise erklären, und eine derartige Ausrüstung mit 2 Ligulae kommt kaum anderswo im Pflanzenreiche vor.

Ausserdem ist zu betonen, dass die vegetativen Blätter der Koniferen niemals eine Ligula besitzen; und eine Ligula ist auch in der floralen Region der rezenten Koniferen sicher nie anzutreffen. Wo etwas Derartiges angegeben wird (z. B. bei *Araucaria*), liegt gewiss ein Missverständnis vor.

Sehen wir vorläufig von *Juniperus* ab, besitzen die übrigen Cupressaceen also folgende charakteristische Merkmale:

- 1) Die Blütenachse A_2 wird gar nicht (oder nur wenig) an der Deckschuppe (D) hinausverschoben, sondern behält stets ihre ursprüngliche Stellung an der Zapfenspindel (A_1) bei.
- 2) Die Blätter der Blüte sind sämtlich als Sporophylle (Integumente) entwickelt. Es gibt also keine sterilen, als schützende »Fruchtschuppen« entwickelten Blätter, wie es bei anderen Koniferen der Fall war.
- 3) Die Samenanlagen sitzen also keinem Fruchtblatte sondern einem Stengel (A_2) auf (Vergleiche »Kritische Betrachtungen« S. 24—36); eine Homologisierung mit den offenen Fruchtblättern der Cycadeen ist deshalb unzulässig.

8. *Juniperus*.

Diese Gattung hat die in phylogenetischer Hinsicht interessantesten aller Koniferen aufzuweisen; ich werde sie deshalb auch verhältnismässig ausgiebig besprechen. Es stellt sich heraus, dass die einzelnen Arten unter sich stark abweichend gebaut sind, obwohl es auf der Hand liegt, dass sie verwandt und im Rahmen derselben Gattung natürlich zu vereinigen sind. Sogar die Blüten an ein und demselben Individuum sind sehr verschieden gebaut, wie die untenstehenden Figuren (115—119) von *J. virginiana* es deutlich veranschaulichen.

Wenn *Juniperus* innerhalb der Familie auch eine etwas isolierte Stellung einnimmt, ist die Verwandtschaft z. B. mit *Thuja* dennoch leicht erkennbar. Bei *Thuja orientalis* sind die Zapfen sehr fleischig, und die wenigen Blüten sind lateralgestellt und besitzen je nur 1—2 Samenanlagen. Bei *Juniperus* gibt es ähnliche Blüten innerhalb der Untergattung *Sabina*, wo der Zapfen der Art *J. flaccida* Schlecht.

nach PILGER 8—10 Samenanlagen besitzt. Auch bei mehreren anderen Arten der nämlichen Untergattung scheint der Zapfen — PILGER'S Beschreibungen zufolge — nur laterale Blüten zu besitzen; von höchstem Interesse wären deshalb ausführlichere Untersuchungen der Entwicklungsgeschichte des *Sabina*-Zapfens, die jedoch leider noch fehlen.

J. sabina L.

(Fig. 103—104) besitzt wie schon erwähnt nur laterale Blüten. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass in der Achsel des Tragblattes (D_1, D_2, D_3, D_4) eine Achse (A_2) angelegt wird, die oft nur ein einziges laterales Blatt (a_1, a_3, a_4) entwickelt; dies Vorblatt entwickelt sich in gewöhnlicher Weise als ein Sporophyll (Integument), das wegen seiner lateralen Stellung an A_2 in der Achsel der Deckschuppe schief steht. Fig. 103 stellt einen Zapfen mit 2, Fig. 104 einen solchen mit 3 Blüten dar, und PILGER gibt an, dass der Zapfen 4 Samenanlagen enthalten kann.

Der Zapfen trägt ganz oben zwei (auf den Fig. 103—104 getüpfelt gezeichnete) sterile Blätter ($a_1 + a_2$), die zusammen die sogenannte »Columella« bilden.

J. chinensis L.

Die Figuren 105—109 zeigen Querschnitte von 5 verschiedenen Zapfen desselben Baumes.

Fig. 105 veranschaulicht ein junges Stadium; wie man sieht, wird wie bei den schon früher besprochenen Cupressaceen in der Achsel der Deckschuppen ($D_1, D_2, D_3, D_4, D_5, D_6$) eine sekundäre Achse (A_2) angelegt. Einige der lateralen Blüten besitzen nur eine einzige Samenanlage (a_1, a_2, a_6), die dann — wie bei *J. Sabina* — eine schiefe Stellung innerhalb der Blattachsel einnimmt (Fig. 105—108);

bei anderen Blüten sind dagegen beide Vorblätter fertil (α_5 und β_5 in Fig. 108—109).

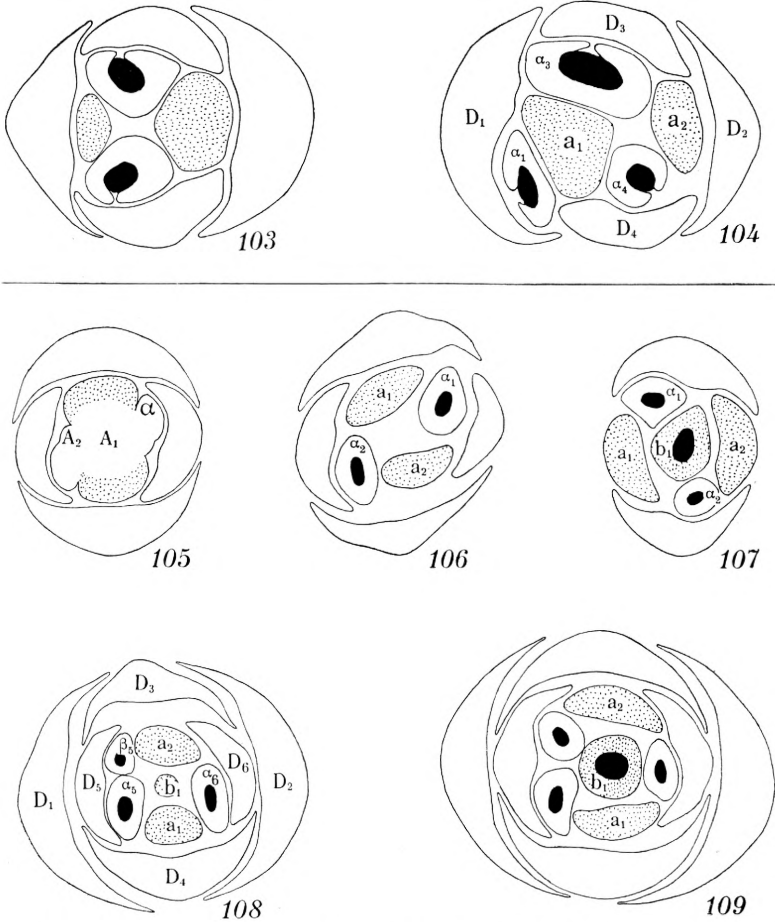


Fig. 103—109. *Juniperus*, Querschnitte von Blüten. Fig. 103—104 *J. sabina* ($\times 70$). Fig. 105—109 *J. chinensis* ($\times 45$). Die obersten Blätter ($a_1 + a_2 + b_1 =$ Columella) der Blüte getüpfelt. Makrosporangien schwarz. A_1 , Zapfenspindel, A_2 , Blütenachse. $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \alpha_4, \alpha_5, \alpha_6$, untere Vorblätter der Blüten. $D_1, D_2, D_3, D_4, D_5, D_6$, Deckschuppe. Weitere Erläuterungen s. Text.

Jedoch sind es die Ausbildung und die Entwicklungsgeschichte der Columella (getüpfelt auf den Fig. 103—109),

die dieser Art ein besonderes Interesse verleihen. Vergleicht man Fig. 106 mit Fig. 107, sieht man, dass beide Zapfen zwei laterale Blüten besitzen, jede mit nur einer Samenanlage (a_1 und a_2). Auf Fig. 106 besteht die Columella aus 2 sterilen Blättern (a_1 und a_2), wogegen sie auf Fig. 107 aus 3 Blättern zusammengesetzt ist. Von diesen dreien entsprechen die beiden lateralen (a_1 und a_2) dem Zwei-Wirtel (getüpfelt) auf Fig. 106; aber oberhalb dieser beiden Blätter steht noch ein drittes (b_1), als Sporophyll (Integument) entwickeltes. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass dies sehr interessante, terminale Sporophyll (b_1 auf Fig. 107) also von den Sporophyllen aller bisher besprochenen Koniferen insofern abweicht, als es zu A_1 gehört.

Bei *Juniperus* finden wir also zum ersten Male eine terminale Blüte; alle anderen untersuchten Koniferen haben laterale, in Blütenstände (Zapfen) gesammelte Blüten.

Auf den Fig. 108 und 109 sieht man eine laterale, zweisamige Blüte und eine laterale, einsamige. Die Columella (getüpfelt) besteht in beiden Zapfen aus 3 Blättern, von denen die beiden lateralen (a_1 und a_2) steril sind. Auf Fig. 108 ist das obere, in der Mitte stehende Blatt (b_1) steril, auf Fig. 109 dagegen fertil. Dieser phylogenetische Neuerwerb, den das terminale Sporophyll (b_1) ausmacht, macht sich besonders dadurch bemerkbar, dass es oft allein einen Samen entwickelt, wogegen die lateralen Blüten häufig steril sind. Und oft sind die Samenanlagen der lateralen Blüten schwächer entwickelt (kleiner) als die terminalen. Diese anfangende Unterdrückung der lateralgestellten Blüten wird nun bei anderen Arten der Gattung weitergeführt.

