

Fig. 5: Ins Innere des Wirtes gedrungene Mycelfäden.

Fig. 6: Schläuche und Sporen von *Taphrina Vestergrenii*.

Fig. 7 und 8: Schläuche und Sporen von *Taphrina Wettsteiniana*.

Fig. 1 ist in natürlicher Größe dargestellt, die Figuren 2, 5, 6, 7 in ca. 333facher, 3 und 4 in 166facher, 8 in 1334facher Vergrößerung. Alle Figuren wurden mit der Zeißschen Ölimmersion Brennweite 1·5, Apertur 1·3 und dem Leitzschen Zeichenprisma, nur Figur 8 mit dem Zeißschen Kompensationsokular Nr. 8 gezeichnet. In sämtlichen Figuren bedeuten die hell punktierten Partien Pilzmycelium, die dunkleren Stellen Zellwände des Wirtes.

## Zur Kenntnis der Assimilationsorgane von *Danaë racemosa* (L.) Mönch.

Von W. Szafer (Lemberg).

(Mit 32 Textfiguren.)

(Aus dem botanischen Institute der k. k. Universität Wien.)

Unter den Asparageen, die bekanntlich vor allem durch ein morphologisches Merkmal charakterisiert sind, nämlich durch Ausbildung der Phyllocladien, nimmt *Danaë*, eine monotypische Gattung, mit der einzigen Art *D. racemosa* insofern eine getrennte Stellung ein, als sie die bei *Ruscus*-Arten stark reduzierten Blätter im Jugendstadium normal ausgebildet zeigt. In diesem Merkmal stimmt mit *Danaë* die kanarische Gattung *Semele* überein; wie weit aber diese Ähnlichkeit reicht, ist derzeit noch nicht bekannt, da die Gattung *Semele* in dieser Beziehung noch nicht geprüft wurde.

Die Angaben über die Jugendblätter der Gattung *Danaë* reichen in der botanisch-morphologischen Literatur nicht weit zurück. Die erste Erwähnung hierüber findet sich bei Askenasz (Botan.-morphol. Studien, Frankfurt 1872)<sup>1)</sup>. Er hat auch diese Blätter für abnorme und nicht immer auftretende Organe gehalten. Auch Penzig (Pflanzenateratologie, II., 1894, S. 398) und neuerdings Goebel (Organographie der Pflanzen 1898—1901, S. 634) haben von diesen Blättern als von einer „interessanten Anomalie“ gesprochen. Bernátsky beschränkt sich in seinen zwei letzten das *Ruscus*-Phyllocladium behandelnden Arbeiten<sup>2)</sup> auf Wiederholung der unsicheren Angaben der schon genannten Autoren. Erst Velenovský<sup>3)</sup> ist insofern der Sache nähergekommen, als

<sup>1)</sup> Zit. nach Velenovský: Vergl. Morphol. der Pflanzen, II. Bd., 1907, S. 640.

<sup>2)</sup> Bernátsky: Adatok a *Ruscus* Génusz vegetatív Szerveinek Ismeretéhez. (Zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Gattung *Ruscus*.)

Bernátsky: Das *Ruscus*-Phyllocladium (Englers Botan. Jahrbuch, Bd. 34. 1905).

<sup>3)</sup> Velenovský: Vergleichende Morphologie d. Pflanzen, II. Bd., 1907, S. 640.

er konstatiert hat, daß die Keimpflanzen der Gattung *Danaë* immer und normal die langgestreckten, großen Laubblätter tragen. Von demselben Autor stammt auch eine ältere morphologische Studie<sup>1)</sup>, die keine nähere Berücksichtigung in der Literatur gefunden hat, in welcher derselbe die Laubblätter, die manchmal an der Basis der Neujahrsprosse am Wurzelstock von *Danaë* auftreten, beschreibt und in einer Tafel genau abbildet. Vom sympodial sich aufbauenden Wurzelstocke geht dann nicht ein langgestreckter, nur mit wenigen Basalschuppen (Niederblättern) versehener Stengel aus, der normalerweise in den Achseln der rückgebildeten Blätter Phyllocladien trägt, sondern es kommen nach einer Reihe von scheidenförmigen Niederblättern ein oder zwei Laubblätter, die breit und dreinervig sind und von einem langen Blattstiel getragen werden. Es scheint, daß es nur dann zur Bildung dieser Laubblätter kommt, wenn der neugebildete Sproß nicht in demselben Jahre in einen Langsproß mit normalen Phyllocladien sich verlängert, sondern erst im folgenden Jahre sein Wachstum fortsetzt. In den Achseln der genannten Blätter treten die Achselknospen, die die sympodiale Fortsetzung des Stockes versorgen.

Die Laubblätter an der Basis der vegetativen Sprosse, die Velenovský in der genannten Arbeit beschrieben hat, sind nun ganz gleich den Jugendblättern, die der *Danaë*-Keimling normalerweise zeigt. Es sei schon jetzt auf manche weitere Eigentümlichkeiten dieser Jugendpflanzen hingewiesen. Das Auffallendste, was schon Askenasy<sup>2)</sup> bemerkt hat, ist der Umstand, daß die Keimpflanze die Niederblätter mit einem oder zwei Laubblättern abwechselnd trägt. Diese interessante Aufeinanderfolge ist nun so auffallender, als sich die Keimpflanzen wenigstens in der Kultur sehr langsam weiterentwickeln und es scheint, daß in jedem Jahre nach einer Reihe von rückgebildeten Blättern ein oder zwei normal ausgebildete Laubblätter folgen, welche die jährliche Vegetationsperiode abschließen; die nächste Vegetationsperiode beginnt wiederum mit einer Serie von Niederblättern und endet mit einem normalen Laubblatt usw. Erst nach längerer Zeit, in welcher die Pflanze noch immer sich in der genannten Weise weiterentwickelt, kommt es zur raschen Verlängerung der Achse und der Bildung des mit Phyllocladien besetzten Sprosses.

