Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Schweizerische Botanische Gesellschaft
47 (1937)
Ergebnisse der Reise von Dr. A. U. Däniker nach Neu-Kaledonien und den Loyalty-Inseln (1924/26) : Beitrag zur Kenntnis von Callitropsis araucarioides Compton
Schmid, Werner
nttps://doi.org/10.5169/seals-31809

#### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. <u>Mehr erfahren</u>

#### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. <u>En savoir plus</u>

#### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. <u>Find out more</u>

## Download PDF: 11.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

# Ergebnisse der Reise von Dr. A. U. Däniker nach Neu-Kaledonien und den Loyalty-Inseln (1924/26).

## Beitrag zur Kenntnis von Callitropsis araucarioides Compton.

Von Werner Schmid, Küsnacht (Zürich). Mitteilungen aus dem Botanischen Museum der Universität Zürich. CLIII.

Mit 34 Figuren und 2 Tafeln.

Eingegangen am 6. Oktober 1936.

## Einleitung.

Diese neukaledonische Konifere gehört zur Familie der Cupressaceae und zwar in deren Unterfamilie Thujoideae. Sie ist der einzige Vertreter der Gattung Callitropsis Compton und dürfte nach Compton dem in Queensland und Victoria beheimateten Callitris Macleayana F. Müller am nächsten stehen. Compton entdeckte 1914 die Art am Ufer des am Rande des Plaine des Lacs verlaufenden Rivière du Carénage, auf Serpentin. Auf seiner Forschungsreise 1924/1926 stellte sie Däniker nicht nur an dieser Örtlichkeit fest, sondern traf den Baum auch in den Plaine des Lacs bis hinüber ins mittlere Yatétal. Er fand ihn hauptsächlich auf den eisenreichen Serpentinplatten des Talbodens, seltener am Abhang des Tales, zusammen mit Dacrydium araucarioides Brongn. et Gris, oder stellenweise auch in Beständen von Casuarinen. Leider ist die Art in ihrer Existenz sehr gefährdet, da sie infolge des Reichtums ihres Holzes an wohlriechenden Ölen schonungslos ausgebeutet und der Jungwuchs durch Buschfeuer zerstört wird. Dies, und der Umstand, dass über die Anatomie von Callitropsis araucarioides Compton nichts bekannt ist, bewog Herrn Prof. Dr. A. U. Däniker, mir vorzuschlagen, sein gesammeltes Material, das unter den Nummern D 227 und D 2790 im Herbarium des Botanischen Museums der Universität Zürich liegt, zu untersuchen. Gerne folgte ich seinem Wunsche. Für das Interesse, mit dem er meine Arbeit begleitete, danke ich ihm verbindlichst.

## Morphologie der Vegetationsorgane.

Bei Callitropsis araucarioides Compton lassen sich deutlich zwei Entwicklungsstadien, eine Jugendform und eine Folgeform auseinanderhalten. Sie unterscheiden sich nicht nur in den Blättern, sondern auch in der Häufigkeit der Verzweigung.

Die Folgeform stellt einen bis 10 m hohen Baum von mehr oder weniger konischer Gestalt dar. Sein mit grauer Rinde bedeckter Stamm ist aufrecht und gliedert in unregelmässiger Folge zylindrische, horizontal ausladende, an den Enden etwas aufstrebende Äste ab. In ihrem letzten, noch beblätterten Abschnitt von etwa 10 cm Länge legen sich in Blattachseln, rings um die Achse verteilt, bis 30 und mehr kurztriebartig auswachsende Verzweigungen an. Durch ihr dichtgedrängtes Auftreten und sparriges Abstehen verleihen sie dem Zweigende ein gebüscheltes Aussehen (vgl. Taf. 1, Abb. 1). Einige dieser Sprosse letzter Ordnung entwickeln sich zu Langtrieben und wiederholen ihrerseits die eben beschriebene Verzweigung, während die andern kurz bleiben und mit der Zeit abfallen. Es ist aber von vornherein durchaus nicht ersichtlich, welche dieser Achsen die Verzweigung fortsetzen und welche später absterben, da sie alle morphologisch und anatomisch gleich gebaut sind. Es kann also nicht im eigentlichen Sinne von Kurz- und Langtrieben gesprochen werden.

Diese gebüschelten, letzten Zweiglein erreichen eine Länge von 10 bis 17 cm und sind dicht beblättert. Die schuppenförmigen, auf der Rückseite gekielten, an der Spitze etwas eingebogenen, starren Blätter sitzen mit breiter Basis der runden Achse auf, ohne jedoch an ihr herabzulaufen. Sie stehen in 4gliedrigen, gegeneinander um 45 Grad verschobenen Quirlen, so dass der Zweig also mit 8 Reihen aufrecht bis leicht spreizenden Schuppenblättern bestanden ist. Die Wirtel folgen in so geringem Abstand aufeinander, dass je die unteren Blätter die nächst oberen gleicher Insertion zur Hälfte decken, was das araucarioide Aussehen der Zweiglein wesentlich erhöht. An einem solchen 15 cm langen Triebe wurden 95 Quirle gezählt. Das einzelne Schuppenblatt ist etwa 9 mm lang und 2 mm breit und kehrt gemäss seiner Stellung an der Achse seine morphologische Unterseite nach aussen, dem Lichte zu. Die morphologische Oberseite wendet sich also vom Lichte ab.

Die mehr buschige Jugendform von Callitropsis araucarioides Compton unterscheidet sich von der Folgeform hauptsächlich durch die langen, flachnadeligen Blätter, die von der Achse in einem Winkel von 45 Grad und mehr abstehen. Ihre Länge beträgt etwa 22 mm und die Breite 2 mm. Wie bei den Folgeblättern, so verläuft auch über ihren Rücken ein schwacher Kiel. Ihre Spitze ist gleichfalls etwas eingebogen, und wie diese sitzen sie mit breiter Basis in 4zähligen Wirteln um die zylindrische Achse. Die Internodien sind aber etwas grösser, so dass ein 15 cm langer Trieb nur 60 Quirle trägt (vgl. Compton, Pl. 27, Fig. 1 und 2).

Die Verzweigung erfolgt in prinzipiell gleicher Art wie bei der Folgeform, jedoch seltener. So erzeugt beispielsweise ein Zweigende bloss 8 kurztriebähnliche Schosse, die, weniger gehäuft und stärker von der Achse abstehend, den äussersten Ästen kein besenartiges, gebüscheltes Aussehen geben. Wie bei der Folgeform, so kann auch hier unter diesen Zweigen letzter Ordnung nicht zwischen Kurz- und Langtrieben unterschieden werden.

## Anatomie der Vegetationsorgane.

Ein Querschnitt durch das *Folgeblatt* gibt die erste Orientierung über seinen anatomischen Bau (vgl. Fig. 32). Die Mitte des Bildes nimmt das die Kontur des Blattes mehr oder weniger wiederholende Transfusionsgewebe ein. In diesem eingeschlossen liegen das einzige Leitbündel des Blattes sowie die 5, das Blatt der Länge nach durchziehenden Harzgänge. Gegen das umgebende photosynthetisch tätige Grundgewebe, dessen Zellelemente im allgemeinen rechtwinklig zur Oberfläche stehen, ist das Transfusionsgewebe durch eine deutliche Scheide abgegrenzt. Die Epidermis wird von einer zumeist einschichtigen Bastlage begleitet. Im Umriss ist das Blatt beinahe zweieckig. An der Basis beträgt seine Breite 255  $\mu$  und die Dicke 150  $\mu$ . Die entsprechenden Masse nahe der Blattspitze sind 145  $\mu$  und 90  $\mu$ .

Die Epidermis der morphologischen Ober- wie Unterseite weist durchaus den gleichen anatomischen Bau auf. Dies trifft auch für diejenigen Bezirke zu, wo die Blätter übereinander reichen und sich teilweise gegenseitig bedecken, für die bei verschiedenen andern Cupressaceen Klemm sowie Prause von der Norm abweichende Struktur der Epidermiszellen gefunden haben. An der planen, sehr stark verdickten Aussenmembran lassen sich deutlich 3 Schichten auseinanderhalten. Auf die Kutikula folgt die mit Kalziumoxalatkristallen reich inkrustierte Kutikularschicht, an die sich weiter innen die deutlich lamellös gebaute Zelluloseschicht fügt (vgl. Fig. 1). Die kristallführende Kutikularschicht misst im Querschnitt 4  $\mu$ , die Zelluloseschicht 5 bis 10  $\mu$ , so dass bei einer Gesamthöhe der Zelle von 25  $\mu$  für ihr Lumen noch 10 bis 15  $\mu$  übrig bleiben. Direkt unter der Kutikula liegen die grössten Kristalle. Sie sind von polygonalem Umriss und können eine Grösse bis zu 2,5  $\mu$  erreichen. Die 2,5  $\mu$  dicken Seitenwände tragen nahe der Basis der Zelle eine Reihe einfacher Tüpfel, durch die die benachbarten Zellen untereinander in Beziehung stehen. Die Innenmembran misst 2 µ und weist gleichfalls mit den Poren der darunterliegenden Bastfasern korrespondierende verdünnte Partien auf.

In der Flächenansicht stellen die Epidermiszellen in der Längsrichtung des Blattes gestreckte Rechtecke, oder solchen in der Form angenäherte Vielecke von 75 bis 125  $\mu$  Länge und einer durchschnittlichen Breite von 17  $\mu$  dar. Ihre Folge wird sowohl auf der Unter- wie Oberseite des Blattes von den in Längsreihen angeordneten Öffnungen der äusseren Atemhöhle der tief in die Epidermis eingelassenen Spaltöffnungen unterbrochen (vgl. Fig. 5). Ueber weite Strecken ziehen sich diese Reihen in grosser Regelmässigkeit dahin, um dann plötzlich aufzuhören und durch eine, gegen sie um einige Zellreihen versetzte Flucht abgelöst zu werden. Nur wenige, gewissermassen versprengte Öffnungen stehen ausserhalb der Reihen. Gewöhnlich sind die hintereinander liegenden Spalten, die eine Länge von 12  $\mu$  und eine Breite von 5  $\mu$ besitzen, nur durch eine einzige, in der Fläche trapezförmige 25  $\mu$  lange und 20  $\mu$  breite Zelle getrennt, während sie seitlich durch mindestens drei Zellreihen geschieden werden. Die Breite der Nebenzellen beträgt 25 µ. Die Verteilung der mit ihrer Längsachse parallel zur Längserstreckung des Blattes gestellten Spalten weist insofern eine Eigentümlichkeit auf, als auf der Ober- wie Unterseite die Mittelrippenpartie und ein diese links und rechts begleitender Streifen frei von Stomata ist. Das gleiche trifft für eine schmale, den Blattsaum bildende Zone zu. In dem dazwischenliegenden Gebiet ist aber, von der Basis bis zur Spitze des Blattes, die Verteilung der Spaltöffnungen eine durchaus gleichmässige. Auf mittlerer Höhe kommen in einem solchen Streifen 5 bis 7 Reihen von Spalten vor.

Ein Querschnitt durch die Epidermis zeigt den für Gymnospermen typischen Bau der Schliesszellen des Spaltöffnungsapparates (vgl. Fig. 1). Durch ihre Versenkung ist eine äussere Atemhöhle von bis 25 u Tiefe und 5  $\mu$  Breite entstanden, deren Mündung von einem 5  $\mu$  hohen Ringwall der Nebenzellen umrandet wird. Nach innen öffnet sich die Spalte in eine durch Auseinanderweichen darunterliegender Palisaden entstandene innere Atemhöhle. Die Höhe der Schliesszelle beträgt 12  $\mu$ und ihre Breite 10 µ. Ihre Verlagerung in die Tiefe verrät neben der starken Verdickung der Aussenmembran der gewöhnlichen Epidermiszellen den xerophytischen Charakter des Blattes. Wachs, das nach Klemm, Prause sowie Feustel für sämtliche Vertreter der Cupressaceen bezeichnend ist, konnte ich an dem mir vorliegenden Herbarmaterial nicht in den kleinsten Spuren feststellen. Der Umstand, dass Compton, der die Art aufstellte, nichts von Wachsbildung der Oberhaut erwähnt, bestärkt mich in der Ansicht, dass Callitropsis araucarioides Compton hierin vielleicht doch eine Ausnahme bildet. Es ist wohl kaum denkbar, dass alles Wachs durch das Sublimatisieren und die weitere Präparation entfernt wurde. In den äussern Atemhöhlen müssten sich sicher noch Reste von Wachs finden, wenn solches überhaupt vorhanden war.