Lateralgestellte Blüten fehlen so z. B. gänzlich

in der Untergattung *Oxycedrus* und ebenfalls bei mehreren Arten innerhalb der Untergattung *Sabina* (z. B. *J. recurva*).

Juniperus communis L.

Diese einheimische Art lässt sich als typisches Beispiel einer *Juniperus* mit nur einer terminalen Blüte anführen.

Sie ist neben *Cryptomeria* eine der wenigen Koniferen, deren Entwicklungsgeschichte bekannt ist. Schon KUBART (1905) wies nach, dass die ersten Anlagen zu den drei Samen über den Zwischenräumen zwischen den 3 unterhalbstehenden falschen »Fruchtblättern« erschienen. Und die Entwicklungsgeschichte bezeugt in keiner Weise eine eventuelle »Verschiebung« der Samenanlagen von den »Fruchtblättern« in die eigentümliche Stellung, die sie einnehmen, wie sowohl ältere (EICHLER) als neuere Forscher annahmen. KUBART folgert deshalb richtig aus seinen Beobachtungen, dass die Samenanlagen umgebildete Blätter seien; zu dieser Annahme hatten schon SACHS und STRASBURGER geneigt.

KUBART wurde jedoch bald von MODRY (1909) bekämpft, der hervorhob, dass KUBART'S Anschauungen im Falle ihrer Gültigkeit eine scharfe Abgrenzung der Untergattung *Oxycedrus* mit sich führen würden. Hierauf könnte man jedoch erwidern, dass es auch innerhalb der Untergattung *Sabina* mehrere Arten mit terminalen Blüten gibt, z. B. *J. chinensis* (Fig. 105—109), *J. virginiana* (Fig. 115—119), *J. recurva* u. a. MODRY nimmt an, dass die Samenanlagen bei *J. communis* »seitwärts verschoben« sind und weist auf *Thuja* hin. Wir haben aber schon im Vorhergehenden (Fig. 105) gesehen, dass die schiefe Stellung einer Samenanlage (z. B. bei *J. sabina*) in der Achsel der Deckschuppe nicht die Folge einer Verschiebung, sondern die Folge der lateralen Stellung eines Vorblattes (Inte-

guments) an einer sekundären Achse (A_2) ist. Und Fig. 110 zeigt deutlich, dass bei *J. communis* die ersten Anlagen zu den Integumenten (in Fig. 110 getüpfelt gezeichnet) an A_1 stehen und einen Blattwirtel bilden, der mit dem

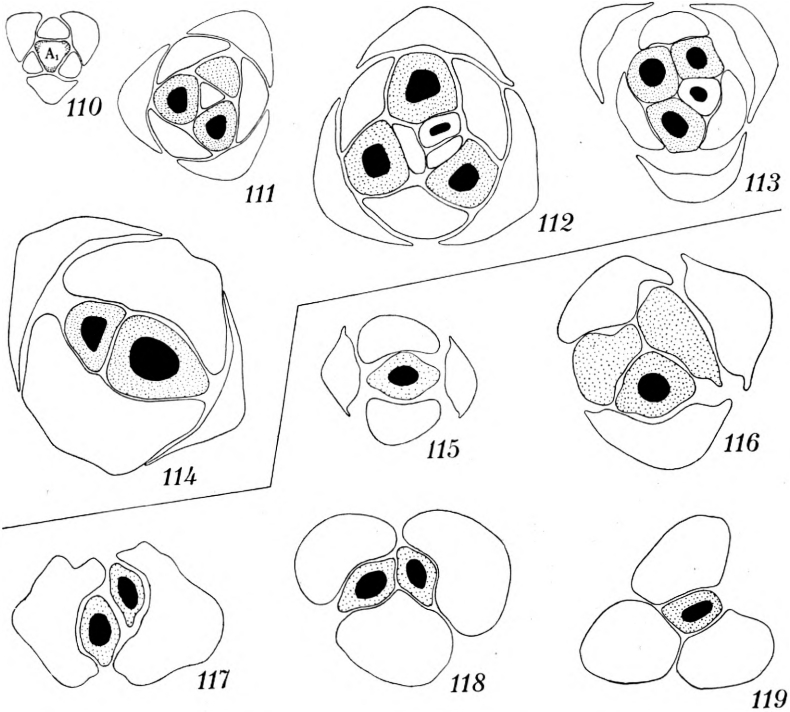


Fig. 110—119. *Juniperus*, Blütenquerschnitte ($\times 35$), Fig. 110—114 *J. communis*. Fig. 115—119 *J. virginiana*. Zu demselben Blattwirtel gehörende Sporophylle sind getüpfelt. Fig. 110 zeigt, dass die Sporophylle an A_1 angelegt werden. Weitere Erläuterungen s. Text.

darunterstehenden »Fruchtblatt«-Wirtel alterniert. Sie haben während ihrer Entwicklung keinerlei Verschiebungen — weder in senkrechter noch in wagerechter Richtung — erfahren.

BEYER weist ferner darauf hin, dass in der Blüte im ganzen 4—5 Samenanlagen auftreten können (Fig. 112—

113), und meint, dass die akzessorischen von diesen Anlagen zu einem der »Fruchtblätter« gehören; dies wäre also als 2-samiges in ähnlicher Weise ausgerüstet wie die entsprechenden Organe bei anderen Koniferen und mit diesen homolog. Es liesse sich hiergegen jedoch einwenden, dass die akzessorischen Samenanlagen (auf Fig. 113 weiss) eher zu einer über den Samenanlagen stehenden Columella gehören. Obwohl auch PILGER diesen Einwänden beipflichtet, kann ich sie nicht gelten lassen. Denn dass die Samenanlagen weder am »Fruchtblatt« noch an dessen bei dieser Art normalerweise gar nicht zur Entwicklung gelangendem Achselprodukt (A_2) angelegt werden, muss doch das ausschlaggebende Moment sein. Fig. 110 beweist ja deutlich, dass die Integumente von *J. communis* in einem ganz jungen Stadium als Blattwirtel A_1 ansitzen. Ähnliches erhellt aus Fig. 111, wo eins der Integumente sich nicht zu einem Sporophyll, sondern zu einem normalen Laubblatt mit ähnlichem Querschnitt wie die darunterstehenden Blätter entwickelt hat.

In der Regel ist das Längenwachstum der Blütenachse (A_1) beendigt, wenn die Sporophylle angelegt werden. Nicht selten ragt aber doch eine Spitze von A_1 zwischen den Samenanlagen empor (Fig. 111), und diese Spitze kann sogar 1—3 — bald sterile, bald fertile — Blätter entwickeln. Zahlreiche Beispiele solcher von der Regel abweichenden Fälle führen SCHRÖTER und KIRCHNER (1906) an; ich begnüge mich deshalb mit obenstehenden Figuren 111—114.

Fig. 112 zeigt uns eine Blüte mit einer aus 3 Blättern bestehenden Columella, von denen zwei steril sind, das dritte dagegen fertil ist. Das Merkwürdige an dieser Blüte ist jedoch die Stellung des oberen Blattwirtels (auf der Figur

nicht schraffiert), indem er mit den Samenanlagen nicht alterniert. Diese eigentümliche Stellung könnte zu der Annahme verleiten, dass die Samenanlagen dennoch kein Wirtel seien. Jedoch ist darauf hinzuweisen, dass ähnliche abweichende Stellungsverhältnisse z. B. in den männlichen Blüten der Apetalen und bei den Sporophyllen der Blüten der obdiplostemonen Angiospermen, wo oft sowohl Mikrosporophylle als Makrosporophylle nicht in der üblichen Weise alternieren, sondern eben eine ähnliche abweichende Stellung einnehmen wie die Blätter der Columella auf Fig. 112, recht häufig vorzufinden sind.

Ich habe gar nicht wenige Blüten mit dreiblättriger Columella angetroffen, und bei allen war die Blattstellung wie auf Fig. 112. Aber das Ausschlaggebende für das Verständnis von sowohl Samenanlage als Columella ist, dass die Blätter dieser Organe an A_1 angelegt werden und stets ihren ursprünglichen Stand beibehalten, ohne irgendwie verschoben zu werden.

Schliesslich zeigt Fig. 114, dass die Blüte auch aus Zwei-Wirteln aufgebaut sein kann.

Juniperus virginiana L.

Bei dieser Art weichen die einzelnen Blüten in weit höherem Masse von einander ab als bei *J. communis*. Die auf den Figuren 115—119 dargestellten Blüten gehörten sämtlich demselben Baume an. Wie man sieht, sind die Blüten entweder zweizählig oder dreizählig; der oberste Wirtel (die »Columella«), der auf den Fig. 115—119 getüpfelt gezeichnet ist, kann 1, 2 oder 3 Blätter besitzen, die bald als sterile Laubblätter, bald als Sporophylle entwickelt sein können. Fig. 116 stellt eine Blüte dar, deren Columella aus zwei sterilen und einem fertilen Blatt besteht.