<sup>1)</sup> Velenovský J.: O Phyllokladiích rodu *Danaë*. (Rozpravy české Akademie Císáře Franz Jos., Roč. I., třída II., 1892.)

<sup>2)</sup> Wie lange die Keimpflanzen im Stadium der Laubblattbildung bleiben, ist mir nicht bekannt. Jedenfalls kann die Pflanze länger als drei Jahre in diesem Stadium stehen bleiben, wie ich das an einem Exemplar zu beobachten Gelegenheit gehabt habe, das im Wiener botan. Garten im Jahre 1905 angepflanzt, im Frühling des Jahres 1908 noch immer im Stadium der Laubblattbildung stand (vgl. F. 1). Velenovský gibt in seiner Morphologie die Abbildung einer zweijährigen Keimpflanze, die im ersten Jahre zwei Laubblätter, im zweiten ein Laubblatt entwickelt hat. (Vgl. Abb. in Vel. Morph., S. 641.)

Dieses eigentümliche Verhalten der Keimpflanze, das ganz isoliert dasteht, hat Bernátsky zur Vermutung veranlaßt, daß diese „Laubblätter“ Caulomgebilde sind, mit welchen der sympodial sich verjüngende Sproß jede seiner Vegetationsperioden abschließt. Diese Auffassung basiert auf der Analogie mit den Keimpflanzen des nahe verwandten *Ruscus Hypoglossum*, bei dem nicht selten der ganz primäre Keimsproß in ein terminales Caulomglied übergeht, das in diesem Fall große Ähnlichkeit mit den gestielten Jugendblättern des *Danaë*-Keimlings zeigt. Wenn man sich nun vorstellt, daß nach der ersten Vegetationsperiode die primäre Keimachse in ein terminales, laubblattähnliches Phyllocladium übergeht, im nächsten Jahre eine sekundäre Achse aus der Achsel eines Niederblattes hervorgeht und wiederum mit einem terminalen Caulomglied endet usw., so bekommen wir das Bild, das genau der von uns abgebildeten Keimpflanze entspricht (vgl. Fig. 1). Obwohl aber theoretisch der Gedankengang Bernátskys ein sehr einfacher und natürlicher war, war er trotzdem nicht auf näherer Untersuchung der *Danaë*-Keimpflanze gestützt und hatte nur den Wert einer plausiblen Hypothese, die in Rücksicht auf die schon genannte Keimpflanze von *Ruscus Hypoglossum* einen nicht geringen Grad der Wahrscheinlichkeit für sich hatte.

Velenovský, der in seiner Vergl. Morphologie zu einer gründlichen Diskussion der Phyllocladiumfrage der Asparageen kommt, hält dagegen die Jugendblätter von *Danaë* für echte Blätter. Da diese Blätter „in jeder Beziehung“ den grünen Assimilationsorganen am Stengel „vollkommen ähnlich sind“, so nimmt er an, daß auch diese wahre Laubblätter sind, die die terminale Lage auf dem verkümmerten Brachiblasten annehmen.

Aus dieser kurzen Darstellung der Meinungen, die über die Blätter und Phyllocladien, mit einem Wort also über die Assimilationsorgane der Gattung *Danaë* geäußert worden sind, geht hervor, daß über die Morphologie derselben auch gegenwärtig noch keine Klarheit herrscht. Einen Teil der bestehenden Zweifel zu beseitigen, war die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung.

Ich stellte mir folgende Fragen:

1. Wie verhalten sich die Phyllocladien der Gattung *Danaë* anatomisch? Sind irgend welche morphologische Folgerungen aus dem anatomischen Bau derselben zu entnehmen?

2. Sind die Jugendblätter der *Danaë*-Keimpflanze Caulomgebilde der sympodial sich fortsetzenden Achse (wie das Bernátsky vermutete), oder sind sie wahre Blätter, die auf monopodialer Keimachse sitzen (Velenovskýs Auffassung)?

3. Kann man auf Grund der Befunde, die auf diesem Wege gewonnen werden können, irgend welche plausible Erklärung für den charakteristischen Dimorphismus der Assimilationsorgane der Gattung *Danaë* geben?

Zur Lösung des ersten Problems schreitend, wollte ich den anatomischen Bau des in der Achsel einer Schuppe sitzenden, assimilierenden Organs des *Danaë*-Stengels näher kennen lernen. Diese Untersuchung war, um so interessanter, als die anatomische Struktur der assimilierenden Organe bei den mit *Danaë* nächst verwandten *Ruscus*-Arten ganz sichere Beweise für die Caulomnatur derselben erbracht hat, was schon heute nach den genauen Revisionsuntersuchungen Bernátskys keinem Zweifel mehr unterliegen kann.

Bevor ich zur näheren Beschreibung der anatomischen Merkmale des *Danaë*-Phyllocladiums übergehe, möchte ich auf diejenigen Charaktere der Achse, auf welcher die Phyllocladien sitzen, aufmerksam machen, die darauf hinweisen, daß dieselbe eine gewisse Tendenz zum Übergang in ein flaches, die Funktion der Assimilation zu versorgen geeignetes Organ besitzt. Es sind das: a) die flügelartige Abflachung des Stengels, die besonders deutlich an den Sprossen höherer Ordnung zum Vorschein kommt (vgl. F. 2); b) die schon äußerlich leicht zu beobachtende Tatsache, daß an dem abgeflachten Sprosse die nach oben gewendete Seite physiologisch viel mehr der Assimilation dient als die Unterseite, indem sie das Chlorophyll auffallend intensiv ausgebildet zeigt.