Wie die Epidermis auf den xerophilen Charakter des Blattes von Callitropsis araucarioides Compton hinweist, so tut dies auch das *Hypoderm*, das in einer einschichtigen Lage von Bastzellen die Oberhaut in ihrer gesamten Ausdehnung innen begleitet. Ihr Mantel wird in der Regel nur im Bereiche der Spaltöffnungsreihen unterbrochen, wo unter den Stomata die inneren Atemhöhlen sich finden oder zwischen einander

### Fig. 1.

Querschnitt durch die Epidermis und das Mesophyll des Schuppenblattes der Folgeform. a = äussere Atemhöhle, i = innere Atemhöhle, s = Schliesszellen, k = mit Kristallen von Kalziumoxalat inkrustierte Kutikularschicht, z = Zelluloseschicht, b = Bast, f = wasserspeichernde Füllzellen, p = photosynthetisch tätige Palisaden. Vergr. zirka 270.

## Fig. 2.

## Längsschnitt durch das Transfusionsgewebe. t = Tüpfel, b = balken- und zapfenförmige Wandverdickung. Vergr. zirka 200.

#### Fig. 3.

## Tüpfel des Transfusionsgewebes. Vergr. zirka 500.

## Fig. 4.

Querschnitt durch die Mittelrippenpartie des Schuppenblattes der Folgeform. p = photosynthetisch tätige Palisaden, f = wasserspeichernde Füllzellen, a = Ableitungsgewebe, t = Transfusionsgewebe, d = Drüsenzellen, h = Harzgang. Vergr. zirka 180.

#### Fig. 5.

Flächenansicht der oberen Epidermis des Schuppenblattes der Folgeform. e = gewöhnliche Epidermiszellen, a = Mündung der äusseren Atemhöhle. Vergr. zirka 330.

#### Fig. 6.

Querschnitt durch das Keimblatt. e = Epidermis, b = Bast, m = Mesophyll, l = Leitbündel, t = Transfusionsgewebe. Vergr. zirka 50.

## Fig. 7.

Querschnitt durch eine Oberflächenpartie des Keimblattes. e = Epidermis, p = photosynthetisch tätige Zellen, f = wasserspeichernde Füllzellen, b = Bast.Vergr. zirka 200.

### Fig. 8.

Querschnitt durch ein auf die Kotyledonen folgendes Blatt. h = Harzgang, l = Leitbündel, m = Mesophyll. Vergr. zirka 50.



sich folgenden Spalten Palisaden bis zur Epidermis vorstossen (vgl. Fig. 1). Auf kurze, kaum über zwei Bastzellen breite Strecken erscheint das Hypoderm bald hier bald dort zweischichtig. In den meisten Fällen dürfte aber diese Zweischichtigkeit darauf zurückzuführen sein, dass an diesen Stellen Bastfasern auskeilen. Selbst am Blattrand ist das Unterhautgewebe vorwiegend einschichtig, allerdings verbunden mit einer beträchtlichen Vergrösserung des rechtwinklig zur Oberfläche stehenden Durchmessers der Bastfasern. Die beiden Durchmesser stehen im Verhältnis 1:2. Daneben kommt auf bis über sieben Zellen lange Strecken eigentliche Zweischichtigkeit vor. Die Bastfasern weisen bei einem Querschnitt von 12 bis 15  $\mu$  Mächtigkeit eine Länge von bis 400  $\mu$  auf. Ihre Wanddicke beträgt 5  $\mu$  und mehr, so dass das Lumen auf ein Minimum zurückgedrängt ist. Unter sich stehen die Zellen durch miteinander korrespondierende, einfache Tüpfel in Verbindung.

Die Orientierung über das unter dem Hypoderm folgende Mesophyll lässt sich am besten an Hand eines ungefähr durch die Mitte des Blattes geführten Querschnittes erzielen (vgl. Fig. 32). Dieser zeigt die Differenzierung des *Mesophylls* in drei nach ihrer Funktion verschieden gestaltete Arten von Parenchym : in das Palisaden-, Zuleitungs- und Ableitungsparenchym. Der Photosynthese dient ein Palisadengewebe, das bei Callitropsis araucarioides Compton allerdings nicht wie Klemm, Prause sowie Feustel als für die Cupressaceen typisch angeben, nur auf der morphologischen Unterseite des Blattes vorkommt. Sein Bau ist isolateral; ja an der Basis übertrifft das Assimilationsparenchym der Oberseite, vor allem in der Mittelrippenpartie, sogar das der Unterseite um das doppelte. Die entsprechenden Masse lauten auf 600  $\mu$  und 300  $\mu$ . In höher gelegenen Schnitten allerdings besteht in der Mächtigkeit der Gewebe der beiden Seiten kein grosser Unterschied mehr. Die Zahlen sind 270  $\mu$  und 220  $\mu$ .

Das Assimilationsparenchym setzt sich aus zylinderförmigen, mitunter auch schwach armförmig verzweigten Palisaden zusammen (vgl. Fig. 10 und 11). In der Mittelrippenpartie basaler Querschnitte können auf der Unterseite zwei und auf der Oberseite bis vier Lagen solcher festgestellt werden. Nach der Seite wie nach der Spitze hin, wo die Entfaltung des Grundgewebes naturgemäss geringer wird, reduziert sich ihre Zahl allmählich auf eine. Überall stehen die Palisaden senkrecht zur Oberfläche des Blattes und somit auch senkrecht zu dem die Umrisse des Blattes im grossen und ganzen wiederholenden Transfusionsgewebe. An Interzellularen ist das Assimilationsparenchym verhältnismässig arm. Sie beschränken sich auf enge Spalten. Was an ihm aber besonders auffällt ist, dass es aus zwei Arten von Zellen besteht. Die einen schlank und schmal, an ihren Enden hin und wieder schwach armförmig verzweigt, weisen reichlich Chlorophyll und den übrigen plasmatischen Inhalt auf. Die anderen, gleichfalls dünnwandig, scheinen vollständig leer zu sein und zeigen plumpere, bisweilen fast tonnenförmige Gestalt. Die ersteren dienen offenbar vornehmlich der Photosynthese und sekundär der Speicherung der Assimilate in Form von Öl, sowie der Ableitung der Assimilate, während die letzteren vielleicht Wasserreservoirs darstellen. Sicher lässt sich dies am getrockneten Material allerdings nicht nachweisen, weswegen ich sie vorsichtshalber mit einem indifferenten Namen als Zwischen- oder Füllzellen bezeichnen möchte. Ihre Wand ist zart, was bei der Lage zwischen turgeszenten Zellen des eigentlich photosynthetisch tätigen Gewebes für sie zur Annahme eines lebenden Protoplasten führt. Dieser dürfte in Form eines dünnen Wandbelages die Zellen ausgekleidet haben, während das Innere von einer mit klarem Zellsaft gefüllten Vakuole eingenommen wurde. Als einziger Beweis eines solchen Plasmaschlauches, der mit chemischen Mitteln nicht mehr eindeutig zu belegen ist, können wohl die zahlreichen Proteïnkörner gelten, die der Membran dieser Zellen innen gewissermassen ankleben. Sie messen 2 bis 3  $\mu$ . So erscheint die Bedeutung der Füllzellen als Wasserspeicher ziemlich gesichert, zumal ich Zellen, wie sie eben geschildert wurden, im Zuleitungsgewebe von Thuja occidentalis L. und Thuja plicata Don feststellen konnte. Prause sah diese als Schleimzellen an und erwähnt solche auch für Thuja Standishii (Gord.) Carr. Damit ist die Zahl der xerophytischen Merkmale um ein weiteres vermehrt. Sekundär mögen diese Wasserbehälter vielleicht, namentlich wo sie bis unter die Oberhaut vorstossen, auch im Dienste der Durchleuchtung des Blattinneren stehen. Mit ihnen wäre, nach der Literatur zu schliessen, im Mesophyll von Callitropsis araucarioides Compton eine Zellart festgestellt, die bei den Cupressaceen bis anhin nicht beobachtet ist. Was nun die Verteilung dieser beiden Zellelemente, der spezifisch photosynthetisch tätigen Palisaden und der sogenannten Füllzellen betrifft, so ist zu sagen, dass sie das Grundgewebe gewissermassen gegenseitig durchdringen und einen prozentual ungefähr gleichen Anteil an seinem Aufbau nehmen, im Gegensatz zu Thuja occidentalis L. und Thuja plicata Don, wo die Füllzellen im Vorkommen sich auf das Zuleitungsparenchym beschränken und nicht bis zum Hypoderm und zur Epidermis vordringen. Die Füllzellen von Callitropsis araucarioides Compton werden bis 200  $\mu$  lang und bis 60  $\mu$  breit. Ihnen stehen in der Länge die photosynthetischen Palisadenzellen nicht nach, nur sind sie bedeutend schmäler, nur 25 bis 30 µ breit.

In den Flanken, da, wo das Palisadenparenchym der Ober- und Unterseite des Blattes sich nähert, ziehen vom Transfusionsgewebe nach dem Blattrand, mit ihrer Längsachse in dieser Richtung orientierte Palisaden und scheiden so in der Horizontalen die beiden Streifen des Grundgewebes (vgl. Fig. 10). Wie ihr Chlorophyllreichtum verrät, üben sie die Photosynthese aus. In erster Linie liegt ihre Bedeutung aber in

## Fig. 9.

Schematischer Querschnitt durch das Nadelblatt der Jugendform. a = Ableitungsgewebe, l = Leitbündel, h = Harzgang, t = Transfusionsgewebe, e = Epidermis, b = Bast, p = Palisadengewebe, z = Zuleitungsgewebe. Vergr. zirka 45.

## Fig. 10.

Querschnitt durch die Randpartie des Schuppenblattes der Folgeform. b = Bast, e = Epidermis, f = wasserspeichernde Füllzellen, p = photosynthetisch tätige Palisaden, z = Zuleitungsgewebe, t = Transfusionsgewebe, h = Harzgang, a = Ableitungsgewebe. Vergr. zirka 80.

## Fig. 11.

Querschnitt durch die mittlere Partie des Schuppenblattes der Folgeform. e = Epidermis, b = Bast, p = photosynthetisch tätige Palisaden, f = wasserspeichernde Füllzellen, a = Ableitungsgewebe, t = Transfusionsgewebe. Vergr. zirka 80.

#### Fig. 12.

Querschnitt durch eine papillöse Epidermispartie des Fruchtblattes, p = papillöse Epidermiszellen, s = Stereïden. Vergr. zirka 130.

## Fig. 13.

A. Same. n = Nabel. Vergr. zirka 3. B. Schematischer Querschnitt durch den Samen. f = Flügelleiste, w = Würzelchen, s = Speichergewebe, h = Harzgang.Vergr. zirka 12. C. Schematischer Längsschnitt duch den Samen. n = Nabel, k = Kotyledonen, s = Speichergewebe. Vergr. zirka 8. D. Durchschnitt durch die Samenschale. E. Querschnitt durch den Kotyledo. F. Querschnitt durch das Würzelchen. G. Querschnitt durch das Speichergewebe. H. Flächenansicht der Samenschale. E. bis H. Vergr. zirka 20.