Fig. 117 zeigt uns eine zweizählige, Fig. 118 eine dreizählige Blüte; beide weisen zwei terminale (an A_1 stehende) Samenanlagen auf. Schliesslich sieht man auf den Figuren 115 u. 119 zwei ähnliche Blüten mit nur einer terminalen Samenanlage; der Bau der letzterwähnten beiden Blüten ist für das Verständnis des Blütenbaus bei *Taxus* von besonderem Interesse. Ausserdem besitzen noch mehrere einsamige *Juniperus*-Arten Blüten, deren Bau dem durch Fig. 119 Veranschaulichten entspricht. Dies ist z. B. bei der von PILGER (1926, S. 371) beschriebenen *J. recurva* HAMILTON der Fall. PILGER hält jedoch dafür, dass der Same zu einem der drei »Fruchtblätter« gehöre. Dies wird doch kaum richtig sein, da der Same als höchstes Blatt A_1 und nicht den »Fruchtblättern« oder deren Achselprodukten ansitzt. Man könnte deshalb mit Recht *J. recurva* und andere Arten mit terminaler Blüte zu *Oxycedrus* statt zu *Sabina* zählen. Man stelle sich nur eine *J. communis* oder eine *J. virginiana* vor, wo die schwankende Zahl der Samenanlagen auf nur eine reduziert wäre (vgl. Fig. 119), und man würde eine ähnliche Blüte vor sich haben wie bei *J. recurva*.

Innerhalb der Gattung *Juniperus* gibt es also verschiedene Zapfenarten:

- 1) Einige *Sabina*-Arten besitzen nur laterale Blüten; der Zapfen, der ein Blütenstand ist, ist wie bei der Mehrzahl der Cupressaceen (z. B. *Thuja* und *Chamaecyparis*) gebaut: alle Sporophylle stehen an A_2 (Fig. 103—104).
- 2) Bei *Oxycedrus* und einigen *Sabina*-Arten sind alle Blüten terminale Einzelblüten (nicht in Blütenstände gesammelt). Die Sporophylle (Integumente) stehen alle terminal an A_1 (Fig. 110—119).

- 3) *J. chinensis* (und andere?) bildet einen Übergang zwischen den obigen Gruppen, indem sie sowohl laterale (an A_2) als terminale Makrosporophylle (an A_1) aufweist (Fig. 107 u. 109).

Das Äussere der *Juniperus*-Zapfen ist in erster Linie von dem unmittelbar unter den Sporophyllen (Integumenten) stehenden Blattwirtel, den »Fruchtblättern«, bedingt. Denn sie werden viel länger und dicker als die anderen Blätter; ferner verwachsen sie mit einander und umschliessen zuletzt als eine luftdichte, krugförmige Hülle die Samen.

Da diese Blätter nicht die Samen tragen und nicht mit dem Fruchtblatt von *Pisum* z. B. homolog sind, ist es irreführend sie als Fruchtblätter zu bezeichnen; und es wird erforderlich sein, einen neuen Terminus für dieses Involucrum zu bilden; man könnte die falschen »Fruchtblätter« z. B. Zapfenschuppen oder Fleischblätter nennen.

9. *Taxaceae*.

Taxus baccata L.

Die ersten Anlagen zu den weiblichen Sprossen sind schon im Frühling anzutreffen; erst im August jedoch erscheint die erste Anlage zum Integument; sie sitzt der Spitze eines schuppigen, der Blüte von *Juniperus communis* ähnelnden Kurztriebs auf. Da die Morphologie des floralen Sprosses z. B. von PILGER schon eingehend beschrieben wurde, setze ich hier nur die Hauptzüge der Entwicklungsgeschichte auseinander.

Die Blattstellung der weiblichen Blüte ist wie bei *Juniperus* etwas verschieden; einige Blüten haben Zwei-Wirtel, andere Drei-Wirtel; dies bewirkt wiederum, dass der Same entweder 2 oder 3 Kanten besitzt. In anderen Blüten stehen

die Blätter mehr oder weniger deutlich in einer $\frac{2}{5}$ -Stellung; und in dem Zwei-Wirtel sind die beiden Schuppen oft nicht ganz opponiert.

Im September stellt der florale Kurztrieb sein Wachstum ein, und die dünne Stengelspitze wird dann fast gänzlich von der Anlage zu einem relativ grossen Blatte (Sporophyll) verdeckt, dessen Ränder sich einander zuneigen und verwachsen, so dass es wie ein ringförmiger Wall (Fig. 120 a) den grössten Teil der Stengelspitze umschliesst. Darauf wird

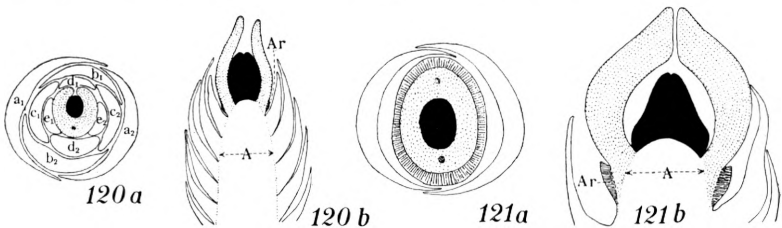


Fig. 120—121. *Taxus baccata*, Entwicklungsgeschichte der Blüte. Sporophyll (Integument) getüpfelt; Sporangium (Nuzellus) schwarz. Arillus (Ar) radiär gestreift. A, Blütenachse. Fig. 120 a, Querschnitt durch junge Blütenknospe ($\times 30$); $a_1, a_2, \dots, c_2, d_2$, Blätter. Fig. 120 b, Längsschnitt durch Blüte im Pollinationsstadium ($\times 15$). Fig. 121 a, Querschnitt durch ältere Blüte ($\times 15$). Fig. 121 b, Längsschnitt durch ältere Blüte ($\times 15$). Weitere Erläuterungen s. Text.

ein Makrosporangium (Nuzellus, schwarz in Fig. 120—121) angelegt, das wie bei allen anderen Koniferen von dem krugförmigen Sporophyll (= Integument) eingehüllt wird. In diesem Stadium (Fig. 120 a) überwintert die Blüte.

Während der Blütezeit wachsen die der Blüte zunächst-sitzenden Blätter erheblich, aber erst ein paar Monate später lässt sich die erste zarte Anlage (Fig. 120 b) zum Arillus (Ar) antreffen, der wie ein ringförmiger Wulst das Integument umschliesst (Fig. 121 a, b).

Es liesse sich annehmen, dass der Arillus mit den Fleischblättern bei *Juniperus* homolog wäre. Doch ist die

erste Anlage nicht in mehrere Blätter geteilt (Fig. 121 a), und man müsste dann die Möglichkeit in Erwägung ziehen, dass der Arillus ein rohrförmiges Einzelblatt sein könnte. Da er aber unterhalb der Stengelspitze zwischen älteren Blättern angelegt wird, müssen wir doch eher mit einem echten Arillus rechnen, der im Laufe seiner fortgesetzten Entwicklung die Basis des Samens bedeckt. Der *Taxus*-Same ist also von zwei Häutchen eingehüllt; dass diese mit den 2 Integumenten höherer Pflanzen homolog wären, ist eine nicht auszuschliessende Möglichkeit.

Es ist einleuchtend, dass diese Auffassung der Samenanlagen von *Taxus*, falls sie die richtige ist, weitreichende morphologische und phylogenetische Konsequenzen nach sich ziehen wird; besonders wird sie für das Verständnis der Samenanlagen der Angiospermen von Bedeutung sein — vorausgesetzt, dass die Samenanlagen der Koniferen und gewisser Angiospermen-Samenanlagen homologe Gebilde sind.

Dass das innere »Integument« bei *Taxus* dem einen Integument bei den übrigen Koniferen entspricht, geht aus der Entwicklungsgeschichte und dem Vergleich mit den einsamigen *Juniperus*-Arten hervor. Wir müssen deshalb dieses innere Integument von *Taxus* als das eigentliche Sporophyll auffassen.

Den Arillus betreffend ergibt die Entwicklungsgeschichte, dass dies »äussere Integument« in morphologischer Beziehung etwas anderes ist als das innere (Sporophyll). Denn der Arillus (Ar i Fig. 120 b) wird viel später als das Sporophyll angelegt und steht als ein ringförmiger Wall an der Basis von — und folglich an — dem Sporophyll (Fig. 120 b). Man sieht also, dass der Arillus eine Neubildung ist und dass er als ein junges Organ zwischen

weit älteren Blättern dasteht; er erscheint etwas unterhalb einer Stengelspitze, die schon längst keine neuen Blätter mehr bildet.

Diese für den Arillus eigentümlichen Umstände erfordern, dass man denselben sicher als eine phylogenetische Neubildung und als ein bei anderen Konifer-Familien nicht auftretendes Organ auffassen muss.