Der Querschnitt (Fig. 2) zeigt uns neben der charakteristischen abgeflachten Form zugleich auch den für jedes monokotyle Stammgebilde eigentümlichen Zentralzylinder der Gefäßbündel, der in ein stark verholztes, sklerenchymatisches Gewebe eingebettet liegt. Das assimilierende Gewebe bildet zwei Schichten, eine unter der Epidermis verlaufende, und eine gleich oder nahezu gleich stark entwickelte, die der Außenseite des Sklerenchymgewebes sich anlegt. Zwischen beiden Assimilationsgewebeschichten liegt eine Schichte größerer, chlorophyllloser Parenchymzellen, deren Hauptaufgabe wohl in der Wasserspeicherung liegt (Wassergewebe). Die Spaltöffnungen liegen ringsum gleich verteilt. Schließlich ist in der Richtung der Abflachung eine deutliche Förderung der Gefäßbündel oder — wenn man will — ein Zurücktreten derselben in entgegengesetzter Richtung an unserem Querschnitt nicht zu übersehen. Die letzte Tatsache erscheint in Hinsicht auf später zu beschreibende anatomische Befunde am Phyllocladium nicht ohne Wichtigkeit.

Fig. 3 läßt uns die Verhältnisse kennen lernen, die ein Querschnitt durch die Ansatzregion des Phyllocladiums vorstellt. Die Beziehung, die zwischen dem Phyllocladium und der Tragachse besteht, ist nun klar und übersichtlich. Man muß zugeben, daß diese Beziehung eine organisch enge ist, indem der Zentralzylinder der Gefäßbündel des Stammes in seiner seitlichen Verlängerung den Zentralzylinder bildet, der dem Phyllocladium schon angehört; auch andere Gewebearten des Stammes stimmen mit jenen des Phyllocladiums überein.

Die folgenden Abbildungen (Fig. 4, 5 und 6) sind dazu bestimmt, uns den anatomischen Bau der basalen Partie des Phyllo-

cladiums anschaulich zu machen. Der Schwerpunkt des Ganzen liegt im eigentümlichen Verhalten des Zentralzylinders.

Der Zentralzylinder, der anfänglich einen Strang von ovaler Querschnittsform vorstellt, geht allmählich in eine immer flacher werdende Platte über. Zugleich mit der seitlichen Abflachung bemerkt man, daß in der Richtung der Abflachung liegende Gefäßbündel die frühere Ausbildung und frühere Stärke behalten, während die nach oben und unten zu liegen kommenden Gefäßbündel allmählich rückgebildet werden. Die Anordnung des Xylem- und Phloëm-Teiles ist in dieser Region noch nicht blattartig, obwohl schon hier eine gewisse Neigung zum „Blatttypus“ nicht zu übersehen ist. In noch größerer Querschnittshöhe löst sich der Stereomzylinder auf, und zwar auf eine bemerkenswerte Weise. Es erfolgt nämlich dieses Auflösen zuerst von der einen Seite des Phyllocladiums, während die andere noch ihre mechanischen Elemente behält. Zugleich bemerkt man, daß in dieser Partie, wo der Stereomring noch ungestört beibehalten ist, die Gefäßbündel eine mehr der Achse sich annähernde Anordnung zeigen, während in der zweiten äquivalenten Partie die Gefäßbündel eine mehr an den „Blatttypus“ erinnernde Anordnung aufweisen (Fig. 6). Dieses ungleiche Verhalten der beiden aneinander grenzenden Gewebepartien ist leicht zu verstehen, wenn man die mechanische Inanspruchnahme der beiden Hälften des basalen Teiles des Phyllocladiums berücksichtigt. Die mit mechanischen Elementen versehene Randpartie des Phyllocladiums wird infolge eigentümlicher Drehung dem Tragblatte zugewendet und übernimmt die Aufgabe, die Phyllocladiumfläche in der gedrehten Lage aufrechtzuerhalten. Deshalb ist auch das Stereomgewebe in dieser Partie noch geblieben, während es in der zweiten, freien Randpartie schon verschwunden ist.

Besonders bemerkenswert erscheint mir dieses Verhalten der Gefäßbündel in den beiden Phyllocladiumteilen noch aus einem anderen Grunde zu sein. Es scheint nämlich, daß eine gewisse Korrelation zwischen dem Vorhandensein des gemeinsamen Stereomgewebes und der dem „Stammtypus“ entsprechenden Anordnung der Gefäßbündel besteht: daß erst in dem Moment als der Stereomzylinder aufgelöst wird, der Verlauf der Gefäßbündel dem „Blatttypus“ sich nähern kann<sup>1)</sup>.

Nach dem vollständigen Verschwinden des gemeinsamen Stereomzylinders ordnen sich die Gefäßbündel immer strenger median, und ihre Bestandteile, Xylem und Phloëm, nehmen allmählich eine dem Blatttypus entsprechende Stellung ein.

Fig. 7 stellt uns das Bild eines halben Querschnitts durch die Mitte des Phyllocladiums dar. Die Gefäßbündel sind in dieser

<sup>1)</sup> Dieser Gedanke findet eine gewisse Stütze in der Tatsache, daß die bei *Ruscus*-Arten in Form von Zentralzylinderchen in der ganzen Länge des Phyllocladiums verlaufenden Gefäßbündel ihre gemeinsamen Stereomstränge behalten (Bernátsky).