#### Fig. 14.

Querschnitt durch ein Schuppenblatt des ersten auf die weibliche Blüte folgenden Quirls. s = Schwammparenchym, h = Harzgang, l = Leitbündel, t = Transfusionsgewebe. Vergr. zirka 30.

## Fig. 15.

Querschnitt durch ein Schuppenblatt des zweiten auf die weibliche Blüte folgenden Quirls. p = Palisadenparenchym, t = Transfusionsgewebe, h = Harzgang, s = Schwammparenchym, l = Leitbündel. Vergr. zirka 30.

#### Fig. 16.

Querschnitt durch ein Schuppenblatt des dritten auf die weibliche Blüte folgenden Quirls. h = Harzgang, p = Palisadenparenchym, a = Ableitungsgewebe, l = Leitbündel. Vergr. zirka 30.



der Leitung der Assimilate nach innen, die sie vom beiderseits sich anschmiegenden, nicht direkt an das Transfusionsgewebe angrenzenden Mesophyll zugeführt erhalten. Danach wäre diese Gewebeschicht als Zuleitungsparenchym zu bezeichnen. Seine Elemente sind oft trichterförmig oder schwach armförmig gestaltete Palisaden. Radiär angeordnetes Zuleitungsgewebe, wie es Klemm, Prause und Feustel für die Cupressaceen angeben, tritt bei Callitropsis araucarioides Compton nicht auf, so dass das Blatt auch in dieser Hinsicht eine Sonderstellung einnimmt.

Als dritte Zellart des Mesophylls umschliesst das sogenannte Ableitungsparenchym in einschichtiger Lage das Transfusionsgewebe in Form einer lückenlosen Scheide (vgl. Fig. 4 und 10). Seine Zellen sind nicht, wie Klemm, Prause und Feustel für die übrigen Cupressaceen angeben, in der Länge des Blattes gestreckt, sondern viel eher isodiametrisch, von im Mittel 45  $\mu$  Durchmesser. Stets enthalten sie Chlorophyll und stehen nach aussen gemäss ihres Charakters mit zwei bis drei Palisaden oder Füllzellen in Beziehung. Prause gibt für Cupressaceen an, dass diese Scheide dem Transfusionsgewebe in den Stamm hinab folge, um sich hier mit den Scheiden der andern Blätter zu einem Ableitungssystem zu vereinigen. Wenn dem so ist, so bildet hierin Callitropsis araucarioides Compton wieder eine Ausnahme, indem weder das Transfusionsgewebe noch seine Scheide über die breite Ansatzfläche hinaus in die Achse hinein verlaufen (vgl. Fig. 30).

Das stark entwickelte Transfusionsgewebe wiederholt mitten im Mesophyll im grossen und ganzen die Gestalt des Blattes (vgl. Fig. 32). Nur auf der morphologischen Oberseite weicht es von dieser etwas ab, indem hier seine Begrenzung gegenüber dem Palisadenparenchym fast gerade verläuft, während die Oberfläche an der Basis stark, weiter oben schwach, jedoch immerhin deutlich gewölbt ist. So bildet das Transfusionsgewebe auf dem Querschnitt ein mit der Grundlinie nach oben gekehrtes gleichschenkliges Dreieck von einer Höhe bis zu 480 µ. Es umschliesst das in der Medianen, nahe seinem oberen Ende gelegene, einzige und unverzweigte Leitbündel sowie einen dieses unten begleitenden mittleren Harzgang und je zwei seitliche Harzkanäle. Wie bereits erwähnt, geht das Transfusionsgewebe nicht, wie Scheit für andere Arten angibt, auf die Achse über, sondern beschränkt sich auf den Bereich des Blattes, wo es Leitbündel und Harzgänge umscheidet. Ein derart massiges Transfusionsgewebe kommt, nach der Literatur zu schliessen, bei Cupressaceen nur selten vor. Bei wenigen Spezies der Gattungen Actinostrobus Miq. und Cupressus L. liegt das Leitbündel vollständig in diesem eingebettet. Unter Cupressaceen mit schuppenförmigen Blättern weicht das Transfusionsgewebe nach Klemm allein bei Fitzroya patagonica J. D. Hook. und Libocedrus tetragona (Hook.) Endl. seitlich nicht vom Leitbündel ab. Bei letztern beiden Arten ist

— 135 —

es zwar nur sehr spärlich ausgebildet und reicht nicht bis zur Blattbasis hinab. Im übrigen ist die Variation im Transfusionsgewebe innerhalb der Familie sehr gross.

Die Elemente des Transfusionsgewebes sind im Querschnitt polygonale Tracheïden, die lückenlos aneinander schliessen und in Längsreihen dahinziehen (vgl. Fig. 4). Ihre verdickten, 3 bis 4  $\mu$  starken Membranen zeigen Holzreaktion. Die längsten Tracheïden befinden sich in der Nähe des Leitbündels. Je weiter sie von diesem abliegen, um so kürzer werden sie im allgemeinen. Bei einem mittleren Querdurchmesser von 35  $\mu$  schwankt ihre Länge innerhalb 150 und 250  $\mu$ . Übergänge zwischen den Tracheïden des Leitbündels und denen des Transfusionsgewebes, wie sie Klemm für Cupressaceen angibt, kommen bei Callitropsis araucarioides Compton nicht vor. Die Begrenzung dieser beiden Gewebe ist durchaus scharf. Als charakteristisch für die Transfusionstracheïden muss jedoch ganz besonders die Art der Verdickung ihrer Membranen vermerkt werden (vgl. Fig. 2). Sie besteht aus Hoftüpfeln, von deren schwach angeschwollenem Wallrand stabförmige Verdickungen in das Lumen der Zelle ragen, wo sie frei enden oder die Zellichtung ganz durchsetzen, um sie als Querbalken zu überbrücken und mit der gegenüberliegenden Wand zu verschmelzen. Doch ist es durchaus nicht gesagt, dass diese leistenförmigen Streben nicht auch an der gewöhnlich verdickten Wand ihren Ursprung nehmen können.

Diese Struktur der Transfusionstracheïden scheint nicht nur für Callitropsis araucarioides Compton typisch zu sein. Klemm fand Hoftüpfel mit wurzelförmigen Fortsätzen auch bei Vertretern der Gattungen Actinostrobus Miq., Cupressus L., Callitris Vent., Juniperus Tourn. sowie bei Thuja orientalis L. und Libocedrus decurrens Torrey. Allererste Ansätze solcher Gebilde zeigen Widdringtonia cupressoides (L.) Endl. und Widdringtonia juniperoides (L.) Endl. in Form von schwachen Anschwellungen der Wallränder, wogegen das andere Extrem, ausgesprochene, die Zelle durchsetzende Querbalken, Klemm allein bei Callitris quadrivalvis Vent. = Tetraclinis articulata (Vahl) Masters beobachtete. Was die Entwicklung dieser Hoftüpfel anbelangt, so dürfte, nach dem anatomischen Befund zu schliessen, Zimmermann, der sie gleichfalls bei Cupressaceen studierte, entschieden im Irrtum sein.

Über die Bedeutung des Transfusionsgewebes bei den Koniferen herrscht unter den verschiedenen Autoren eine Meinung. Es wird als ein vermittelndes Glied zwischen dem hauptsächlich der Leitung des Wassers dienenden und dem dieses konservierenden Gewebe aufgefasst, würde also die Wasserleitung im Blatte erleichtern und so gewissermassen die fehlenden Seitennerven ersetzen. Bei Annahme einer solchen Funktion wird es durchaus verständlich, dass beim Schuppenblatt von Callitropsis araucarioides Compton, wo das Mesophyll reich mit offen-

#### Fig. 17.

A. bis E. Von der Basis bis zum Nabel aufeinanderfolgende Querschnitte durch ein inneres Fruchtblatt. F. Querschnitt durch den Nabel. G. und H. Querschnitte durch den Mukro. m = mittleres Leitbündel, s = akzessorische, seitliche Leitbündel, h = Harzgang, p = papillöse Epidermis, t = Transfusionsgewebe. Vergr. zirka 20.

## Fig. 18.

Tangentialer Längsschnitt durch das Holz. m = Markstrahl, t = getüpfelte Wandung der Tracheïden. Vergr. zirka 180.

#### Fig. 19.

Querschnitt durch die Achse. m = Markstrahl, b = Bast, s = Siebröhren, p = Parenchymzellen, k = Kambium, h = Holz. Vergr. zirka 160.

## Fig. 20.

Querschnitt durch die sekundäre Rinde. s = Siebröhre, p = Parenchymzelle, b = Bast, r = radiäre, verdickte, mit Kristallen von Kalziumoxalat inkrustierte Membran. Vergr. zirka 320.

#### Fig. 21.

## Tüpfel des Holzes. Vergr. zirka 320.

## Fig. 22.

Radialer Längsschnitt durch die sekundäre Rinde mit eingetretener hysterogener Differenzierung in den Parenchymzellen. b = Bastfaser, s = kollabierte Siebröhren, <math>p = hysterogene Teilungen in einer Parenchymzelle. Vergr. zirka 350.

## Fig. 23.

Querschnitt durch die sekundäre Rinde nach erfolgter hysterogener Differenzierung. p = Phellogen, s = kollabierte Siebröhren, b = Bastfasern, f = aus den hysterogenen Teilungen der Parenchymzellen hervorgegangenes Füllgewebe. Vergr. zirka 200.

137 Fig. 18. Fig. 17. E. W A. 1 m F. B. h 3 XIII WM WW C. Fig. 23. m G. D. Η. m 5 Fig. 22. Fig. 19. Fig. 20. 6 S S 6 C Fig. 21.

bar wasserspeichernden Zellen, den sogenannten Füllzellen, durchsetzt ist, das Transfusionsgewebe eine derart kräftige Entfaltung zeigt. Daneben dürfte das Transfusionsgewebe sicher auch mechanische Bedeutung besitzen. Seiner Mächtigkeit entspricht es, dass im Mesophyll Stereïden, die bei manchen Cupressaceen zu beobachten sind, fehlen.

In genetischer Hinsicht stehen sich bezüglich des Transfusionsgewebes zwei verschiedene Meinungen gegenüber. Worsdell leitet es vom Parenchym des Grundgewebes ab, während Bernard es als Abkömmling des Xylems des Leitbündels erklärt. Die Befunde an Callitropsis araucarioides Compton gestatten in dieser Frage keine Entscheidung, doch neige ich, da Übergänge zwischen Xylemtracheïden und Tracheïden des Transfusionsgewebes nicht festgestellt wurden, eher der ersteren Ansicht zu.

Das Leitbündel liegt im Transfusionsgewebe und ist dessen oberer Grenze sehr genähert (vgl. Fig. 4). Nur ein bis drei Zellschichten trennen es vom darüber befindlichen Mesophyll. Die konvexe, vom Xylem eingenommene Partie weist auf dem Querschnitt eine von aussen vordringende Kerbe auf, die das Holz des Leitbündels in zwei Hälften trennt. Seine in Reihen angeordneten Elemente bestehen aus Spiralund Ringtracheïden von im Mittel 7 µ Durchmesser. In radiärer Richtung beschränkt sich das Xylem auf etwa drei Zellagen von zusammen 25 µ Ausmass. Gerade doppelt so mächtig ist das Phloem des geschlossenen, also nicht sekundär in die Dicke wachsenden Leitbündels. Seine Struktur kann an Hand des vorliegenden Herbarmaterials nicht mehr genau ermittelt werden, da es stark kollabiert ist. Immerhin lässt sich noch deutlich eine radiäre Anordnung seiner Elemente erkennen. Nach Prause sind dies bei den Cupressaceen in konzentrischen Schichten abwechselnd auftretende Siebröhren, Phloemparenchymzellen und Bastfasern. Einzig die innerhalb des Phloems gelegenen radiären Bastreihen erhielten sich noch einigermassen und waren nachzuweisen. Von diesen, im Phloem selbst gelegenen Bastfasern ist der den Siebteil aussen begleitende Bast scharf zu unterscheiden. Er befindet sich zumeist auf den Flanken des äusseren, konkaven Randes und besteht aus 5 bis 6 im Querschnitt etwa 15 µ messenden Fasern. Nach Prause ist dieser, das Phloem begrenzende Bast für die Gattungen Juniperus Tourn., Actinostrobus Miq., Callitris Vent. sowie Thuja orientalis L. charakteristisch.