Ist denn der Arillus bei *Taxus* mit dem äusseren Integument bei gewissen Angiospermen homolog? Es besteht eine Wahrscheinlichkeit dafür, dass es sich so verhält. Denn das äussere Integument der Angiospermen wird auf ungefähr dieselbe Weise angelegt wie der Arillus bei *Taxus*, nämlich später als das innere (oder etwa gleichzeitig damit) und zwar als ein ringförmiger Wall um dessen Basis. Man muss sich immer vergegenwärtigen, dass der Arillus bei *Taxus* als ein Auswuchs am Sporophyll (= dem inneren Integument) selbst angelegt wird und deshalb als zum inneren Integument gehörend aufgefasst werden muss.

Das innere Integument dagegen wird am Stengel angelegt, und also nicht an einem der unmittelbar unter dem Integument stehenden Blätter, die deshalb keine samen-tragenden Fruchtblätter sind und nicht als solche bezeichnet werden dürfen; sie sind mit den Fleischblättern von *Juniperus communis* homolog. Aber erst eingehendere Untersuchungen über die Integumente der Angiospermen werden ausschlaggebende Beweise für Übereinstimmungen mit den *Taxus*-Integumenten liefern.

Von einem morphologischen Standpunkte gesehen ist *Taxus* also nur eine einsamige *Juniperus* (Fig. 115 u. 119) mit einem Arillus, der biologisch die fehlenden »Fleischblätter« ersetzt. Man könnte darum die Taxaceen vielleicht zu den *Juniperoideae* zählen.

10. Verwandtschaft mit den Kryptogamen.

Eine Menge von phylogenetischen Fragen, deren Lösung — nach der neuen Auffassung der Koniferen — im Bereiche der Möglichkeit zu liegen scheint, drängt sich jetzt auf. Sind die Koniferen vielleicht »the missing link« zwischen Angiospermen und Kryptogamen? Diese Frage wollen wir in zwei gesonderte zerlegen und zunächst die Möglichkeit einer Verwandtschaft mit den am höchsten entwickelten Kryptogamen: *Pteridophyta*, in Erwägung ziehen.

Aus praktischen Gründen wird es geboten sein, die Hauptergebnisse der obigen Untersuchungen in möglichst knapper und übersichtlicher Weise zu sammeln; dies geschieht am besten mit Hilfe von Diagrammen, wie die untenstehenden Fig. 122—126 es veranschaulichen. Die Koniferen besitzen also Blüten, die meistens in Blütenstände (Zapfen) gesammelt sind. Jede Blüte besteht aus einer kurzen Achse (A_2), die 1—20 Blätter tragen kann. Diese Blätter sind bald als sterile Schuppen (Fruchtschuppen, Zapfenschuppen), bald als fertile Sporophylle (Integumente) entwickelt. Die Zahl dieser beiden Arten von Blättern ist für die einzelnen Familien von charakterisierender Bedeutung, wie es des näheren aus den Diagrammen erhellt (Fig. 122—126).

Einer phylogenetischen Betrachtung sind jedoch alle diese Einzelheiten nicht das Wesentlichste, sondern bei einer systematischen Beurteilung bildet der Bau der Sporophylle eins der wichtigsten Merkmale. Und das Hauptergebnis meiner Untersuchung ist denn dies, dass das Makrosporophyll (Integument) der Koniferen eine innerhalb aller Einzelfamilien und Einzelgattungen sehr gleich gebaute Bildung ist; es gibt nur ein Makrosporangium

(Nuzellus), das dem Stengel unmittelbar über der Basis der Oberseite des Integuments aufsitzt. Das Integument hat etwa die Gestalt einer Flasche mit schief oder fast gerade abgeschnittener Öffnung (Mikropyle).

Bei den Farnen gibt es dagegen meistens grosse, geteilte Blätter mit zahlreichen Sporangien auf der Unter-

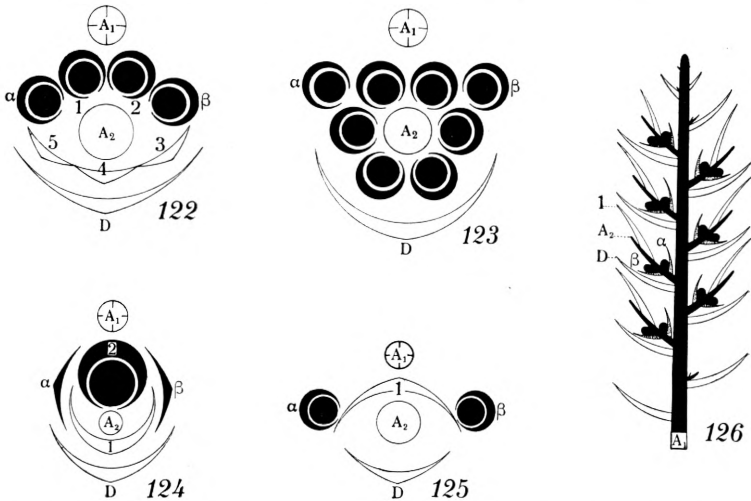


Fig. 122—125. Blütendiagramme von Koniferen. Fig. 122, *Cryptomeria*. Fig. 123 *Cupressus*. Fig. 124, *Podocarpaceae*, *Araucariaceae* (und *Taxus*). Fig. 125, *Pinaceae*, Fig. 126, Schematischer Längsschnitt durch Pinaceen-Zapfen. An der Zapfenspindel (A_1) steht die Deckschuppe D , die eine Blüte trägt, deren Achse (A_2) die Blätter α , β , 1, 2 . . . trägt. Sterile Blätter weiss, Makrosporophylle (= Integumente) dunkel, Makrosporangien (Nuzelli) schwarz.

seite oder am Rande des Blattes; dieser Sporophyll-Typ findet sich bei *Pteridospermae* und Cycadeen wieder, er unterscheidet sich aber sehr von dem der Koniferen.

Bei den *Lycopodiales* dagegen gibt es nadelförmige Laubblätter, und die Sporangien sitzen einzeln und median an der Basis der Oberseite der Blätter. In zwei Punkten weichen aber die Sporophylle (Integumente) der Koniferen von denen der meisten rezenten *Lycopodiales* ab:

- 1) Das Sporangium (der Nuzellus) der Koniferen sitzt zwar in der Blattachsel, aber an dem Stengel (also nicht am Sporophyll selbst).
- 2) Das Sporophyll (Integument) besitzt bei den Koniferen verwachsene Ränder, eine zylindrische Form und ist in der Blütezeit nur an der Spitze offen.

Die Bedeutung dieser beiden Merkmale können wir er-messen, indem wir mit *Lycopodiales* Vergleiche anstellen, wie die untenstehenden, nach Mikrotomschnitten gezeichneten Figuren 127—138 es veranschaulichen. Die Ligula (L) ist in den Figuren schwarz gezeichnet, das Sporangium (S) getüpfelt.

Zunächst vermitteln uns die Figuren 127—128 und 77 die hauptsächlichsten Entwicklungsstadien des Sporophylls (Integuments) bei einer gewöhnlichen Konifere (*Larix*). Bei *Lycopodium* (BOWER) wird das Sporangium ausschliesslich auf dem Blatt (B) angelegt (Fig. 129). Bei *Selaginella* aber »rückt« die jüngste Anlage zum Sporangium immer mehr auf den Stengel (A), der das Sporophyll trägt, hinüber. Bei *S. selaginoides* hat es den Anschein (Fig. 130), als sässe das Sporangium mit der einen Seite dem Blatte, mit der anderen dem Stengel auf. Bei *S. Willdenowii* (Fig. 132, 138) gelangen Blatt und Sporangium faktisch gleichzeitig zur Anlage, und das Sporangium ist nun völlig auf den Stengel »hinausgerückt«.

Auch andere Forscher (STRASBURGER, HEGELMAIER, BOWER) untersuchten schon die Stellung des Sporangiums bei *Selaginella*; und GOEBEL (II, 1930, S. 1232) gelangt zu folgendem, allgemeinen Schlussresultat: »Bei *Selaginella* entspringen die Sporangien unmittelbar oberhalb der Sporophyllanlage.«

Später wird das Sporangium oft auf die Basis des Blattes (B) hinausverschoben (Fig. 138). Rücksichtlich des Orts,