Region fast immer streng dem Blattypos entsprechend angeordnet. Ausnahmsweise findet man aber Phyllocladien, bei denen die Verteilung des Xylems und Phloëms eine diesem Typus nicht entsprechende ist, indem die Gefäßbündelachsen verschiedene Lage gegeneinander annehmen. Obwohl, wie schon erwähnt wurde, dieses Verhalten einen Ausnahmefall darstellt, bildet es gewiß eine wertvolle Stütze zugunsten der Auffassung der Stammnatur des *Danaë-Phyllocladiums*<sup>1)</sup>.

Der nähere anatomische Bau des Phyllocladiums ist in Fig. 8 veranschaulicht. Eine gewisse Dorsiventralität ist, außer der Anordnung der Xylem- und Phloënteile, in der etwas stärker ausgebildeten Chlorophyllschichte der Oberseite sowie in der ungleichen Verteilung des Spaltöffnungsapparates auf beiden Seiten des Phyllocladiums angedeutet.

Den Spaltöffnungsapparat näher zu untersuchen, das Verhalten desselben im Sinne derjenigen Ideen, die Porsch in seinem Buch über den Spaltöffnungsapparat<sup>2)</sup> geäußert hat, zu prüfen, war eine, für die Entscheidung der vorliegenden Frage viel versprechende Arbeit. Es war klar, daß im Falle, wenn das *Danaë-Phyllocladium* ein Caulomgebilde wäre, welches aus einem zentralgebauten Organ in ein flaches, blattartiges, mit manchen Charakteren der Dorsiventralität versehenes Assimilationsorgan übergegangen ist, der Spaltöffnungsapparat sich im Vergleiche mit der Unterseite auf der physiologischen Oberseite als stärker rückgebildet erweisen müßte. Die Untersuchung hat in jeder Hinsicht diese theoretisch postulierten Eigenschaften des Spaltöffnungsapparates bestätigt. Es hat sich gezeigt, daß der Spaltöffnungsapparat der Oberseite des *Danaë-Phyllocladiums* gerade als typisches Beispiel eines reduzierten Organs angesehen werden kann.

Da dieses Verhalten des Spaltöffnungsapparates einen der wichtigsten Beweise für die Caulomnatur des Phyllocladiums von *Danaë* und zugleich einen nicht unwichtigen Beitrag zur Geschichte der Rückbildung des Spaltöffnungsapparates überhaupt bildet, so sei mir erlaubt, die beobachteten Verhältnisse etwas genauer zu schildern.

Zuerst will ich die wichtige Tatsache erwähnen, daß an verschiedenen, von mir untersuchten Phyllocladien die Oberseite derselben sehr verschieden sich in bezug auf Spaltöffnungsapparat verhalten hatte. Der ursprünglichste Fall ist gewiß der, wo die Oberseite etwa 5—6mal weniger Spaltöffnungen trägt als die Unter-

<sup>1)</sup> Es erscheint also die Annahme wahrscheinlich, daß bei den xerophytisch stärker gebauten Phyllocladien der Gattung *Ruscus* gerade deshalb, weil sie xerophytisch mehr in Anspruch genommen werden, der zentrale Bau der Gefäßbündel samt dem gemeinsamen Stereomgewebe, und viele andere, den zentralgebauten Organen eigenartige Charaktere, erhalten geblieben sind, während sie im *Danaë-Phyllocladium* eine Veränderung erfahren haben, die dieses Organ dem „Blattypos“ so auffallend annähern.

<sup>2)</sup> O. Porsch: Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905, Abschn. II.

seite; ein Teil derselben ist reduziert. Ein zweites Extrem bilden diejenigen Phyllocladien, die auf der Oberseite nur vereinzelte Spaltöffnungen tragen, die größtenteils rückgebildet erscheinen. Im ersten Fall ist also der Spaltöffnungsapparat der Oberseite gut ausgebildet und funktionsfähig der Hauptmasse der Spaltöffnungen nach, obwohl die rückgebildeten Spaltöffnungen schon darauf hinweisen, daß der ganze Apparat in allmählicher Reduktion begriffen ist. In zweitem Extremfall, wo nur vereinzelte normal ausgebildete Spaltöffnungen den Gasaustausch versorgen, ist der Spaltöffnungsapparat physiologisch so gut wie ganz verschwunden. Die hier häufig uns begegnenden reduzierten Spaltöffnungen weisen uns deutlich auf die Art und Weise der allmählichen Reduktion hin.

Theoretisch kann man das Vorhandensein folgender zwei Fälle der Rückbildung der Spaltöffnungen als wahrscheinlich voraussetzen:

1. Normal entstandene, später durch Veränderungen in den Schließzellen außer Funktion gestellte Spaltöffnungen;
2. Die auf einem gewissen Stadium der ontogenetischen Entwicklung stehen gebliebenen Spaltöffnungen, die aus diesem Grund auch funktionsunfähig sind.

Beide Kategorien der rückgebildeten Spaltöffnungen finden wir in unserem Fall verwirklicht.

Die häufigsten Formen der rudimentären Spaltöffnungen stellen uns die Abbildungen Fig. 10—17 und 19 vor. Fig. 9 und 18 zeigen uns eine normale Spaltöffnung in Oberflächenansicht und im medianen Querschnitt. Den der normalen Spaltöffnung am nächsten stehenden Rückbildungstypus stellt uns Fig. 14 dar, wo eine der beiden Schließzellen viel kleiner ist als die andere, was natürlicherweise die physiologische Funktion des Apparates beträchtlich einschränken muß. Fig. 10—13 zeigen verschiedene Grade der Rückbildung, die Schließzellen erreichen können. Fig. 15—17 stellen uns schließlich den interessanten Fall dar, daß schon die erste Anlage der Spaltöffnung in ihrer weiteren Entwicklung gehemmt wurde und eine Epidermiszelle verblieben ist<sup>1)</sup>. (Vgl. Fig.-Erkl.)