Ausser dem Leitbündel führt das Transfusionsgewebe noch fünf schizogen entstandene *Harzgänge*, einen medianen und in seiner Flanke je zwei seitliche (vgl. Fig. 32). Der mittlere Harzgang grenzt mit seiner Scheide direkt an den konkaven Phloemteil des Leitbündels und begleitet diesen von der Basis bis zu der Spitze des Blattes. Vom unteren Rande des Transfusionsgewebes trennen ihn etwa fünf Lagen Tracheïden (vgl. Fig. 4). Wie zu erwarten, ist der mediane Harzgang

am weitesten und der zu äusserst liegende am engsten. Auf einem tiefgeführten Blattquerschnitt ergibt sich für den mittleren ein Durchmesser von 150  $\mu$ , für den nächstäusseren ein solcher von 120  $\mu$ , und für den äussersten beträgt er 90 µ. Je weiter sie in das Blatt vordringen, um so enger wird ihre Lichtung. Jeder Harzkanal wird von einer doppelten Wandung umschlossen: von der aus Zellen mit verdickter Membran bestehenden Scheide, welcher innen in Form eines Epithels die eigentlichen Sekretzellen folgen. Diese sind ausserordentlich zartwandig, prall mit Plasma gefüllt und gegen das Lumen des Ganges vorgewölbt. Auf dem Wege nach der Blattspitze verschwinden mit dem Schmälerwerden von Blatt und Transfusionsgewebe sukzessiv die seitlichen Harzgänge, zunächst der äusserste und dann der innere. Bis zur Blattspitze dringt allein der mediane Harzgang vor. Eigenartig ist das Verhalten der Harzgänge in der Blattbasis. Während die lateralen im Bereiche der Insertion des Blattes, im Blattpolster blind endigen, dringt der mediane Harzgang, das Leitbündel und später den Leitzylinder der Achse begleitend in die Rinde ein und läuft in dieser durch das Internodium bis zur Abzweigungsstelle des nächstunteren Blattes gleicher Insertion hinunter, um dort gleichfalls blind zu endigen. Vorher aber hat er sich an der Stelle, wo das Blatt von der Achse abbiegt, verzweigt und einen blinden Ast nach unten, in das Blattpolster abgegeben (vgl. Fig. 30). So zeigt denn ein medianer Längsschnitt durch diese basale Partie zwei Harzgänge übereinander. Die Verhältnisse bezüglich Verlauf und Zahl der Harzgänge müssen, nach Klemm und Prause zu schliessen, bei den Cupressaceen ausserordentlich vielgestaltig sein.

Der anatomische Bau der *Jugendblätter* unterscheidet sich trotz der äusserlich differenten Gestalt nicht prinzipiell von dem der Folgeblätter, nur dass er weniger massig ist (vgl. Fig. 9).

Die Struktur der Epidermiszellen ist derjenigen der Folgeblätter vollständig gleich; doch sind sie bedeutend kleiner. Ihre Höhe beträgt 20 bis 25  $\mu$ . Von ihr entfallen 10  $\mu$  auf die äussere, verdickte Wandung und 10  $\mu$  auf das eigentliche Lumen der Zelle. In der Flächenansicht werden die in Längsreihen angeordneten, in der Richtung ihres Organs liegenden Zellen im Bereich der Mittelrippe bis 150  $\mu$  lang und 20  $\mu$ breit. Nach dem Rande des Blattes hin sind sie beträchtlich kleiner, nur bis 100  $\mu$  lang und 15  $\mu$  breit.

Die Spaltöffnungen befinden sich in Reihen in den zwischen der Mittelrippenpartie und dem Blattrand eingeschlossenen Längsstreifen. Doch ist im Gegensatz zum Folgeblatt die Zahl der Spalten auf der Unterseite beträchtlich grösser als auf der Oberseite. Bei ungefähr gleicher Breite von stomatafreiem Mittelfeld und Randzone entfallen im unteren Drittel des Blattes auf jeden Längsstreifen der Unterseite bis 10 Spaltöffnungsreihen und nur etwa 4 auf die Oberseite. In höheren

## Fig. 24.

A. bis C. Von der Basis bis unterhalb des Nabels aufeinanderfolgende Querschnitte durch ein äusseres Fruchtblatt. D. Querschnitt durch den Mukro. m = mittleres Leitbündel, i = Leitbündel der inneren Reihe, h = Harzgänge, t = Transfusionsgewebe. Vergr. zirka 20.

#### Fig. 25.

A. Männliche Blüte am Ende eines Zweiges der Jugendform. Vergr. zirka 1,5.
B. Pollenkorn. Vergr. zirka 1500. C. Sporophyll von der Seite gesehen. s = hypopetaler Schild, a = Blütenachse. Vergr. zirka 3. D. Sporophylle der verschiedenen Quirle von aussen gesehen. Vergr. zirka 3.

## Fig. 26.

A. Sporangium in der Flächenansicht. Vergr. zirka 20. B. Sporangium im Längsschnitt. Vergr. zirka 20. C. Sporangiumwandung in der Flächenansicht. Vergr. zirka 180. D. Sporangiumwandung in der Flächenansicht bei tiefer Einstellung des Mikroskopes. Vergr. zirka 200. E. Querschnitt durch die Sporangiumwandung. v = u-förmige Verdickungsleisten. Vergr. zirka 180.

## Fig. 27.

Tangentialer Längsschnitt durch die sekundäre Rinde. m = Markstrahl, b = Bastfaser, w = Wandverdickung der Bastfaser. Vergr. zirka 350.

Fig. 28.

Radialer Längsschnitt durch die sekundäre Rinde. s = Siebröhre, p = Paren-chymzelle, b = Bastfaser. Vergr. zirka 350.

Fig. 29.

Schematischer Querschnitt durch die Achse. h = Harzgang der sekundären Rinde, k = Kambium, s = Markstrahl, r = Rinde mit hysterogener Differenzierung des Gewebes, p = Phellogen. Vergr. zirka 15.



Bezirken, wo auf der Oberseite je nur noch eine Reihe von Stomata übrigbleibt, weist die entsprechende Partie der Unterseite noch deren 4 bis 5 auf. Der Bau der versenkten Spaltöffnungsapparate und Schliesszellen ist dem der Folgeblätter durchaus gleich. Bei einer Breite von 10  $\mu$  weist die äussere Atemhöhle eine Tiefe von 15  $\mu$  auf.

Nach innen folgt auf die Epidermis das einschichtige Hypoderm. Nicht wie bei den Folgeblättern begleitet es die Oberhaut auf ihrer ganzen Ausdehnung, sondern lässt auf der Unterseite des Blattes die beiden seitlichen, von Spaltöffnungen bestandenen Zonen, frei (vgl. Fig. 9). Auf der Oberseite einzig von den Stomata durchbrochen, tritt es am Rande auf die Unterseite über, um bei der ersten Spaltenreihe abzubrechen und erst im Mittelfeld wieder aufzutreten. Nur selten finden sich zwischen den Spaltöffnungsreihen der Unterseite vereinzelte Bastfasern. Sie messen im Querschnitt etwa 12  $\mu$ .

Wie bei den Folgeblättern, so gliedert sich auch bei den Jugendblättern das Mesophyll in ein der Photosynthese und der Wasserspeicherung dienendes Palisadengewebe, ein die Flanken innnehaltendes Zuleitungsgewebe und ein Ableitungsparenchym, das das zentrale Transfusionsgewebe umscheidet (vgl. Fig. 9). Der Unterschied liegt wieder allein in der Mächtigkeit des Grundgewebes. Einzig in einem mittleren Streifen der Oberseite ist das Palisadengewebe zweischichtig; sonst besteht es durchwegs nur aus einer Lage. Dort beträgt denn auch die Dicke des Mesophylls 180  $\mu$  gegenüber 100  $\mu$  auf der Unterseite. Die photosynthetisch tätigen Palisaden messen in der Länge bis 90  $\mu$  und in der Breite 30  $\mu$ . Die wasserspeichernden Füllzellen sind dagegen durchwegs breiter und nehmen namentlich im seitlich des Transfusionsgewebes gelegenen Mesophyll sack- bis tonnenförmige Gestalt an. Nachstehende Zahlen geben die Dimensionen von drei verschiedenen Füllzellen wieder :  $110 \ \mu \times 45 \ \mu$ ;  $150 \ \mu \times 75 \ \mu$ ;  $100 \ \mu \times 75 \ \mu$ . Im übrigen gilt das bereits bei Folgeblättern Ausgeführte (vgl. Fig. 33).

Die Mitte des Blattes nimmt das die Umrisse im grossen und ganzen wiederholende Transfusionsgewebe ein (vgl. Fig. 9). Es umscheidet das Leitbündel und den in der konkaven Phloempartie eingebetteten Harzgang vollständig. Im Gegensatz zum Folgeblatt mit seinen 5 Harzgängen kommt hier nur ein Harzgang vor. Er und das Leitbündel beanspruchen fast die ganze, 225  $\mu$  betragende Höhe des Transfusionsgewebes. Eine einzige Tracheïdenschicht trennt sie oben und unten von dem nach aussen folgenden Assimilationsparenchym. Die Transfusionstracheïden besitzen denselben Bau wie die der Folgeblätter. Dasselbe trifft auch für das Leitbündel zu. Es fehlen ihm einzig die den Rand des Phloems begleitenden Bastfasern. Der Harzgang ist breiter als hoch. Die Masse lauten 150  $\mu \times 80 \mu$ . Interessanterweise gestaltet sich der Verlauf dieses medianen Harzganges nach der Achse hin durchaus gleich wie in den Folgeblättern (vgl. Fig. 30). Im Blattpolster treten

142 -

sogar die bei diesen beobachteten seitlichen Harzgänge auf, allerdings nur, um im Bereich, wo das Blatt von der Achse sich abhebt, bereits wieder zu verschwinden.

Der Same von Callitropsis araucarioides Compton keimt mit 2 Kotyledonen (vgl. Taf 1, Abb. 2). Die Keimblätter, die mir für die Untersuchung zur Verfügung standen, stammen von im Warmhaus des Botanischen Gartens der Universität Zürich aus Samen gezogenen Keimlingen. Sie sind bei 15 mm Länge 2 mm breit und stehen mehr oder weniger waagrecht ab. Ihre Dicke beträgt 300  $\mu$ .

Die Epidermiszellen besitzen eine schwach uhrglasartig gewölbte Aussenmembran von 8  $\mu$  Stärke (vgl. Fig. 7). Während bei den Jugendund Folgeblättern die Seitenwände verdickt waren, bleiben sie hier dünn. Die Höhe der Zelle beträgt 15  $\mu$ . In der Flächenansicht werden die beinahe rechteckigen Zellen bis 75  $\mu$  lang und 15  $\mu$  breit. Die Spaltöffnungen sind versenkt und treten in Reihen sowohl auf der Unter- wie auf der Oberseite der Kotyledonen auf.

Der Oberhaut folgt nach innen nicht eine geschlossene Bastlage, wie dies bei Jugend- und Folgeblättern der Fall ist. Die 25  $\mu$  dicken Bastfasern stehen im Querschnitt einzeln, seltener in Gruppen von 2 bis 3 Fasern, ungefähr gleichmässig auf die Unter- und Oberseite der Kotyledonen verteilt (vgl. Fig. 6). Stets verstärken jedoch 3 bis 4 aneinanderschliessende Bastfasern den Blattrand.