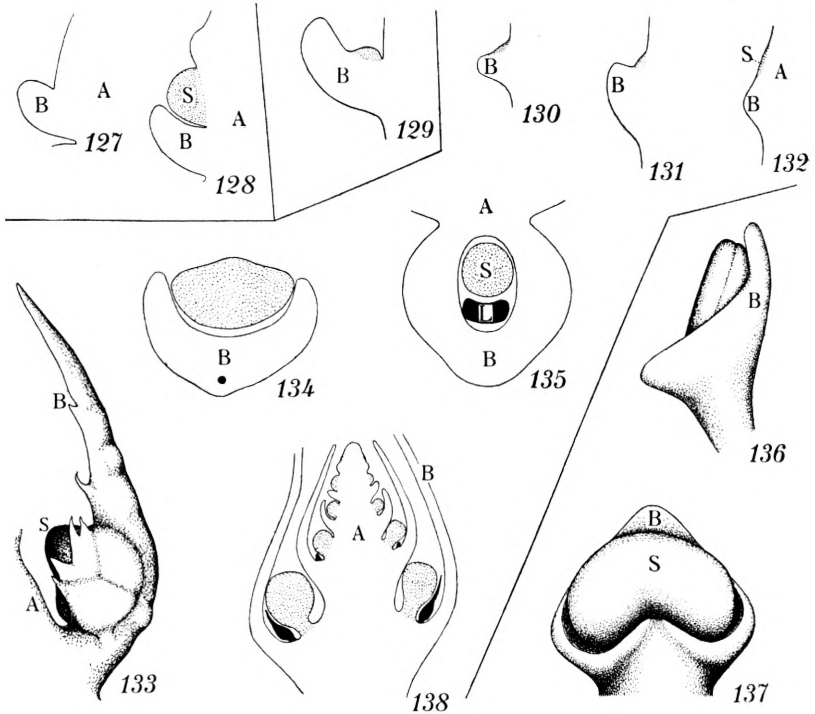


Fig. 127—137. Entwicklungsgeschichte und Bau der Sporophylle (B) bei *Larix*, *Lycopodium* und *Selaginella*. Sporangien (S) getüpfelt; Ligula (L) schwarz. Fig. 127, *Larix europaea* ($\times 120$). Fig. 128, *Larix europaea* ($\times 80$). Fig. 129, *Lycopodium cernuum* ($\times 80$). Fig. 130, *Selaginella selaginoides* ($\times 160$). Fig. 131, *Selaginella lepidophylla* ($\times 360$). Fig. 132, *Selaginella Willdenowii* ($\times 320$). Fig. 134, *Selaginella selaginoides* ($\times 45$), Querschnitt durch die Mitte des Sporophylls (B). Fig. 135, do., Querschnitt durch die Basis des Sporophylls (B) ($\times 45$). Fig. 136—137, Sporophyll (B) von *Lycopodium phlegmaria* ($\times 10$). Fig. 133, Sporophyll von *Selaginella selaginoides* ($\times 25$). Fig. 138, Längsschnitt durch die Blüte von *Selaginella Willdenowii* ($\times 65$). A, Achse. Weitere Erläuterungen s. Text.

wo die Sporangien entspringen, besteht also zwischen den Koniferen und gewissen *Selaginella*-Arten kein wesentlicher Unterschied.

Es ist bekanntlich eins der wichtigsten Merkmale in der höheren Systematik, in welchem Masse das Sporophyll geschlossen ist.

Das Sporophyll der Koniferen ist während der Blüte an der Spitze offen, im übrigen sind aber die Ränder unten verwachsen.

Einen Ansatz hierzu gibt es schon bei *Selaginella*: Fig. 133 zeigt uns z. B. ein Sporophyll (B), das an seiner Basis das Sporangium umschliesst. Unten sind die Ränder sogar ganz leicht verwachsen, so dass das Sporophyll hier einen ringförmigen Querschnitt aufweist (B auf Fig. 135). Etwas Ähnliches gilt von den durch die Figuren 136, 137 veranschaulichten Sporophyllen (B) von *Lycopodium*; das Blatt (B) ist ganz kurz und breit, und das Sporangium (S) ragt ganz in die schräge Öffnung (Mikropyle) des rohrförmigen Sporophylls (B) hinauf. Dies alles erinnert in bedeutendem Masse an die Integumente der Koniferen (B auf Fig. 128).

Bei *Selaginella rupestris* beobachtete Miss LYON, dass »the megasporangium becomes sunken in a shallow pit formed by the cushion-like upgrowth of the sporophyll around the pedicel« (S. 125). Bei dieser Art und bei *S. apus* fand Miss LYON, dass Befruchtung und Keimentwicklung schon stattfinden, während die Makrospore der Mutterpflanze ansitzt; »we have here the first indication in still living Lycopods of the formation of a seed-like organ« (DE HAAN, 1920, S. 12). Bei gewissen Arten (z. B. *S. rupestris*) wird in jedem Sporangium oft nur eine Makrospore entwickelt. Schliesslich ist zu erwähnen, dass bei der ganzen Gruppe *Oligomacrosporangiata* die Blüte nur ein — oder jedenfalls nur wenige — Makrosporophylle besitzt, und unmittelbar darunter befindet sich eine Blüten-

hülle von besonders geformten, sterilen Blättern (HIERONYMUS, 1900, S. 704).

Ein ganz besonderes Interesse beanspruchen jedoch die ausgestorbenen, baumartigen *Lycopodiales* (BOWER); denn von diesen besaßen *Lepidospermae* wirkliche Samen, die von Sporophyllen umschlossen waren, die jedes nur ein Sporangium hatten, das wiederum nur eine Makrospore enthielt, und »The sporophyll as a whole formed part of the seed-like organ, and was shed together with it.« (SCOTT, 1909, p. 199.)

Die merkwürdigen Lepidophyten ähnelten nicht nur was Blattform und Äusseres betrifft, sondern auch in anatomischen Einzelheiten unseren Koniferen. So waren die Blattnerven mit einem entsprechenden Transfusionsgewebe versehen, wie es für die Koniferen charakteristisch ist; und die Spaltöffnungen waren auf der Unterseite des Blattes in zwei Furchen gesammelt.

SCHOUTE's wertvollen Untersuchungen (1925) zufolge scheinen auch *Cordaites* zu *Lycopodiales* zu gehören und zwar als einige der unmittelbarsten Ahnen der Koniferen.

SCHOUTE stellte mit Hilfe schöner Querschnitte von weiblichen Blüten fest, dass »chaque organe qui portait un ovule à son sommet, était placé dans la phyllotaxie à la place d'une feuille« (S. 126). Daraus folgert er, dass »les ovules avec leurs pédicelles avaient la valeur morphologique de sporophylles très simples et non pas de fleurs« (S. 126).

Mit anderen Worten: das primitive, einfache Sporophyll der *Lycopodiales* tritt auch bei *Cordaites* auf. Jede Blüte von *Cordaites* besaß nur wenige (ca. 6) Sporophylle, und von diesen entwickelte sich meistens nur eins zu einem Samen. Sie waren von zahlreichen (ca. 50—100) schuppenförmigen, sterilen Blättern (Perianthium) umgeben, die

sämtlich einer kurzen sekundären Achse (A_2) ansassen, wodurch die Blüte kurz (ca. 1 cm lang) und knospenförmig wurde, wie bei den Koniferen und Angiospermen. Schon bei vielen der baumartigen *Lycopodiales* (z. B. *Sigillaria*) hatten die Blüten eine kurze und zapfenähnliche Gestalt angenommen. Aber bei *Cordaites* waren die Blüten dazu in einem ziemlich kurzen Blütenstand (amentum) vereinigt, der also in ähnlicher Weise gebaut ist wie der Pinaceen-Zapfen; er besitzt nur Schuppenblätter; jedoch sitzen die Blüten bei *Cordaites* weniger dicht und in 2 Reihen geordnet. Bereits bei *Sigillaria* (HIRMER, 1927, Fig. 284) waren die recht kurzen Blüten in bestimmten Stengelteilen vereinigt, was man als eine phylogenetisch ältere Entwicklungsstufe des Zapfens bei *Cordaites* und *Coniferae* auffassen darf.

Die Sporophylle waren bei *Cordaites* fast ganz geschlossen und hatten eine enge Mikropyle, der die Mikrosporen wahrscheinlich durch den Wind zugeführt wurden (GRAND'EURY).

Bei der Gattung *Pitys* wurden nadelförmige Blätter angetroffen; von sonstigen vegetativen Merkmalen seien noch die Spaltöffnungen erwähnt, die FLORIN sehr schön und sorgfältig untersuchte. Nachdem er Vergleiche mit den Spaltöffnungen der Koniferen angestellt hat, schreibt FLORIN (1931, S. 529): »Sie ähneln entwicklungsgeschichtlich und histologisch sehr den Koniferen-Stomata.«

Das Hauptmerkmal sind jedoch die Sporophylle, und diese scheinen in den Hauptzügen bei *Cordaites* und *Coniferae* gleich gebaut zu sein. Diese beiden Pflanzengruppen waren anscheinend nahe verwandt.

Bei *Lycopodium* und *Selaginella* ist die Blütenachse lang und trägt zahlreiche, gewöhnlichen Laubblättern ähn-

liche Sporophylle. Bei *Sigillaria* war die Blüte relativ kürzer und dicker, ähnelte einem Zapfen, trug aber immer noch viele Blätter, die jedoch etwas kleiner als die gewöhnlichen Laubblätter und anders geformt waren. Bei *Cordaianthus* fand SCHOUTE an einer kurzen, ungefähr 1 cm langen Blütenachse (A_2) etwa 60 Blätter, die alle schuppenförmig waren. Auch bei den Koniferen sind alle Blätter der Blüte schuppenförmig, finden sich jedoch in geringerer Anzahl vor: Bei *Cupressus* bis ca. 20, bei *Cryptomeria* ca. 10, bei *Dacrydium* 4, bei *Pinaceae* 3, bei einigen Cupressaceen 2, bei anderen 1 (*Juniperus* sp.), und bei den meisten Koniferen hat die Blüte nur eine äusserst kurze Achse (A_2). Die Blüten und Blütenstände (Zapfen) der Koniferen können durch Reduktion der entsprechenden Organe bei *Cordaites* entstanden sein.