Ich glaube, daß aus der Untersuchung des Spaltöffnungsapparates des Phyllocladiums der Gattung *Danaë* — obwohl die Resultate derselben nur in Kürze wiedergegeben wurden — doch ohne jedem Zweifel hervorgeht, daß die These, daß der Spaltöffnungsapparat in Wirklichkeit ein in vielen Fällen phylogenetisch sehr wertvolles Merkmal sein kann, auch in unserem Spezialfall als der Wahrheit entsprechend sich erwiesen hat. Die Verhältnisse, die wir am *Danaë*-Phyllocladium gefunden haben, stehen in vollem

<sup>1)</sup> Von einer näheren Beschreibung des in Rückbildung begriffenen Spaltöffnungsapparates muß ich an dieser Stelle absehen, da uns dieselbe zu weit führen würde.

Einklänge mit den allgemeinen Gesichtspunkten, die Porsch in seinem Buche über die Phylogenie des Spaltöffnungsapparates geäußert hat.

Auf Grund dessen, was wir schon früher über den Gefäßbündelverlauf und eben über den Spaltöffnungsapparat gesagt haben, gelangen wir zur folgenden theoretischen Vorstellung des Zustandekommens des Phyllocladiums der Gattung *Danuë*:

Infolge der Abflachung des ursprünglich zentral gebauten Zweiges ist es zur physiologischen Arbeitsteilung zwischen Ober- und Unterseite desselben gekommen. Die Oberseite verliert allmählich die Spaltöffnungen und übernimmt die Funktion der Assimilation; die Unterseite behält dagegen ihre Spaltöffnungen, vergrößert sogar die Zahl derselben, verliert einen Teil des Assimilationsgewebes, bekommt größere Interzellularen. — kurz gesagt: verhält sich am Schlusse des ganzen Veränderungsprozesses wie die Unterseite eines Laubblattes, während die Oberseite desselben sich der Oberseite eines xerophytisch gebauten Blattes annähert.

Da wir nun aber sehen, daß nicht alle Phyllocladien eines Individuums sich streng in jeder Beziehung gleich verhalten, sondern daß vielmehr eine ziemlich große Verschiedenheit in bezug auf die Ausbildung des Spaltöffnungsapparates, des Gefäßbündelverlaufes bei ihnen herrscht, so können wir daraus schließen, daß die Phyllocladien der Gattung *Danuë* noch nicht in ein physiologisches Gleichgewichtsstadium übergegangen sind, daß sie uns bei weitem nicht ein „fertiges“ Organ vorstellen, sondern gewissermaßen noch auf dem Wege zur Umbildung in dorsiventrale Flächenorgane begriffen sind.

Wenn wir jetzt mit diesen Befunden das anatomische Verhalten der Phyllocladien des nahe mit *Danuë* verwandten *Ruscus aculeatus* und *Ruscus hypoglossum* vergleichen wollten, so müssen wir zugeben, daß die Phyllocladien von *Danuë racemosa* anatomisch und physiologisch sich viel mehr dem Laubblatttypus nähern als die Phyllocladien der zwei genannten *Ruscus*-Arten. Die Reihenfolge der Ähnlichkeit ist die:

*Ruscus aculeatus* — *Ruscus hypoglossum* — *Danuë racemosa*.

*Ruscus aculeatus* besitzt derbe, stark xerophytisch gebaute Phyllocladien, die nur sehr schwache (im Assimilationsgewebe) oder gar keine Dorsiventralität zeigen. Der stammähnliche Gefäßbündelverlauf, der in ganzer Länge Zentralzylinderchen aufweist (vgl. Bernátsky), die gleiche, oder nahezu gleiche Verteilung der Spaltöffnungen auf beiden Seiten des Phyllocladiums, sind Eigenschaften, die in unserer Reihenfolge dem *Ruscus aculeatus* die ihm gegebene Stellung als berechtigt erkennen lassen. *Ruscus hypoglossum* besitzt große, etwas schwächer xerophytisch gebaute Phyl-



locladien, die eine schwache Dorsiventralität in der Chlorophyllschichte und einen noch mit Zentralzylinderchen ausgezeichneten Gefäßbündelverlauf aufweisen. Im Spaltöffnungsapparat zeigt sich auch ein schwacher Unterschied zwischen Ober- und Unterseite, indem die Oberseite neben den der Hauptmasse nach normalen Spaltöffnungen nicht selten auch Spaltöffnungen trägt, die dem Rückbildungstypus, der etwa der Fig. 14 entspricht, angehören.

Am höchsten in unserer Reihe steht *Danaë racemosa*, die im Gefäßbündelverlauf keine Zentralzylinderchen in ganzer Länge des Phyllocladiums, neben der schwachen Dorsiventralität in der Chlorophyllschichte zeigt. Der Spaltöffnungsapparat der Oberseite des Phyllocladiums besitzt alle typischen Charaktere eines in Reduktion begriffenen Organs.

Ich muß bemerken, daß ich diese Reihenfolge nicht etwa als eine phylogenetische ansehen will, schon deshalb nicht, weil die vergleichend-anatomische Untersuchung allein zu so weitgehenden Folgerungen nicht berechtigen kann. Die angegebene Reihenfolge soll nur den Grad und die Höhe der anatomischen Ausgestaltung uns veranschaulichen, die die drei von uns in Vergleich gezogenen Phyllocladienformen in bezug auf die steigende „Blattähnlichkeit“ angenommen haben.