Im Mesophyll lassen sich die drei bekannten Schichten : Assimilations-, Zuleitungs- und Ableitungsparenchym auseinanderhalten. Das erstere setzt sich jedoch nicht aus Palisaden zusammen, sondern besteht aus einem eigentlichen Schwammgewebe (vgl. Fig. 6). Die photosynthetisch tätigen Zellen und Füllzellen liegen im Querschnitt zerstreut.

Das Transfusionsgewebe umschliesst in einer einzigen Lage von Tracheïden das Leitbündel. Am kräftigsten ist es in dessen Flanken entwickelt, wo es sich etwa aus sechs Tracheïden zusammensetzt. Das Phloem begleitende Bastfasern fehlen. Ebenso kommt in den Kotyledonen kein Harzgang vor. Erst in den auf diese folgenden Nadeln, die im anatomischen Bau den Kotyledonen noch gleichen, tritt ein, die Unterseite des Blattes vorbuchtender Harzgang auf (vgl. Fig. 8). Das jüngste, 18 mm lange und 1 mm breite, 16 Internodien von den Kotyledonen entfernte Blatt dieser Keimpflanze zeigt noch durchaus gleichen Bau wie das erste. Einzig in der Verteilung der Spaltöffnungen und in der Ausbildung des Hypoderms hat es die bereits beschriebenen Verhältnisse der Jugendblätter übernommen. Das Mesophyll bleibt jedoch noch ein Schwammparenchym. Wann die Palisaden erscheinen und somit die für Jugendblätter typische Struktur erreicht wird, kann an Hand des vorliegenden Materials nicht gesagt werden. Doch dürfte damit festgestellt sein, sofern die Kultur die Keimpflanze nicht modifizierend beeinflusste, dass die Nadeln nur allmählich die endgültige

## Fig. 30.

Schematischer Querschnitt durch die Achse. p = Palisadenparenchym, t = Transfusionsgewebe, h = Harzgang, r = Rinde, b = Blattspur, l = Leitzylinder.Vergr. zirka 15.

#### Fig. 31.

Schematischer Querschnitt durch einen Zweig der Folgeform auf der Höhe der Insertion eines Blattquirls. p = Palisadenparenchym, h = Harzgänge, r = Rinde, z = Zentralzylinder mit Mark, t = Transfusionsgewebe, b = Blattspur. Vergr.zirka 20.

#### Fig. 32.

Schematischer Querschnitt durch das Schuppenblatt der Folgeform. e = Epidermis, b = Bast, p = Palisadenparenchym, z = Zuleitungsgewebe, a = Ableitungsgewebe, l = Leitbündel, h = Harzgang, t = Transfusionsgewebe. Vergr.zirka 45.

## Fig. 33.

Querschnitt durch die mittlere Partie des Jugendblattes. e = Epidermis, f = Füllzellen, x = Xylem, p = Phloem, h = Harzgang, b = Bast, z = Zuleitungsgewebe. Vergr. zirka 60.

#### Fig. 34.

Schematischer Querschnitt durch die Achse zwischen den beiden Karpellkreisen. h = Harzgang, s = seitliche Leitbündel, m = mittleres Leitbündel. Vergr. zirka 35.



Gestalt von Jugendblättern annehmen. Wenigstens sind drei Etappen zu unterscheiden. In der ersten tritt der Harzgang auf, die zweite bringt die Veränderungen im Hypoderm sowie in der Verteilung der Spaltöffnungen, und in der dritten wird das Schwammparenchym durch ein Palisadengewebe ersetzt.

Ob der Übergang der Jugendblätter in Folgeblätter auch durch entsprechende Zwischenformen geschieht oder ganz plötzlich und unvermittelt die Folgeblätter erscheinen, entzieht sich meiner Beobachtung. Die Möglichkeit wäre durchaus gegeben, zeigen doch die vollentwickelten Jugendblätter in ihrem Blattpolster bereits die für Folgeblätter eigentümliche Struktur. Das wesentliche Merkmal bei der Entstehung der Folgeform wäre demnach eine als xerophytische Anpassung zu deutende Verkürzung und gleichzeitig damit einhergehende Verbreiterung und Verdickung des Blattes. Hiermit ergeben sich, was das Verhältnis von Oberfläche zum Inhalt anbelangt, ähnliche Bedingungen, wie sie im Blattpolster, bei dem nur die untere Blattfläche erhalten blieb, vorkommen. Das würde den Bau des Schuppenblattes begreiflich machen. Die innere Struktur des Blattpolsters hätte sich gewissermassen einfach in die freie, dickliche Blattspreite fortgesetzt.

Zur Untersuchung der *Achse* stand ein Zweiglein von 6 mm Durchmesser zur Verfügung. Vom Radius entfallen 0,25 mm auf das Mark, 2 mm auf das Holz und 1,75 mm auf die Rinde.

Das auf dem Querschnitt viereckige Mark besteht aus parenchymatischen Zellen von mehr oder weniger kugeliger Gestalt. Die an dieses angrenzenden Tracheïden des primären Holzes weisen spiralige Verdickung auf. Im Gegensatz dazu setzt sich das durch die Tätigkeit eines einschichtigen Kambiums entstandene sekundäre Holz aus Tüpfeltracheïden zusammen. Die behöften Tüpfel stehen in einer Längsreihe, vornehmlich auf den radialen Wänden der Zellen (vgl. Fig. 18). Hadromparenchym fehlt. Desgleichen mangeln dem Holzkörper irgendwelche harzführende Zellen, Harzkanäle oder Harzzysten. Durch streng radiale Anordnung verraten die Tracheïden ihre kambiale Herkunft. Jahrringbildung konnte in dem schätzungsweise 3 Jahre alten Zweiglein nicht beobachtet werden. Die Tracheïden sind im Querschnitt von vier- bis sechseckigem Umriss. Ihr Durchmesser beträgt bis 25  $\mu$  und ihre Wanddicke etwa 3  $\mu$ .

Das Holz wird in radialer Richtung von im Querschnitt einschichtigen, bald längeren, bald kürzeren, sich gegenseitig ablösenden Markstrahlen durchzogen. Nie durchsetzen sie ohne Unterbruch den Holzkörper vom Mark bis zur Rinde (vgl. Fig. 19). Diejenigen der jüngsten Holzpartien korrespondieren allermeist mit denen des Phloems. Im tangentialen Längsschnitt sind die Markstrahlen 3 bis 4 Zellen hoch und zeigen unter sich und zwischen dem angrenzenden Gewebe deutliche Interzellularen (vgl. Fig. 18). Quertracheïden fehlen, so dass die Markstrahlen also nur aus Parenchymzellen bestehen. Ihre Breite misst 10 bis 15  $\mu$ , die Höhe 20  $\mu$  und die Länge etwa 75  $\mu$ . Die in grosser Zahl vorkommenden Kreuzungsfeldtüpfel sind einseits behöft.

Wie bei den übrigen Cupressaceen, so lässt sich auch bei Callitropsis araucarioides Compton in der sekundären Rinde eine proterogene und eine hysterogene Zone unterscheiden. Erstere umfasst die innersten und jüngsten, direkt aus der Tätigkeit des Kambiums hervorgegangenen Schichten. Sie setzt sich, wie Sinz für eine Anzahl von Cupressaceen feststellte, aus tangential isomorphen und radial periodisch heteromorphen, von einschichtigen Markstrahlen durchzogenen Zellreihen zusammen. Sie besteht also aus tangentialen Zellbändern, deren Elemente sich radial in regelmässiger Folge ablösen. Auf eine Schicht von Bastfasern folgt eine Lage von Siebröhren, auf diese eine Schicht von Parenchym, das wieder von einer Reihe von Siebröhren gefolgt ist. An letztere grenzt wieder eine Bastzone, und so fügt sich in eben ausgeführter Folge eine Schicht an die andere an (vgl. Fig. 20). Dabei ist jede Lage radial nur eine Zelle mächtig. Eine jahreszeitliche Periodizität in der kambialen Produktion konnte nicht beobachtet werden.

Die langen, an beiden Enden spindelförmig auslaufenden Bastfasern stellen auf dem Querschnitt parallel zur Oberfläche gelagerte Rechtecke dar (vgl. Fig. 20). Ihr tangentialer Durchmesser beträgt bis 35  $\mu$ , ihr radialer bis 10  $\mu$ . Die sehr stark verdickten, mit einfachen Tüpfeln versehenen Membranen engen das Lumen der Faser auf einen spaltförmigen Raum von etwa 1  $\mu$  ein. Innen wie aussen wird die mechanische Faser von radial etwa 4 µ messenden Siebröhren begleitet. Bereits in einer Entfernung von 5 bis 10 Bastlagen vom Kambium beginnen sie jedoch, durch die nun einsetzende Differenzierung der von ihnen eingefassten Parenchymzellen zu kollabieren und ihre Funktion einzustellen. In weiter abliegenden Partien der sekundären Rinde ist ihr Lumen vollständig geschwunden und ihre dünne Membran ganz an die anliegenden, resistenten Bastfasern gedrückt. Die Parenchymzellen sind, wie sie aus der Tätigkeit des Kambiums entstehen, gleichfalls längsgestreckte Elemente. Im Gegensatz zu den Bastfasern enden sie nicht spindelförmig, sondern sind durch quere oder schwach schief gestellte Membranen voneinander geschieden. Bei einer Länge von 175  $\mu$  weisen sie im Querschnitt einen radialen Durchmesser von 10  $\mu$ auf. Ihre Wandung ist unverdickt. Als Eigentümlichkeit muss jedoch erwähnt werden, dass die radialen Membranen sämtlicher Elemente der sekundären Rinde, also nicht bloss die der Bastfasern, sondern auch diejenigen der Siebröhren und Parenchymzellen mit Kristallen von Kalziumoxalat reich inkrustiert und verdickt sind. Sinz konnte dies bei allen von ihm untersuchten Arten gleichfalls beobachten. Die Markstrahlen zeigen im Bau von denen des sekundären Holzes keinen Unterschied, ausser dass sie im Querschnitt etwas breiter sind.

Als erste nachrägliche Differenzierung, als sogenannte hysterogene Gebilde, treten bereits in einer Entfernung von zwei bis vier Bastzonen vom Kambium in Richtung der Achse gestreckt verlaufende, unverzweigte Harzkanäle auf. Ihr elliptischer Querschnitt misst tangential bis 450  $\mu$  und radial bis 180  $\mu$ . Die Entstehung dieser schizogenen Gänge dürfte, nach dem anatomischen Befund zu schliessen, gleich geschehen, wie es Sinz für die von ihm studierten Arten angibt. Danach lösen sich im Gebiete der späteren Harzbehälter zwei benachbarte Parenchymbänder von den zwischen ihnen gelegenen Siebröhren los, das umliegende Gewebe der sekundären Rinde auseinanderdrängend. Die aussen und innen den Harzgang begrenzende Bastzone weist, der dem Exkretbehälter zugewendeten Seite gewissermassen angeklebt, noch die total kollabierten Siebröhren auf. Durch das Auseinanderweichen der beiden Parenchymschichten tritt lokal eine gewisse Störung in dem sonst streng konzentrischen Verlauf der benachbarten Bastzonen auf, indem sie nun bogenförmig den Harzkanal umgeben. Mittlerweile hat sich das Parenchym bereits quer geteilt und schafft nun durch tangentiale Teilungen ein zweischichtiges, den Kanal auskleidendes Epithel. Seine innere Schicht umfasst die eigentlichen Drüsenzellen, und die äussere stellt eine Scheide dar. Die ursprünglich zwischen den beiden, den Harzgang einfassenden Parenchymstreifen gelegene Bastschicht. fällt samt den sie innen und aussen begrenzenden Siebröhrenlagen der Auflösung anheim. Wenigstens sind nicht mehr die geringsten Spuren von ihnen zu finden.