Betreffs des anderen wichtigen Merkmals, in wie hohem Masse die Makrospore vom Sporophyll umschlossen ist, so ergibt sich wiederum eine sehr schön kontinuierliche Entwicklungsserie: Bei den meisten *Selaginella*- und *Lycopodium*-Arten ist das Sporophyll bootförmig und zeigt einen ungefähr halbmondförmigen Querschnitt (Fig. 134). Bei einigen Arten beginnen aber — wie oben bereits erwähnt — die Sporophyllränder unten zu verwachsen (Fig. 133, 135, 136, 137). Bei *Lepidospermae* sind sie dicht zusammengebogen, so dass nur eine ganz schmale Spalte zwischen ihnen übrigbleibt. Bei *Cordaites* und *Coniferae* sind die Sporophyllränder fast der ganzen Länge nach verwachsen, indem sich nur oben eine ganz kurze Spalte (Mikropyle) befindet.

Diese kurze Übersicht über die wichtigsten systematischen Merkmale zeigt uns eine schöne Entwicklungslinie von *Selaginella* (und *Lycopodium*) und den baumartigen

Lepidophyten über *Cordaites* zu den Koniferen. Noch interessanter wird dies dadurch, dass obige Entwicklungslinie sich bedeutend weiter zurückführen lässt zu den noch primitiveren Kryptogamen, wie z. B. KRÄUSEL (1932) betont; S. 8 schreibt er: »LIGNIER's hypothetische »Urgefässpflanze« ist im Typus der Psilophyten verwirklicht.« Und »Sie zeigen . . . auch noch manche Anklänge an Thallophyten, und die Endständigkeit der Sporangien findet sich so eindeutig nur bei den Moosen wieder.« ZIMMERMANN bezeichnet die Psilophyten als »eine ausgesprochene Ausgangs- und Mischgruppe für die übrigen Pteridophyten« (S. 104).

Die Koniferen sind also einer der Meilenzeiger in einer Entwicklungslinie von grosser Spannweite. Es wäre deshalb von höchstem Interesse die Frage zu erhellern, ob diese Entwicklung mit den Koniferen abschliesst, oder ob sie sich vielleicht bis zu den höheren Pflanzen weiterverfolgen lässt. Der letztere Fall würde ja bedeutende phylogenetische, systematische und morphologische Konsequenzen nach sich ziehen, und er würde für viele andere Zweige der Botanik von Wichtigkeit sein; neue Aufgaben wären gestellt und mancherlei Anregungen gegeben.

11. Verwandtschaft mit den Angiospermen?

Die Möglichkeit einer Fortsetzung der Entwicklungslinie über die Koniferen hinaus zu den Angiospermen werde ich im Folgenden nur in aller Kürze besprechen, da diese wichtige Frage eine spezielle, über den Rahmen dieser Untersuchung etwas hinausgehende Behandlung beanspruchen darf.

Jedoch schon meine wenigen, orientierenden Schnittserien scheinen auf eine Verwandtschaft zwischen ge-

wissen primitiven Angiospermen und den Koniferen hinzudeuten. Besonders die Gattung *Juniperus* scheint deutliche Fingerzeige zu geben.

Die wichtigsten der im Obigen festgestellten Bauverhältnisse bei *Juniperus* sind in kurzgefasster Weise am besten durch Diagramme zu veranschaulichen (Fig. 139—142).

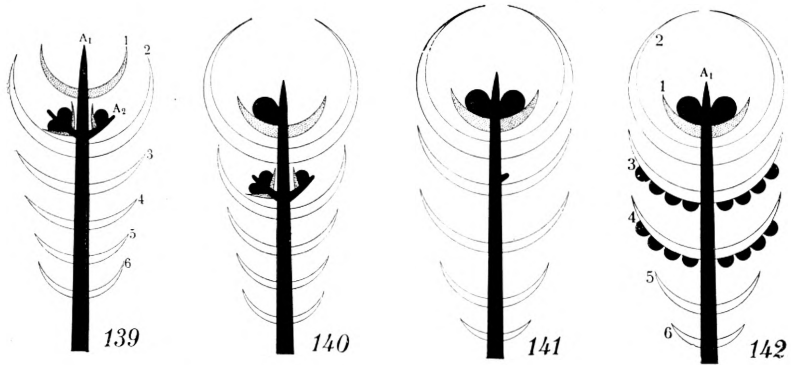


Fig. 139—142. *Juniperus*. Schemata, die das Entstehen einer zwittrigen, terminalen Blüte (Fig. 142) aus einem Blütenstand (Zapfen, Fig. 139) mit nur lateralen, eingeschlechtigen Blüten veranschaulichen. Fig. 139, *J. sabina*; Fig. 140, *J. chinensis*; Fig. 141, *J. communis*; Fig. 142, zwittrige Form von *J. communis* (nach RENNER'S Beschreibungen). A_1 , Hauptachse. A_2 , laterale Achse. 1, 2, 3, 4, 5, 6 Blätter an A_1 . Makrosporophylle (Integumente) getüpfelt. Makrosporangien schwarz. 2, steriles Hochblatt, Fleischblatt (= unechte »Fruchtschuppe«), darunter in Fig. 142 Mikrosporophylle (3 und 4). 5—6, Perianthium.

Bei z. B. *J. sabina* (Fig. 139) repräsentiert der Zapfen einen ähnlichen Typus wie bei *Cupressus* und *Pinus*, er besitzt aber nur wenige, stark reduzierte Blüten, die alle lateralgestellt (an A_1) sind.

Bei *J. chinensis* (Fig. 140) ist »plötzlich« ein neuer und phylogenetisch sehr wichtiger Umstand eingetreten, indem auch eins der Blätter an A_1 als Sporophyll (Integument) entwickelt sein kann. Es ist immer ein Blatt des höchststehenden Wirtels (»Columella«, in allen Figuren getüpfelt),

welches fertil wird. Ausser dieser primitiven, terminalen Blüte besitzt der Zapfen auch einige laterale, so dass die Verwandtschaft mit den übrigen Koniferen deutlich zu Tage tritt. Die lateralen Blüten (Fig. 140) sind nicht so oft fertil wie die terminale; häufig sind sie auch kleiner, und diese Reduktion wird fortgesetzt, so dass es bei mehreren anderen Arten der Gattung überhaupt keine lateralen Blüten gibt.

So weisen z. B. die Untergattung *Oxycedrus* (Fig. 141) und verschiedene *Sabina*-Arten nur terminale Blüten auf. Jedoch gibt die morphologische Verwandtschaft mit den mehrblütigen Cupressaceen-Zapfen sich dadurch zu erkennen, dass z. B. bei *J. communis* (Fig. 141) in den Achseln der unterhalb der terminalen Blüte stehenden Hochblätter ausnahmsweise vereinzelte laterale Blüten auftreten (RENNER, 1904).

RENNER beobachtete ferner in einem ganzen Bestand von *J. communis*, dass fast sämtliche Blüten zwittrig waren, indem 1—3 Wirtel der unter den weiblichen Blüten stehenden Blätter sich »plötzlich« als Mikrosporophylle entwickelten (Fig. 142). Die über den Staubblättern stehende weibliche Blüte war bei dieser Art im übrigen normal entwickelt, und die Mikro- und Makrosporophylle (Integumente) waren durch einen Wirtel von sterilen Blättern, den Fleischblättern (die falschen »Fruchtblätter«), getrennt. Diese sind grösser als die anderen Blätter, verwachsen und umschliessen zuletzt als eine dicke, krugförmige Hülle alle Makrosporophylle (Integumente).

Wir haben jetzt offenbar einen Höhepunkt der Entwicklung der Koniferen erreicht, indem wir eine zwittrige Blüte (Fig. 142, 143) gefunden haben, mit Blütenhülle und einem zuletzt geschlossenen, einfächerigen »Frucht-

knoten«, der grundständige geradläufige Samenanlagen besitzt. Diese interessante Juniperusblüte werden wir uns zwecks Vergleich mit den Blüten der Angiospermen mit Hilfe von Diagrammen vor Augen führen (Fig. 142—143).

Die nächste Frage ist also die: Gibt es Angiospermen, deren Blüten eine solche Ähnlichkeit¹ mit denjenigen von *Juniperus* aufweisen, dass eine engere Verwandtschaft zwi-

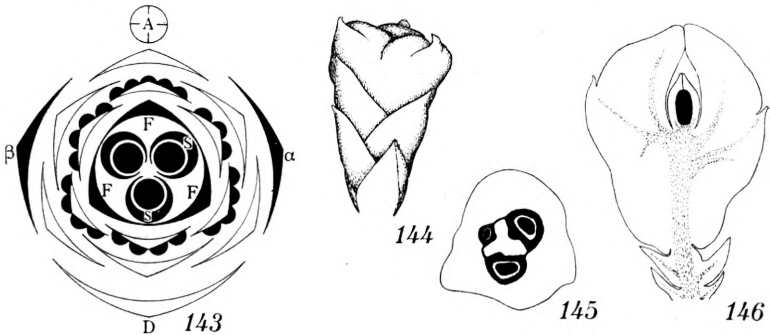


Fig 143—146. *Juniperus*. Fig. 143, Diagramm von RENNER's zwittriger Blüte von *J. communis*. Innerhalb der Fleischblätter (unechte »Fruchtblätter«, F.) stehen 3 Makrosporophylle, S (= Integumente). Ausserhalb von F stehen zwei Dreiwirtel von Mikrosporophyllen. Über den Vorblättern (α u. β) stehen in zwei Wirteln, Kelch und Krone. D, Deckschuppe. Fig. 144, *J. virginiana*, junge Frucht, deren Fleischblätter (falsche »Fruchtblätter«) sich um die Makrosporophylle schliessen ($\times 12$). Fig. 146, Längsschnitt durch eine ältere Frucht ($\times 12$). Fig. 145, Querschnitt durch junge Frucht von *J. communis*, zeigt, dass die Samen parietalgestellt sind (mit den Fleischblättern verwachsen) $\times 12$.

schen Angiospermen und Koniferen bestehen kann? Aus praktischen Gründen werde ich diese wichtige Frage erst in einer folgenden Arbeit untersuchen.