Damit wäre die erste der anfangs gestellten Fragen erledigt. Die Antwort lautet: Der anatomische Bau der Assimilationsorgane von *Danaë* spricht unzweideutig zugunsten der Auffassung, daß diese Assimilationsorgane, die in Achseln von Schuppenblättern dem Stengel aufsitzen, in jeder Hinsicht wahre Caulomgebilde sind.

Nun schreiten wir zur Erörterung der Frage: wie verhalten sich anatomisch und morphologisch die Jugendblätter der *Danaë*-Keimpflanze.

Nach einem halbmondförmigen, dicken Cotyledo (Fig. 1, c) gelangen die Niederblätter zur Entwicklung, u. zw. in der Stellung  $\frac{1}{2}$ . Nach einer wechselnden Zahl derselben kommen ein (oder zwei) Laubblätter (vgl. das oben Gesagte), dann kommt wiederum eine Serie von Niederblättern, auf welche das zweite, resp. dritte langgestreckte Blatt folgt usw. Die äußere Ähnlichkeit dieser Blätter mit den Phyllocladien ist insofern ziemlich groß, als auch sie einen ziemlich starken xerophilen Habitus aufweisen. Abgesehen aber von dieser äußerlichen Ähnlichkeit kann man folgende Charaktere an den Jugendblättern konstatieren, die leicht bemerkbar sind, und sie von den Phyllocladien scharf unterscheiden lassen. Es sind das 1. scharfe Gliederung in die Blattspreite und den Blattstiel, der langgestreckt (zwei bis dreimal länger als die Blattlamina) und dessen Querschnitt dreieckig oder rhombisch ist; 2. die scheidige Ansatzstelle des Blattstiels an der Achse, die in so hohem Grade für monokotyle Laubblätter charakteristisch ist; 3. die dütenartige Zusammenrollung im jungen Zustand, was niemals an Phyllocladien

beobachtet wurde (vgl. Fig. 1); 4. die Dreinervigkeit der Blattspreite, die besonders am untersten Blatte zum Vorschein kommt. Wir sehen also, daß schon der Vergleich der äußeren Eigenschaften der Jugendblätter mit denen der Phyllocladien, keineswegs zur Aufstellung des Satzes führt, daß sie untereinander „in jeder Beziehung“ (Velenovsky 1907) gleich sind.

Wie aber bei dem Nachweise, daß die Phyllocladien der Gattung *Danaë* wirklich Kaulomgebilde sind, das entscheidendste Moment das Verhalten des Gefäßbündelverlaufes war, so wird auch die Blattnatur der *Danaë*-Jugendblätter durch die Merkmale des Gefäßbündelverlaufes definitiv entschieden werden. Die gefundenen Verhältnisse sind in Kürze folgende:

Von der Mutterachse treten drei starke Blattspurstränge in den Blattstiel (Fig. 28) ein; sie verlaufen in die Blattspreite, wo sie durch Abspaltung von Seitensträngen die stark entwickelte Nervatur derselben bedingen. An der Blattspreite kann man (wenigstens an dem Jugendblatt des ersten Jahres) die drei Hauptnerven deutlich unterscheiden (vgl. Fig. 1). Dieser Gefäßbündelverlauf ist sehr bezeichnend und geradezu typisch für viele monokotyle Blätter, — für ein Phyllocladium dagegen einfach undenkbar.

Den weiteren Beweis, daß die Jugendblätter von *Danaë* wahre Blätter sind, gibt uns der Vergleich derselben mit den verkümmerten Niederblättern. Diese Niederblätter zeigen eine ziemlich große Verschiedenheit untereinander, indem die des ersten Jahres alle häutig-schuppenförmig, die des dritten viel größer sind und in ihrer Form sich den großen Laubblättern annähern (vgl. Fig. 26 und Fig. 27). Der Gefäßbündelverlauf dieser Niederblätter entspricht im Prinzip dem der Jugendlaubblätter. Das ist leicht aus dem Vergleich der Fig. 26 und Fig. 27 mit dem schon über Jugendblätter Gesagten zu entnehmen. Andererseits sehen wir das an einer Reihe von Querschnitten (Fig. 20 bis 25), die von unten nach oben durch die Scheitelregion der Keimpflanze geführt wurden. (Näheres in der Figurenerklärung.) Daß auch diese Entwicklungsgeschichte der Blätter für die Blattnatur der assimilierenden Jugendblätter der Keimpflanze von *Danaë* spricht, ist klar, weil sie uns die Homologie derselben mit den Niederblättern vor Augen stellt.

Die Blattspreite der *Danaë*-Jugendblätter ist nach ihrem anatomischen Bau etwa einem Blatte von *Convallaria* analog gebaut. Dieses Blatt gehört in die Kategorie von Laubblättern, die dem Typus der isolateralen Blätter sich annähern und für die ganze Verwandtschaft der Asparageen charakteristisch sind. Der stark hervortretende Mittelnerv, die stärkere Ausbildung des Assimilationsgewebes auf der Oberseite sowie der streng blattartige Verlauf und die Orientierung der Gefäßbündel bedingen eine schwache Dorsiventralität derselben. Der Spaltöffnungsapparat steht auch im Einklang mit den genannten anatomischen Eigenschaften der Jugendblätter: Die Oberseite besitzt einen quantitativ schwach ent-

wickelten (etwa eine Spaltöffnung der Oberseite auf 15 der Unterseite) Spaltöffnungsapparat. Alle Spaltöffnungen der Oberseite sind normal ausgebildet und vollständig funktionsfähig, — lassen also keinen Vergleich mit dem Spaltöffnungsapparat der Oberseite des *Phyllocladiums* zu.