In einer Entfernung von 25 bis 30 Bastzonen vom Kambium treten, in Abständen von ungefähr 300 µ, sukzessiv bogenförmig bis kreisförmig dahinziehend, Phellogene auf. Sie entstehen auf Grund hysterogener Differenzierung einer einzigen Parenchymlage. Ihre Produktion ist sehr gering. Kaum haben sie etwa vier Korklagen erzeugt, so erlöschen sie, und in tieferen Partien nimmt ein neues Kambium seinen Ursprung. Mit seinem Erscheinen machen sich in der vom Phellogen nach aussen gelegenen sekundären Rinde letzte hysterogene Differenzierungen geltend. Sie betreffen die Parenchymzellen, die sich tonnenförmig vergrössernd Quer-Radial- und Tangentialteilungen eingehen (vgl. Fig. 22). Die Abkömmlinge aus dieser erneuten Tätigkeit des Parenchyms verdicken ihre Membranen oft fast bis zum vollständigen Schwinden des Lumens und werden so zu eigentlichen Stereïden. Durch ihre Grössenzunahme durchbrechen sie da und dort die ihnen benachbarten Bastreihen und stören so den ursprünglich konzentrischen Bau des Gewebes. Nach ihrer Bedeutung sind sie offenbar als Füllzellen aufzufassen. Sie verhindern, dass durch tangentiale Spannungen die sekundäre Rinde einreisst. Erst weiter aussen liegende, durch vollkommen ausgebildete Korklagen vom Säftestrom des Innern abgeschnürte Rindenschichten werden, da sie keine lebenden Elemente mehr

enthalten, unter dem Einfluss des sekundären Dickenwachstums der Achse gesprengt. Die Abschuppung erfolgt in kleinen Schilfern.

Der Leitbündelverlauf gestaltet sich bei Callitropsis araucarioides Compton ausserordentlich einfach. Unterhalb der Eintrittsstelle der einzigen Blattspur in die Achse öffnet sich der Zentralzylinder und nimmt gleich nach der Einmündung die Blattspur in sich auf. Entsprechend der vierzeiligen Anordnung der Blätter erscheint im Nodium der Leitzylinder von tetrarchem Bau. Im Internodium ist er vollständig kreisförmig geschlossen, um sich im nächstunteren Nodium an gegenüber oben um 90 Grad verschobenen Stellen wieder zu öffnen.

## Morphologie und Anatomie der Reproduktionsorgane.

Die Blüten sind eingeschlechtig. Das vorliegende Material zeigt in der Verteilung der männlichen und weiblichen Blüten die Eigentümlichkeit, dass erstere nur an Zweigenden der Jugendform, letztere nur an solchen der Folgeform vorkommen. Ob hier der Zufall mitspielt oder diese Verteilung der Blüten dem tatsächlichen Verhalten entspricht, kann nicht entschieden werden. Compton Pl. 27 Fig. 3 und 6, der die Art aufstellte, erwähnt hierüber nichts. Zwar zeichnet er die weibliche Blüte am Ende eines Zweigleins der Folgeform. Bei der Wiedergabe der männlichen Blüte lässt er jedoch die Achse weg. Was feststeht ist somit allein dies, dass Callitropsis araucarioides Compton bereits im Jugendstadium blühreif werden kann. Eine solche Frühreife ist gleichfalls bei Actinostrobus acuminatus Parlat. und Juniperus chinensis L. bekannt und steht somit in der Familie nicht einzig da.

Die weibliche Blüte sitzt am Ende kurzer, seitlicher Zweige und besteht aus zwei Wirteln von je vier aufrechtstehenden, den Schuppenblättern der Folgeform mehr oder weniger ähnlichen Karpellen von 10 bis 11 mm Länge. Im Gegensatz zu den Folgeblättern sind sie innen bis 8 mm hinauf von einer breiten Verdickungsleiste begleitet. In einer Art Nabel setzt sich diese auf der genannten Höhe gegen das eigentliche Blatt ab, das auf der Aussenseite als 2 bis 3 mm langer, etwas zurückgebogener Mukro den Schuppenwulst überragt.

Im weiteren jedoch sehen die Karpelle des inneren und des äusseren Kreises verschieden aus. Die inneren sind schmal lineal, 1,25 mm dick und 2 mm breit. Zum Unterschied von ihnen nimmt die Breite der äusseren von der Spitze nach der Basis fortschreitend zu. In mittlerer Höhe beträgt sie 3 mm und erreicht am Grunde 4 mm. Ihre Dicke hingegen ist geringer, nur 0,75 mm. Eine weitere Differenz ergibt sich aus dem Verhalten des Mukro. Während er sich bei den Karpellen des inneren Wirtels vom Nabel unvermittelt erhebt, läuft er bei den äusseren Fruchtblättern, deren Rand gewissermassen einsäumend, bis über die Mitte herunter. Die schildförmige Verdickung der Innenseite lässt also eine schmale Zone am Rande des Blattes frei (vgl. Compton Pl. 27 Fig. 6 bis 11).

150

Die Fruchtschuppen der beiden einander ausserordentlich genäherten Kreise neigen sich zu einem Zäpfchen von der Form einer abgeschnittenen, vierseitigen Pyramide zusammen. Dabei nehmen die inneren Karpelle die Flanken des Pyramidenstumpfes ein, während die äusseren die Ecken besetzt halten und mit ihrem herablaufenden, unverdickten Rand die Fuge zwischen den Karpellen der beiden Wirtel von aussen bedecken. Die Zapfenschuppen legen sich also ganz ähnlich wie bei Vertretern der Gattung Callitris Vent. klappig aneinander. Oben kommt der Verschluss dadurch zustande, dass die vier Näbel der inneren Fruchtblätter in der Mitte zusammentreten, und die vier kleineren der äusseren Karpelle die Abdichtung der Ecken der oberen, von den acht Mukrones überragten Grundfläche besorgen.

Im Zentrum ragt vom Grunde des Zapfens als Fortsetzung der Achse eine kantige, spitz endigende Kolumella von 1,5 mm Höhe empor. Die Samenanlagen sitzen der Basis der Fruchtschuppen auf, und zwar tragen die inneren Fruchtblätter meist deren zwei, die äussere nur eine. Von ihnen reifen jedoch nur 1 bis 4 zu Samen heran. Weist das Fruchtblatt nur eine Samenanlage auf, so nimmt sie die Mitte desselben ein, kommen aber zwei Samenanlagen vor, so stehen diese rechts und links.

Die Fruchtblätter unterscheiden sich von den gewöhnlichen Blättern der Folgeform nicht bloss in der äusseren Gestalt, sondern vornehmlich auch in ihrer Antomie. Auf dem mehr oder weniger trapezförmigen Querschnitt durch die äusseren Fruchtblätter fällt vor allem die grosse Zahl von Harzgängen auf. In einer Höhe von 3 mm können. symmetrisch angeordnet, deren nicht weniger als 18 festgestellt werden. Zumeist halten sie sich an die Peripherie des Blattes und sind von der Epidermis durch eine einzige Parenchymschicht getrennt. Nur 3 Harzbehälter, allerdings die mächtigsten, gehören der Mitte an (vgl. Fig. 17). Ein ebenso beträchtlicher Unterschied besteht im Bau des Grundgewebes, das im Gegensatz zu den Folgeblättern sich nicht in ein Palisaden-, Zuleitungs- und Ableitungsgewebe differenziert. Ein Transfusionsgewebe fehlt, den Mukro ausgenommen, vollständig. Das Mesophyll dürfte ursprünglich aus einem einheitlichen Parenchym isodiametrischer Zellen bestehen, das sich später stereomatisch ausbildet (vgl. Taf. 2, Abb. 3). Namentlich auf der nach innen gerichteten Seite des Fruchtblattes kommt es, indem sich eine mechanische Zelle an die andere schliesst, zur Entwicklung eines eigentlichen Stereoms. Gegen aussen lockert sich allmählich jedoch ihr Verband. Zwischen die Stereïden schieben sich unverdickte Parenchymzellen, die, je näher sie der äusseren Oberfläche kommen, um so weitlumiger werden. So erscheint in diesem Bereiche der Blattcharakter des Karpells weit eher gewahrt als innen.

Während innen die Stereïden mit ihrer Längsachse parallel zur grössten Erstreckung des Fruchtblattes verlaufen, liegen in der äusseren Partie die Steinzellen gleich Streben quer zu ihr im parenchymatischen Grundgewebe (vgl. Taf 2, Abb. 4). Erstere besitzen auf dem Längsschnitt bei einer Breite von 30 bis 35  $\mu$  eine Länge von 50 bis 100  $\mu$ ; doch sind unter diese stabförmigen Stereïden reichlich solche von beinahe isodiametrischer Gestalt eingestreut. Die verdickte, von einfachen, hin und wieder auch verästelten Poren durchsetzte Membran misst 10 bis 15 µ. Letztere hingegen sind trägerartig, an ihren Enden oft mehr oder weniger abgeplattet und in ihrem Mittelstück mit Ansätzen zur Verzweigung als Osteostereïden zu bezeichnen. Ihre Länge beträgt etwa 180 µ. Diese Differenzierung zwischen innen und aussen, wie die stereomatische Ausbildung des Grundgewebes überhaupt, dürfte vielleicht mit dem Öffnungsmechanismus des Zäpfchens in Beziehung stehen. Aus dem Fehlen von hygroskopischen Bewegungen am toten Zapfen ist wohl zu folgern, dass das Öffnen der Blüte, beziehungsweise das Schliessen der Frucht, auf Wachstum und innere Differenzierung der Karpelle zurückgeht. Bezüglich des Schliessens erwähnt Kramer für Thuja occidentalis L., dass es durch verstärktes Wachstum an der Basis der Unterseite des Fruchtblattes geschehe. Sonst ist hierüber wenig bekannt.

Im Gegensatz zu den gewöhnlichen Blättern münden 3 getrennte Blattspuren in das Karpell ein (vgl. Fig. 17). Während die mittlere von ihnen eine normale Orientierung zeigt, weist das Phloem der seitlichen nach der morphologischen Oberseite des Fruchtblattes. Diese beiden Stränge sind, wie der Ausdruck in der Literatur lautet, verkehrt orientiert. An der Basis des Karpells verlaufen alle drei Leitbündel der Innenseite genähert und sind noch nicht durch Harzgänge von der Epidermis geschieden. Dagegen lagert jedem der drei Leitbündel ein kräftiger schizogener Harzkanal vor (vgl. Fig. 17). Weiter oben beginnt das mittlere Leitbündel, den Harzgang vor sich her drängend, in das Gewebe des Fruchtblattes vorzudringen, bis es bereits im unteren Viertel schon dessen Mitte, das heisst die Grenze zwischen dem eigentlichen Fruchtblatt und der diskoidalen Auflagerung erreicht (vgl. Fig. 17 c). Gleichzeitig schieben sich zwischen die Leitbündel und die obere Epidermis 5 kräftige Harzgänge, die die Karpelloberseite bis zum Nabel begleiten. Ihre Mächtigkeit nimmt von unten nach oben ab. Mit dem Abrücken des mittleren, unverzweigt bleibenden Leitbündels setzt eine Spaltung der lateralen Stränge ein, die mit einer seitlichen und nach der morphologischen Unterseite des Fruchtblattes gerichteten Abwanderung dieser Blattspuren einhergeht (vgl. Fig. 17 c). Durch fortgesetzte Verzweigung und damit verbundener Verlagerung der lateralen Bündel kommt im Blatte letzten Endes eine mehr oder weniger elliptische Anordnung der Leitungsbahnen zustande (vgl. Fig. 17 E). Das Xylem sämtlicher Leitbündel orientiert sich dabei nach innen; es ist konzentrisch gelagert und das Phloem nach aussen, nach der Oberfläche des Fruchtblattes. Dies wird dadurch erreicht, dass das Phloem des nach der Flanke abgedrängten Leitbündels, ehe es sich spaltet und einen Ast in Richtung der morphologischen Unterseite des Blattes abgibt, aussen um das Xylem herumwächst, wie es ähnlich K r am e r bei Cupressus sempervirens L. beobachtete (vgl. Fig. 17 B).