Das Hauptergebnis der hier mitgeteilten Untersuchungen ist, dass die Koniferen relativ hochentwickelte Nachkommen der *Lycopodiales*-Bäume sind, die in

¹ Z. B. sind die Samenanlagen der Primulaceen und Polygonaceen (Vergl. Fig. 143—146) ja als stengelständig angesehen worden. Sind auch hier die Integumente Sporophylle?

grauer Vorzeit (Carbon) mächtige Wälder ausmachten, deren Gewächse ebenso märchenhaft waren wie die darinlebende Tierwelt.

12. Zusammenfassung.

Kontinuierliche Serien der frühesten Entwicklungsstadien von Koniferen-Zapfen, die ich mit Hilfe von Mikrotomschnittserien studierte, bildeten das Material der hiermit vorliegenden Arbeit. Die Untersuchung von etwa 50 000 Schnitten ergab folgende Resultate:

1. Der Zapfen (Fig. 126) ist bei den untersuchten Typen (mit Ausnahme von *Taxaceae* und gewissen *Juniperoidae*) ein Blütenstand (Amentum).
2. Ein *Pinus*-Zapfen ist in ähnlicher Weise gebaut wie ein vegetativer *Pinus*-Langtrieb (Fig. 126). Die Blätter der Hauptachse (Zapfenspindel) A_1 , die Deckschuppen (D), tragen eine kurze laterale Achse A_2 , die der Achse der vegetativen Kurztriebe entspricht (Fig. 32, 33). An A_2 (Fig. 125) stehen 3 Blätter in ähnlicher Stellung wie bei den Dicotyledonen: die unteren Blätter sind zwei transversalgestellte Vorblätter (α u. β); das folgende, median nach hinten fallende Blatt (1) ist die Zapfenschuppe (falsche »Fruchtschuppe«). Die Zapfenschuppe (1) wird nicht an der Deckschuppe (D) angelegt oder von ihr »abgespalten«. Die Zapfenschuppe wird jedoch sehr früh an der Deckschuppe hinausverschoben (Vergl. S. 24—27).
3. In dem Zapfen der Pinaceen (Fig. 125, 126) bildet A_2 mit den ansitzenden 3 Blättern eine Blüte. Bei den anderen Familien sind die Blüten ähnlich gebaut, die Zahl der Blätter ist aber verschieden (vgl. die Diagramme Fig. 122—126).
4. Die Integumente der Koniferen sind als Makro-

sporophylle entwickelte Blätter. Diese Homologie erhellt aus 1) dem Bau, 2) der Entwicklungsgeschichte (Fig. 77), 3) der Stellung und 4) aus Vergrünungen (Fig. 68—74) der Samenanlagen, indem man normalerweise in fast allen grösseren Zapfen ein schuppen- oder nadelförmiges Blatt an der Stelle der Samenanlage antreffen kann; es treten hier auch Übergangsstufen zwischen Integument und Blatt auf. Vergl. ferner »Kritische Betrachtungen«, S. 24—36.

5. Das Makrosporophyll (Integument) wird als eine ungefähr halbmondförmige Schuppe angelegt (Fig. 77), die bald die Gestalt eines Kruges mit schiefer Öffnung annimmt. An der Basis des Makrosporophylls und zwar an der morphologischen Oberseite wird sehr früh eine Makrosporangium (Nuzellus) angelegt (Fig. 77).
6. Das Makrosporophyll der Koniferen beweist sowohl durch Bau als Entwicklungsgeschichte seine Homologie mit dem Sporophyll der *Lycopodiales*, weicht aber stark von den entsprechenden Organen bei den Cycadeen und den Farnen ab. Es ist deshalb unzulässig, Koniferen und Cycadeen in der Gruppe »*Gymnospermae*« zusammenzustellen.
7. Folgende Pflanzen scheinen derselben Entwicklungslinie anzugehören, und zwar in dieser Reihenfolge:
Psilophyta → *Selaginellaceae* → *Lepidospermae* → *Cordaitales* → *Coniferae* → (*Angiospermae*?).
8. Den Angiospermen am nächsten steht *Juniperus*; innerhalb dieser Gattung gibt es eine terminale Blüte, die sogar zwittrig (Fig. 143) sein mag, und deren »Fruchtknoten« geschlossen werden kann. Die Phylogenie dieser interessanten Blüte veranschaulichen die Figuren 139—142.

13. Literatur.

- BAILLON, H. (1864): Nouvelles recherches sur la fleur femelle des Conifères. *Adansonia* V, p. 1—16.
- BAYER, A. (1908): Zur Deutung der weiblichen Blüte der Cupressineen etc. *Beih. Bot. Centralbl.* XXIII, 1. Abt.
- BEAUVERIE, J. (1933): *Les Gymnospermes*. Lyon.
- BENSON, M. (1902): On a new Seed-like Lycopodiaceous Fructification. *New Phytologist*, Vol. I.
- BOWER, F. O. (1894): Studies in the morphology of sporeproducing members *Equisetinae* and *Lycopodineae*. *Phil. Transact. Roy. Soc. London*, Bd. CLXXXV, S. 473—572.
- BOWER, F. O. (1908): *The Origin of a Land Flora*. London.
- BURLINGAME, L. L. (1915): The origin and relationships of the Araucarians. *Bot. Gaz.* LX, 1—26, 89—114.
- BROWN, ROBERT (1827): *Voyage and discovery by Capt. KING etc.*, Appendix B. Botany, p. 534—564. London.
- CASPARY, R. (1860): De Abietinearum Carr. floris feminei structura morphologica. *Ann. Sc. Nat.* 4. ser. XIV.
- ČELAKOVSKÝ, L. (1900): Neue Beiträge zum Verständnis der Fruchtschuppe der Coniferen. *Pringsh. Jahrb. wiss. Bot.* XXXV. S. 407—448.
- COULTER, JOHN M. and CHAMBERLAIN, CHARLES J. (1928): *Morphology of Gymnosperms*. Revised Edition. Chicago.
- EAMES, A. J. (1913): The Morphology of *Agathis australis*. *Ann. of Bot.* Vol. 27, p. 1—38.
- EICHLER, A. W. (1875): *Blüthendiagramme*, I.
- EICHLER, A. W. (1881): Über die weiblichen Blüten der Coniferen. *Monatsber. Kgl. Akad. Wiss. Berlin*, Nov.
- EICHLER, A. W. (1887): *Coniferae*. ENGLER-PRANTL, *Natürl. Pflanzenfam.*
- FLORIN, R. (1931): Untersuchungen zur Stammesgeschichte der *Coniferales* und *Cordaitales*. I Teil. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*. Ser. 3, Bd. 10, No. 1.
- GEORGE, L. (1932): Sur l'origine des *Gnétales*. *R. S. Acad. Sc. Paris*. Bd. 194, No. 12.

- GIBBS, LILIAN S. (1912): On the development of the female strobilus of *Podocarpus*. Ann. of Bot. XXVI, S. 515—571.
- GOEBEL, K. (1901): Sporangien, Sporenverbreitung und Blütenbildung bei *Selaginella*. Flora, Bd. 88, S. 208 ff.
- GOEBEL, K. (1928—1932): Organographie der Pflanzen. Bd. I—III. Jena.
- GRAND'EURY, C. (1877): Flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France. Paris.
- GRÉGOIRE, V. (1931): La valeur morphologique des Carpelles dans les Angiospermes. Académie Royale de Belgique. Bulletins de la Classe des Sciences, 5^{te} série, t. XVII, No. 11.
- DE HAAN, H. R. M. (1920): Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments. Groningen.
- HEGELMAIER, F. (1874): Zur Kenntnis der Lycopodineen. Botan. Zeitung, Nr. 31—33.
- HERZFELD, ST. (1909): Zur Morphol. d. Fruchtsch. v. *Larix*. Sitzb. d. Akad. Wien, math.-nat. Kl. CXVIII.
- HERZFELD, ST. (1910): Die Entw. d. weibl. Bl. v. *Cryptomeria*. Sitzb. d. Akad. Wien, math.-naturw. Kl.
- HIERONYMUS, G. (1900): *Selaginellaceae*. ENGLER u. PRANTL: Die natürl. Pflanzenfam. 1, IV.
- HIRMER, M. (1927): Handbuch der Paläobotanik. München und Berlin.
- HIRMER, M. (1932): Die Deutung des weiblichen Blütenzapfens der Coniferen. Ber. d. Deut. bot. Ges., Bd. L.
- KIRCHNER, SCHRÖTER (1905—06): Lebensgeschichte der Blütenpfl. Mitteleuropas I, 1.
- KRAMER, A. (1885): Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Fruchtblätter der Cupressineen . . . u. s. w. Flora LXVIII, S. 519—528, 544—568; T. 9.
- KRÄUSEL, R. (1932): Wesen und phylogenetische Bedeutung der ältesten Gefäßpflanzen. Ber. d. Deutschen bot. Ges. Bd. L, Hf. 1.
- KUBART, B. (1905): Die weibliche Blüte von *Juniperus communis* L. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. CXIV.
- KÖTTER, W. (1931): Normale und anormale Fruchtbildung bei *Juniperus communis*. Dissert. Hamburg.
- LYON, F. M. (1901): A Study of the Sporangia and Gametophytes of *Selaginella apus* and *S. rupestris*. Bot. Gazette, Vol. XXXII.
- MODRY, A. (1909): Beiträge zur Morphologie der Cupressineenblüte. 58. Jahresber. k. k. Staats-Realschule im III Bezirke in Wien.