Auf eine Eigentümlichkeit der Jugendblätter der *Danaë*-Keimpflanzen will ich noch aufmerksam machen. Während das unterste Jugendblatt (also das des ersten Jahres) dem monokotylen Blattschema vollständig entspricht, indem es sich genau so verhält, wie wir das oben geschildert haben, zeigen die späteren Jugendblätter eine — vielleicht nicht unwichtige — Abweichung von diesem Typus. Der Unterschied zwischen dem ersten und den folgenden Jugendblättern liegt in dem Gefäßbündelverlauf. Bei dem untersten Blatte finden wir (vgl. oben) drei starke Gefäßbündel, die als Blattspurstränge die Achse verlassen, die ganze Länge des Blattstiels durchlaufen und erst in der Blattspreite ein Paar seitlicher Abzweigungen abgeben. Die späteren Jugendblätter verhalten sich insofern anders, als sie im Blattstiel sechs Gefäßbündel aufweisen, die die in der Fig. 29 angegebene Stellung zeigen. Auch der äußere Umriß des Blattstiels ist nicht wie bei dem untersten Blatte dreieckig, sondern rhombisch. Nun ist es interessant, das Zustandekommen dieses abweichenden Gefäßbündelverlaufes näher zu verfolgen. Die Figuren 20 bis 25 beziehen sich auf ein diesen Gefäßbündelverlauf im Blattstiele aufweisendes Jugendblatt des dritten Jahres. Wir sehen, wie die drei Blattspurstränge sich weit nach unten in der Achse verfolgen lassen, wie in höherer Region zu ihnen ein viertes Gefäßbündel kommt, das zuerst eine seitliche Lage hat und wahrscheinlich<sup>1)</sup> von einem der drei schon früher vorhandenen durch Abspaltung entstanden ist. Die starke Verdickung (vgl. die zitierte Figur) an der Stelle, wo dieses Gefäßbündel seine Lage hat, macht die Annahme wahrscheinlich, daß durch die weitere Verdickung in demselben Sinne eine rhombische Gestalt zustande kommt und das vierte Gefäßbündel dadurch in die Oppositionslage gegenüber den drei ursprünglichen Gefäßbündel übergeht. Das fünfte und sechste Gefäßbündel müßten in dem Fall — wenn unsere Deutung richtig ist, seitliche Abzweigungen des zweiten und dritten Gefäßbündels sein. Da sich aber nur ein Teil dieses Gedankenganges auf direkte Beobachtung stützt, so will ich von der weiteren Besprechung des Problems absehen, und nur das wirklich Konstatirte zusammenfassen:

Es besteht ein Unterschied im Gefäßbündelverlauf zwischen dem untersten Jugendblatt und den später zur Entwicklung gelangten; er scheint aber nicht ein prinzipieller zu sein. Der Weg, auf welchem die be-

<sup>1)</sup> Ganz sicher ist das nicht aus den vorhandenen Schnitten zu entnehmen.

schriebene Abweichung zustande gekommen ist, ist nur mit Wahrscheinlichkeit anzugeben.

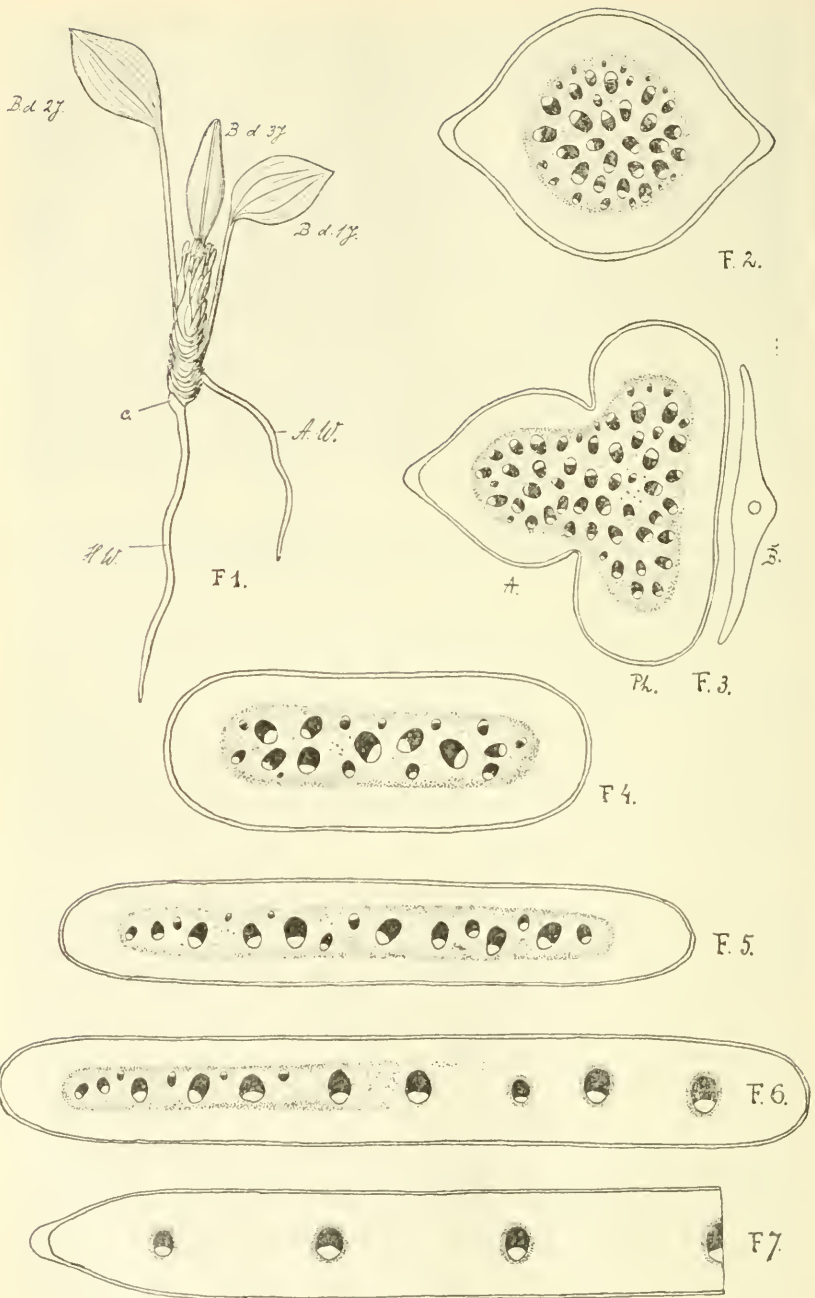
Die Vermehrung der Gefäßbündel in den Blattstielen der im zweiten und dritten Jahre zur Entwicklung gelangten Jugendblätter können wir als eine Abweichung auffassen, die durch mechanisch größere Inanspruchnahme des Blattstieles des oberhalb der Erde stehenden zweiten und dritten Blattes bedingt ist. Das unterste, von den anderen abweichende Jugendblatt des ersten Jahres (in dem von Velenovský in seiner Vergl. Morph. abgebildeten Falle waren es zwei) hat vielleicht deshalb sein ursprüngliches Verhalten in bezug auf Gefäßbündelverlauf beibehalten, weil es mit seinem Basalteile in der Erde sitzt, und deshalb keine sekundäre Verstärkung des Blattstiels braucht. Der Mangel an genauen Untersuchungen in der Richtung dieses interessanten Dimorphismus in bezug auf Gefäßbündelverlauf innerhalb der Jugendblätter einer und derselben Form erlaubt uns nicht dem Problem näher zu kommen. Von den möglichen Spekulationen wollen wir lieber absehen.