Im Gebiete des Nabels verschwinden mit dem Zurückgehen der dem eigentlichen Fruchtblatt auf seiner Oberseite aufgelagerten diskoidalen Verdickung die lateralen Leitbündel und deren Abkömmlinge. In den Mukro, der nichts anderes als die unverdickte Spitze des Fruchtblattes darstellt, dringt somit nur das mittlere Leitbündel ein, das hier charakteristischerweise von Transfusionsgeweben flankiert wird (vgl. Fig. 17 G und H).

Die 3 Leitbündel des Fruchtblattes gehen im nächstunteren Nodium nacheinander, zunächst die beiden seitlichen und dann das mittlere, in den Zentralzylinder der Achse über (vgl. Fig. 34).

Die Anatomie der äusseren Fruchtblätter stimmt prinzipiell mit derjenigen der inneren überein. Gleich wie dort treten 3 Leitbündel in das Karpell ein, von denen das Phloem des mittleren nach der morphologischen Unterseite, das der seitlichen nach der morphologischen Oberseite des Blattes gerichtet ist. Schon bei ihrer Einmündung verzweigen sich die lateralen Bündel mehrfach in einer zur oberen Epidermis parallelen Ebene, so dass ein Schnitt durch die Basis des Blattes eine Reihe von insgesamt 13 Leitbündeln zeigt (vgl. Fig. 24). In einem etwas höher geführten Querschnitt ist das mittlere, unverzweigt bleibende Leitbündel bereits in das stereomatische Grundgewebe vorgedrungen. Mit ihm verliessen gleichzeitig auf beiden Flanken drei akzessorische Stränge die die Oberseite des Blattes begleitende Reihe und schritten auf direktem Wege nach aussen gegen die Grenze zwischen dem eigentlichen Fruchtblatt und dessen diskoidaler Auflagerung vor. So wird das Karpell von zwei Reihen hintereinander liegenden Leitbündeln durchzogen, die wiederum ihr Xylem einander zukehren (vgl. Fig. 24 B). Entsprechend den Verhältnissen im inneren Karpell kann wohl die Anordnung, bei Berücksichtigung des flacheren Baues der äusseren Fruchtblätter, als schmal elliptisch bezeichnet werden. Die elliptische Verteilung kommt aber hier, wie eben beschrieben, auf andere Weise zustande.

In den Mukro, der wieder die unverdickte Spitze des Karpelles repräsentiert, tritt nur das mittlere Leitbündel ein. Alle übrigen Leitungsbahnen bleiben zurück (vgl. Fig. 24 D). Charakteristischerweise erscheint im Mukro wieder ein die Blattspur umfassendes Transfusionsgewebe. Da, wo dieser seitlich herabläuft, ist es auch unterhalb des Nabels angedeutet (vgl. Fig. 17 C).



Tafel 1



Tafel 2

Beiden Karpellen gemeinsam ist für gewisse Bezirke eine papillöse Entwicklung der Epidermiszellen (vgl. Fig. 17 und 24). Sie findet sich bei den inneren Fruchtblättern auf den Flanken und greift etwas unterhalb des Nabels von hier auch auf die innere Seite über. Alle übrigen Partien der Epidermis zeigen den für gewöhnliche Schuppenblätter typischen Charakter. Bei den äusseren Fruchtblättern beschränkt sich diese Bildung auf die innere Oberfläche der etwas verdünnten, den Rand der inneren Fruchtblätter aussen überdeckenden Flanken. Mit andern Worten ist diese eigentümliche Struktur der Epidermiszellen an jenen Stellen zu beobachten, wo die Karpelle sich aneinanderlegen. Dort greifen die papillösen Fortsätze der Epidermiszellen der genäherten Karpelle ineinander, verzahnen sich gewissermassen und tragen so wesentlich zum festen Verschluss des Zapfens bei. K r a m e r hat dasselbe auch bei Thuja occidentalis L. festgestellt. Die Papillen erreichen eine Höhe bis zu 1000  $\mu$ .

Als Eigentümlichkeit muss vermerkt werden, dass die nach unten auf die weibliche Blüte folgenden Blätter wohl äusserlich gewöhnlichen Schuppenblättern der Folgeform vollständig gleichen, in ihrem inneren Bau aber von diesen erheblich abweichen. So fehlt im Grundgewebe der Blätter des ersten, an die äusseren Karpelle sich anschliesenden Wirtels die für Folgeblätter typische Differenzierung in Palisaden-, Zuleitungsund Ableitungsparenchym. Das einheitliche, ab und zu allerdings von etwas grösseren, wasserspeichernden Zellen durchbrochene Mesophyll setzt sich aus gleichartigen, mehr oder weniger isodiametrischen Elementen zusammen und gleicht in dieser Hinsicht durchaus dem der Karpelle, von dem es sich einzig durch das Fehlen der stereomatischen Ausbildung sowie der Verholzung unterscheidet. Das Transfusionsgewebe ist gegen das Grundgewebe nicht durch eine Scheide scharf abgetrennt. Es steht ferner in seiner Entfaltung der Norm beträchtlich nach, indem es nur eine schmale Zone zu beiden Seiten des Leitbündels einnimmt, dieses und die fünf Harzgänge nicht vollständig umschliesst und einbettet, sondern nur seitlich verbindet (vgl. Fig. 14). Die Blätter des zweiten Quirles unterscheiden sich insofern von denen des ersten, als sich auf der morphologischen Oberseite, in einem mittleren Streifen, bereits eine Differenzierung des Grundgewebes in Palisaden kenntlich macht (vgl. Fig. 15). Erst im dritten Quirl ist endlich die für Folgeblätter typische innere Struktur erreicht (vgl. Fig. 16).

Die weiblichen Fortpflanzungsorgane der Cupressaceen erfahren entwicklungsgeschichtlich in der Literatur eine verschiedene Bewertung. Eine grosse Zahl von Autoren deuten den weiblichen Zapfen, wohl in Anlehnung an die Pinaceae, als Blütenstand. Die Vertreter der Flachsprosstheorie unter ihnen erblicken in der diskoidalen, der Oberseite des Karpells aufgelagerten Verdickung eine mit letzterem verwachsene, abgeflachte Achse, während andere, die Anhänger der Vorblattheorie, den schuppenförmigen Wulst des Karpelles als unter sich und mit dem Karpell verwachsene Vorblätter eines stark reduzierten Sprosses auffassen. Die Verhältnisse, wie sie bei Callitropsis araucarioides Compton vorliegen, vermögen weder die eine noch die andere dieser beiden Sprosstheorien zu stützen.

Soll der Schuppenwulst der Karpelle Achsennatur besitzen, so muss erwartet werden, dass die kollateralen Leitbündel, gleich nach ihrem Uebertritt ihre Xylempartien nach innen kehrend, in kreisförmige bis elliptische Ordnung übergehen. Diese für Achsenorgane typische Verteilung wird hier aber erst allmählich, und zwar durch Aufspaltung der lateralen Stränge sowie Verlagerung und Abwanderung der Abkömmlinge dieser Bündel erreicht. Zudem geschieht sie in den Karpellen der beiden Wirtel, wie bereits geschildert, in durchaus verschiedener Weise, was bei achsialer Herkunft des Schuppenwulstes unverständlich wäre.

In weniger grossem Widerspruch scheinen auf den ersten Blick die Verhältnisse zur Vorblattheorie zu stehen. Der Umstand, dass in die Karpelle, nicht wie in die gewöhnlichen Schuppenblätter nur ein, sondern drei Leitbündel eindringen, ist sogar geeignet, dieser Theorie Vorschub zu leisten. So könnte das mittlere dieser drei Bündel als zur Deckschuppe und die beiden seitlichen als zu zwei unter sich und mit der Deckschuppe verwachsenen Vorblättern gehörig betrachtet werden. Letztere entsprächen alsdann der Fruchtschuppe des durch Synthese entstandenen Karpells und würden zu dessen Schuppenwulst geworden sein. Wenn schliesslich, was durchaus angängig ist, die Leitbündel nicht als in einer Ellipse, sondern als in zwei hintereinander stehenden Reihen geordnet aufgefasst werden, so könnten, oberflächlich betrachtet, diese in zwei Ebenen entwickelten Leitbündel gleichfalls für diese Theorie zeugen. Ihre äussere, auf der Grenze des eigentlichen Fruchtblattes und seiner aufgelagerten Verdickung gelegene Reihe würde der Deckschuppe und die innere der Fruchtschuppe angehören. Doch kann eine solche Erklärung unmöglich zutreffen, weil die auf der Flanke des mittleren, unverzweigt bleibenden Leitbündels der äusseren Reihe stehenden Stränge samt und sonders Abkömmlinge der inneren Reihe sind. Die äussere Reihe wäre somit in ihrem Aufbau heterogen, indem nach der Theorie das mittlere Bündel der Deckschuppe und die seitlichen der Fruchtschuppe angehören würden. Eine derartige Verteilung ist jedoch schlechterdings unmöglich. Aus diesem Grunde muss die Theorie abgelehnt werden.

Eine ganz andere Anschauung vertreten die Anhänger der Exkreszenztheorie, wie sie von Eichler begründet wurde. Nach ihr ist der weibliche Zapfen nicht, wie dies die Sprosstheorien wollen, als Blütenstand, sondern als Einzelblüte aufzufassen. Das Karpell wäre nichts anderes als ein einfaches, individualisiertes, fertiles Blatt. In neuerer Zeit waren es vor allem Modry sowie Bayer, die diese Theorie durch Untersuchungen an verschiedenen Cupressaceen festigten. Bei Callitropsis araucarioides Compton ist es vor allem der Umstand, dass die äussere Leitbündelreihe auch Deszendenten der inneren enthält, der eindrücklich die entwicklungsgeschichtliche und morphologische Einheit des Karpells dartut. Ob, wie dies Kramer für Thuja occidentalis L. beschrieb, die Schuppenwülste erst im kommenden Frühjahr, nachdem die Blüten bereits im Herbst angelegt wurden, entstehen und mit Leitbündeln versorgt werden, war leider am vorliegenden Material nicht zu beobachten. Die Vermutung, dass es sich bei Callitropsis araucarioides Compton ebenso verhalte, liegt nahe. Dies vermöchte überzeugend den akzessorischen Charakter der diskoidalen Verdickung und deren Bündel zu bestätigen.

Tatsächlich ist es in der Pflanzenwelt eine weitverbreitete Erscheinung, dass Organe, vor allem Blätter, ihre Funktion wechseln können und entsprechend ihrer veränderten Bedeutung eine andere Gestalt annehmen, sich in ihrem Bau gewissermassen an die neu übernommene Funktion anzupassen vermögen. Nichts ist einfacher, als die dem Fruchtblatt innen aufgelagerte Verdickung auf diese Weise als mit Spezialisierung verbundener Gewebedifferenzierung zu erklären. Die Verdickungsleisten dürften, wie oben bereits auseinandergesetzt, einen hermetischen Verschluss des Zapfens ermöglichen und, wie die Lagerung der stereomatischen Schichten andeutet, mit dem Schliessen der Blüte nach der Bestäubung und dem Öffnen der Frucht nach erfolgter Reife zusammenhängen. Bei dieser Deutung der Verhältnisse bietet der eigentümliche Leitbündelverlauf, an dessen Erklärungsversuch die beiden Sprosstheorien scheiterten, keine unüberwindlichen Schwierigkeiten. Die Leitbündel sind akzessorisch und eigens für die Versorgung dieser für das Blatt gleichfalls akzessorischen Verdickung geschaffen, ganz ähnlich wie beispielsweise irgendeine Pflanzengalle von dem sie tragenden Blatt aus mit Leitbündeln versehen wird. In diesem Sinne erscheinen die Leitungsbahnen durchaus normal orientiert, und die Art und Weise, wie sie in den Karpellen der beiden Wirtel in das von ihnen zu versorgende Gebiet vordringen, rein von der Mächtigkeit der Auflagerung bestimmt. Eichler stellt für Fälle, wo ein Blatt flächenständige Gebilde erzeugt, den Satz auf, dass die es versorgenden Leitbündel ihre Elemente umkehren, das heisst wohl, dass sie, parallel der Oberfläche gelagert, ihr Phloem stets nach aussen wenden. In Anlehnung an Callitropsis araucarioides Compton, wo das Fruchtblatt durch die diskoidale Auflagerung voluminös wurde, muss eines ganz andersartigen Objektes gedacht werden, das die Regel von Eichler bestätigt. Bei Mesembrianthemum pseudotruncatellum Berger, einer Aizoaceae, werden die Blätter durch Sukkulenz korpuskulär. Zur Versorgung des fleischigen Gebildes werden akzessorische Leitbündel erzeugt, die kreisförmig unter der Mantelfläche angeordnet sind und ihr Xylem ausnahmslos nach innen richten.