- NORÉN, C. O. (1907): Zur Entwicklungsgeschichte von *Juniperus communis*. Uppsala Univers. Årsskrift.
- OERSTED, A. S. (1864): Bidrag til Naaletræernes Morphologi. Vidensk. Medd. Naturh. Foren., S. 1—36.
- PENZIG, O. (1922): Pflanzen-Teratologie, Bd. III. Berlin.
- PILGER, R. (1926): *Coniferae*. ENGLER u. PRANTL: Die natürl. Pflanzenfam. 1. Bd. 3.
- PILGER, R. (1931): Die Gattung *Juniperus* L. Mitteil. Dtsch. Dendrol. Ges. Bd. 43.
- PRITZEL, E. (1900): *Lycopodiaceae*. ENGLER u. PRANTL: Die natürl. Pflanzenfam. 1, IV.
- RENNER, O. (1903): Über Zwitterblüten bei *Juniperus communis*. Flora. LXXXIII.
- SACHS, J. (1874): Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl.
- SCHOUTE, J. C. (1925): La nature morphologique du bourgeon féminin des *Cordaites*. Recueil des travaux botaniques néerlandais. Vol. XXII.
- SCOTT, D. H. (1901): On the Seed-like Fructification of *Lepidocarpon*. Phil. Trans. Roy. Soc. Vol. 194, B.
- SCOTT, D. H. (1909): Studies in Fossil Botany. London.
- SEWARD, A. C. (1910): Fossil Plants, Vol. II.
- SEWARD, A. C. (1931): Plant life through the ages. Cambridge (Univ. Press).
- SINNOT, E. W. (1913): The Morphology of the Reproductive Structures of the *Podocarpinæ*. Ann. of Bot. Vol. 27, p. 39—82.
- STILES, WALTER (1912): The *Podocarpaceae*. Ann. of Bot. Vol. 26.
- STRASBURGER, E. (1872): Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena.
- STRASBURGER, E. (1873): Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen. Botan. Zeitung, S. 81.
- TROLL, WILHELM (1933): Zur Deutung des Blütenbaues fossiler *Articulatales*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. LI, Hf. 1.
- VAN TIEGHEM, PH. (1869): Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées. Ann. Sc. nat. 5. sér. X. S. 269—304.
- VELENOVSKÝ, J. (1910): Vergleichende Morphologie der Pflanzen III, S. 750—767.
- ZIMMERMANN, WALTER (1930): Die Phylogenie der Pflanzen. Jena.

INHALT

	Seite
1. Einleitung	5
2. Taxodiaceae	8
3. Pinaceae	14
4. Kritische Betrachtungen	24
5. Podocarpaceae	36
6. Araucariaceae	42
7. Cupressaceae	47
8. Juniperus	52
9. Taxaceae	61
10. Verwandtschaft mit den Kryptogamen	65
11. Verwandtschaft mit den Angiospermen?	73
12. Zusammenfassung	77
13. Literatur	79

BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

BIND VII (KR. 14,85):

	Kr. ø.
1. RAUNKJÆR, C.: Dominansareal, Artstæthed og Formationsdominanter. 1928	1.75
2. PETERSEN, C. G. JOH.: On some Biological Principles. 1928 ...	2.00
3. VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over Antal, Form, Bygning og Overflade af Glomeruli i Nyrén hos Mennesker og nogle Pattedyr. 1928.	1.30
4. BENSLEY R. R. og VIMTRUP, BJ.: Undersøgelser over de Rouget'ske Cellers Funktion og Struktur. En Metode til elektiv Farvning af Myofibriller. 1928	1.00
5. THOMSEN, OLUF: Die Erblichkeit der vier Blutgruppen des Menschen, beleuchtet durch 275 Nachkommenschaftsindividuen in 100 AB (IV)-Ehen (nebst 78 Kindern, von denen nur der eine (AB)-Elter bekannt ist). 1928	1.00
6. KROGH, A. and HEMMINGSEN, A. M.: The Assay of Insulin on Rabbits and Mice. 1928.	0.70
7. JOHNSON, J. W. S.: L'Anatomie mandchoue et les Figures de Th. Bartholin, étude d'iconographie comparée. 1928.	2.00
8. KEMP, TAGE: Om Kromosømernes Forhold i Menneskets somatiske Celler. 1929	1.75
9. WEIS, FR.: Fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder. Med særligt Henblik paa deres Indhold af Kolloider og Kyælstof. With a Resumé in English. 1929.	8.25

BIND VIII (KR. 14,95):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part II. Cryptonemiales, Gigartinales and Rhodymeniales. Les Mélobésiées par M ^{me} Paul Lemoine. Avec 4 planches. 1929. .	4.50
2. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: De menneskelige Isoagglutininer og tilsvarende Blodlegemereceptorers Styrke i forskellige Levealdre. Med 1 Tavle. 1929	1.60
3. KRABBE, KNUD H.: Recherches sur l'existence d'un œil pariétal rudimentaire (le corpuscule pariétal) chez les mammifères. Avec 11 planches (22 figures). 1929.	2.80
4. ROSENVINGE, L. KOLDERUP: Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus. With one plate. 1929	2.40
5. THOMSEN, OLUF og KETTEL, KARSTEN: Kvantitative Undersøgelser over de menneskelige Isoagglutininer Anti-A og Anti-B. 1929	0.65
6. MADSEN, TH. et SCHMIDT, S.: Toxine et antitoxine diphtériques. 1930	2.00

	Kr. ø.
7. LUNDBLAD, O.: Die Hydracarinae der Insel Bornholm. Mit 9 Tafeln und 1 Textfigur. 1930.....	5.00
8. LINDHARD, J. and MÖLLER, JENS P.: On the Origin of the Initial Heat in Muscular Contraction. 1930.....	1.00

BIND IX (KR. 17,45):

1. BØRGESEN, F.: Marine Algæ from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceæ. Part III. Ceramiales. 1930.....	7.50
2. ØSTENFELD, C. H. and SYRACH LARSEN, C.: The species of the Genus <i>Larix</i> and their geographical distribution. With 35 illustrations and 8 maps. 1930.....	5.00
3. SCHMIDT, S.: Eksperimentelle Undersøgelser over forskellige Elektrolyters Indflydelse paa Difteritoksinets og det antidifteriske Serums Stabilitets- og Neutralisationsforhold med særligt Henblik paa Reaktionshastigheden imellem Toksin og Antitoksin. 1930.....	5.50
4. HAGERUP, O.: Études des Types biologiques de Raunkjær dans la flore autour de Tombouctou. Avec 5 Planches. 1930.....	5.25

BIND X (under Pressen):

1. JENSEN, AD. S.: Der grosse europäisch-sibirische Kreuzschnabelzug 1927. 1930.....	1.00
2. KOLDERUP ROSENVINGE, L.: The Reproduction of <i>Ahnfeltia plicata</i> . 1931.....	1.75
3. WEIS, FR.: Fortsatte fysiske og kemiske Undersøgelser over danske Hedejorder og andre Podsoldannelser. With an English Summary: Further investigations on danish Heath Soils and other Podsols. Med 2 Tavler. 1932.....	9.25
4. ENGELBRETH-HOLM, J.: Undersøgelser over den saakaldte Erytroleukose hos Høns. 1932.....	2.75
5. JENSEN, AD. S.: Studier over <i>Incurvaria Koernerella</i> Zell (Lepidoptera, Incurvariidae). Med 32 Figurer i Texten. Deutsche Zusammenfassung. 1932.....	2.90
6. BOAS, J. E. V.: Der Hinterfuss von <i>Caenolestes</i> . Ein Supplement zu der Abhandlung über den Hinterfuss der Marsupialier. Mit einer Tafel. 1933.....	1.00
7. HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferenzapfen. 1933.....	3.20
8. BØRGESEN, F.: On a new Genus of the Lophotalieæ (Fam. Rhodomelaceæ). 1933.....	0.90
9. MORTENSEN, TH. and KOLDERUP ROSENVINGE, L.: Sur une nouvelle Algue, <i>coccomyxa astericola</i> , parasite dans une Astérie. 1933.....	0.50