Dieser Erklärungsversuch weist das Problem in das Gebiet der Korrelationen. Dass eine Induktion, hauptsächlich wohl von seiten der Ovula, vorliegt, geht daraus hervor, dass die normale Struktur der Schuppenblätter erst im dritten auf den Zapfen folgenden Quirl erreicht wird, und dies, trotzdem die Blätter der beiden ersten Wirtel aller Wahrscheinlichkeit nach nicht in irgendeiner, auch entfernten Beziehung zur Fortpflanzung stehen. Eine Anzahl von Beobachtungen, die Bayer, Kramer und Modry an anderen Arten der Familie machten, weisen in dieselbe Richtung. Es wäre lohnend, den ganzen Fragenkomplex einmal auf experimenteller Basis von seiten der Physiologie anzufassen und nicht, wie dies bis anhin vornehmlich geschah, vergleichend morphologisch oder anatomisch vorzugehen. Die physiologische Methode lehrte vielleicht auch die so merkwürdige Gliederung gewisser Arten in eine Jugend- und Folgeform näher verstehen.

Die Gestalt der hellbraunen, 7,5 mm langen und 2 bis 3 mm breiten Samen dürfte weitgehend durch die Raumverhältnisse im Zäpfchen mitbedingt sein. Die Mehrzahl von ihnen ist dreikantig, doch kommen vereinzelt auch vierkantige vor. Die Kanten sind mit Flügelleisten versehen, und zwar begleitet bei dreikantigen Samen die beiden seitlichen Kanten ein Saum von bis 0,75 mm Breite, während die dem Karpell zugekehrte Kante kaum geflügelt ist. Vierkantige Samen sind ganz allgemein bedeutend weniger stark berändert.

Die in der Aufsicht in Richtung des Samens gestreckten, im Umriss trapezförmigen Epidermiszellen der Samenschale werden bis 35  $\mu$  lang, 25  $\mu$  breit und etwa 18  $\mu$  hoch (vgl. Fig. 13). Ihre Aussenmembran wölbt sich vor und ist beträchtlich verdickt. Nach innen folgen ihr ein bis zwei Lagen isodiametrischer Zellen von stereomatischer Ausbildung, die ihrerseits wieder innen von mehr tafelförmigen, gleichfalls verdickten Zellen begrenzt werden. Auf den Flanken des Samens beträgt die Mächtigkeit der Schale im Querschnitt 100  $\mu$ . In den Flügelleisten wird die Sklerotesta mehrschichtig, ohne jedoch ihre innere Struktur zu ändern. An der Ansatzstelle der Säume verlaufen kräftige Harzkanäle, die seitlich oft von kleineren begleitet werden (vgl. Fig. 13 B). Hin und wieder treten auch in den übrigen Gebieten der Samenschale kleinere Harzkanäle auf.

Der Keimling liegt im Nährgewebe eingebettet und kehrt seine beiden Kotyledonen dem Nabel zu (vgl. Fig. 13 C). Das Speichergewebe besteht aus polyedrischen, mit Aleuronkörnern dicht gefüllten Zellen von im Mittel 50  $\mu$  Ausmass (vgl. Fig. 13 G). Im Bereiche der Kotyledonen besitzt es eine Mächtigkeit von bis 300  $\mu$ . Auf den Keimling entfallen 90  $\mu$ . Die eiförmigen *männlichen Blüten* stehen einzeln am Ende von Trieben der Jugendform. Sie werden 10 bis 12 mm lang, an der Basis 5 bis 6 mm breit und setzen sich aus 6 bis 8, sich teilweise deckenden, vierzähligen Wirteln von Sporophyllen zusammen (vgl. Fig. 25). Letztere sind, im Gegensatz zu den gewöhnlichen, nadelförmigen Blättern gestielt. Ihre basale Partie verlängert sich über das Ende des Stieles hinaus nach unten, so dass ein hypopetaler Schild entsteht (vgl. Fig. 25 C). Der obere Teil dagegen zieht sich aus. Während am schildförmig gerundeten Grund die Breite der Sporophylle durchwegs etwa 2,5 mm beträgt, schwankt ihre Länge zwischen 4 und 10 mm (vgl. C o m p t o n, Pl. 27, Fig. 3 und 5). Umgekehrt verhält es sich mit den Stielen. Die oberen Sporophylle besitzen die längsten und die unteren die kürzesten. Die Sporophylle des untersten Quirles sind oft so kurz gestielt, dass sie beinahe sitzend erscheinen.

Anatomisch gleichen die Sporophylle bis auf einen Punkt vollständig den Nadeln der Jugendform, von denen sie schliesslich abzuleiten sind. Der Unterschied besteht darin, dass im basalen, schildförmigen Teil des Sporophylls das Transfusionsgewebe, wie es sonst nur bei Folgeblättern der Fall ist, von 3 Harzgängen durchzogen wird. In der oberen, langausgezogenen Partie des Sporenblattes hingegen kommt, wie dies für Jugendblätter charakteristisch ist, nur ein Harzkanal vor. Die auf die männliche Blüte nach unten direkt anschliessenden Nadeln zeigen keine Beeinflussung von seiten des Reproduktionsorganes, wie dies bei der weiblichen Blüte zu beobachten war. Sie weisen bereits den für Jugendblätter typischen Bau auf.

Die mehr oder weniger eiförmigen Sporangien sitzen dicht gedrängt unter dem Stiel des Sporophylls der nach innen gekehrten Seite des hypopetalen Schildes auf (vgl. Compton, Pl. 27, Fig. 4 und 5). Ihre Zahl beträgt 7 bis 14 und ist bei unteren Sporophyllen stets grösser als bei oberen. Die Länge des Sporangiums misst 775  $\mu$  und die Breite 675  $\mu$  (vgl. Fig. 26).

Die einschichtige Wandung des Sporangiums besteht aus meridional angeordneten toten Zellen von durchschnittlich 180  $\mu$  Länge und 30  $\mu$  Breite. Ihre dünne Membran wird durch u-förmige Verdickungsleisten gestützt, deren es etwa zehn auf die Zelle trifft (vgl. Fig. 26). Allermeist liegen sie quer zur Längserstreckung der Zelle; doch kann es auch vorkommen, dass sie diese schräg durchsetzen und sich zickzackartig ein Stück weit aneinanderreihen. Die äussere Membran bleibt stets unverdickt.

Die eigenartige Struktur der Sporangienwandung, die sehr an die des Annulus der Farnsporangien erinnert, dürfte wohl mit dem Öffnen auf Grund eines Kohäsionsmechanismus im Zusammenhang stehen. Das Aufspringen geschieht in einem breiten Riss. Der Durchmesser der feinwarzigen Pollenkörner beträgt 4  $\mu$  (vgl. Fig. 25 C). Flugblasen fehlen ihnen.

## Resultate.

Entsprechend der Eigenart im äussern Bau der Blätter von Callitropsis araucarioides Compton weist auch die Anatomie Sonderheiten auf. Sie betreffen vor allem die Verteilung der Spaltöffnungen, den Reichtum des Mesophylls an Füllzellen, die Anordnung des Zuleitungsgewebes, die Mächtigkeit des Transfusionsgewebes, sowie den Verlauf des medianen Harzganges. Der xerophytische Charakter der Blätter drückt sich ausser in der Gestalt durch die stark verdickten, mit Kalziumoxalatkristallen inkrustierten Aussenmembranen der Epidermis, die versenkten Spaltöffnungen, das Hypoderm und das Vorkommen von Füllzellen aus. Zwischen den Jugend -und Folgeblättern besteht anatomisch kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller Unterschied.

Der Leitbündelverlauf in der Achse ist sehr einfach. In der sekundären Rinde tritt hysterogene Differenzierung auf.

Die Blüten beiderlei Geschlechts weisen in ihrem Bau ursprüngliche Züge auf. Die Anatomie der Sporophylle des männlichen Zäpfchens stimmt in den Grundzügen mit derjenigen der Jugendblätter überein, während die Karpelle Beziehung zu den Folgeblättern besitzen. Die Verhältnisse in der weiblichen Blüte sprechen für die Exkreszenztheorie.

## Literaturverzeichnis.

Bayer, A. Zur Deutung der weiblichen Blüte der Cupressineen nebst Anmerkungen über Cryptomeria. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. XXIII (1908), S. 27.

- Bernard, Ch. Le bois centripète dans les feuilles des Conifères. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. XVII (1904), p. 241.
- Bertrand, C. E. Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et les Conifères. Ann. Sc. Nat. Sér. XX (1874), p. 5.
- Compton, R. H. A Systematic Account of the Plants collected in New Caledonia and the Isle of Pines by Mr. R. H. Compton, M. A. in 1914. — Part II. Gymnosperms and Cryptogams. Journ. of the Linn. Soc. Bot. Vol. XIV (1922), p. 432.
- Daguillon, A. Observations morphologiques sur la feuille des Cupressinées. Rev. gen. de Bot. T. XII (1899), p. 168.
- Däniker, A. U. Ergebnisse der Reise von Dr. A. U. Däniker nach Neu-Caledonien und den Loyalty-Inseln (1924/1926). 4. Beibl. z. Vierteljahrsschr. der Naturf. Ges. in Zürich. Jahrg. XXVII (1932), S. 1.
- Eichler, A. W. Über die weiblichen Blüten der Coniferen. Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wissensch. Berlin. Nov. (1881), S. 32.
- Feustel, H. Anatomie und Biologie der Gymnospermenblätter. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. XXXVIII (1921), S. 177.
- Hannig, E. Untersuchung über die Harzbildung in Koniferennadeln. Zeitschr. f. Bot. Jahrg. XIV (1922), S. 385.

- Kramer, A. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und des anatomischen Baues der Fruchtblätter der Cupressineen und der Placenten der Abietineen. Flora Bd. LXVIII (1885), S. 519.
- Modry, A. Beiträge zur Morphologie der Kupressineenblüte. Jahresber. d. k. k. Staats-Realschule im III. Bezirke in Wien (1909). S. 1.

Mohl, H. v. Über die männlichen Blüten der Coniferen. Diss. (1837).

Pilger, R. Cupressaceae. In Engler, A. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd. XIII (1926), S. 361.

Prause, A. Beiträge zur Blattanatomie der Cupressineen. Diss. (1909).

Scheit, M. Die Tracheïdensäume der Blattbündel der Coniferen. Diss. (1883).

- Sinz, P. Bau, Wandlungen und Neubildungen der sekundären Rinde der Cupressineen. Bot. Archiv. Bd. VIII (1924), S. 40.
- Worsdell, W. C. On the origin of Transfusion-tissue in the leaves of Gymnospermous Plants. Journ. of the Linn. Soc. Bot. Vol. XXXIII (1897), p. 118.

Zimmermann, A. Über das Transfusionsgewebe. Flora. Bd. XXXVIII (1880), S. 2.