Indem wir nun alles, was wir über die Jugendblätter der *Danaë*-Keimpflanze erfahren haben, zusammenfassen, können wir die zweite Frage, die wir uns in Anfang gestellt haben, folgendermaßen beantworten:

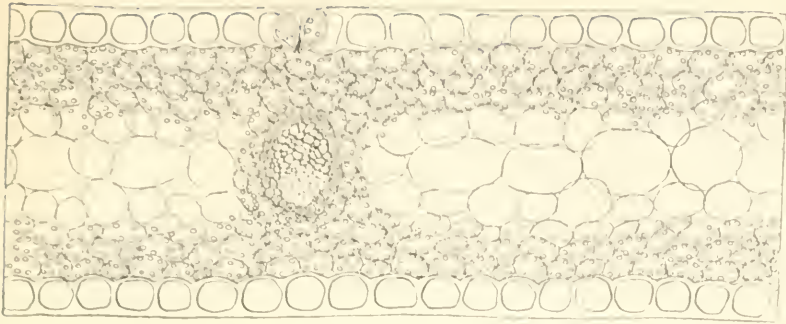
Die assimilierenden Organe der *Danaë*-Keimpflanze, die in der Form großer, langgestielter Blätter auftreten, sind wahre Laubblätter und nicht Produkte der sympodial sich fortsetzenden Achse; anatomisch nähern sie sich dem Typus der isolateralen Blätter. Es scheinen gewisse Unterschiede im Gefäßbündelverlauf zwischen den Jugendblättern verschiedener Jahresperioden zu bestehen, die nicht genügend aufgeklärt werden konnten.

Und schließlich die letzte von uns im Anfang aufgeworfene Frage: wie ist der Dimorphismus der assimilierenden Organe von *Danaë* zu verstehen; warum sind die Jugendblätter bei dieser Gattung erhalten geblieben, während sie bei den nächstverwandten *Ruscus*-Arten bis auf unseheinbare Schuppen rückgebildet wurden?

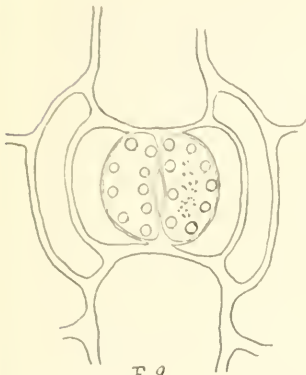
Der Annahme, daß die Jugendblätter bei der Gattung *Danaë* deshalb erhalten geblieben sind, weil diese Gattung die jüngste unter ihren Verwandten ist, also noch nicht der nötige Zeitraum der Pflanze zur Verfügung gestanden ist, um die nutzlos gewordenen Jugendblätter ganz aus ihrer Entwicklung zu eliminieren, widerspricht, oder scheint der Umstand zu widersprechen, daß die Phyllocladien gerade bei dieser Gattung ihre höchste „Blattähnlichkeit“ erreicht haben, also, nach unserem gewöhnlichen Kriterium der Organisationshöhe, phylogenetisch älter sein müssen, als ihre nächstverwandten, die noch sehr stammähnliche Phyllocladien tragen.



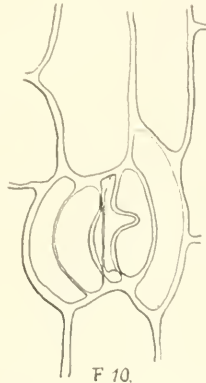
Figuren 1—7. Erklärung am Schlusse der Arbeit.



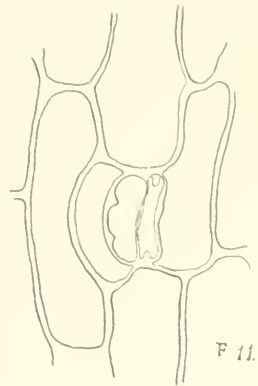
F 8.



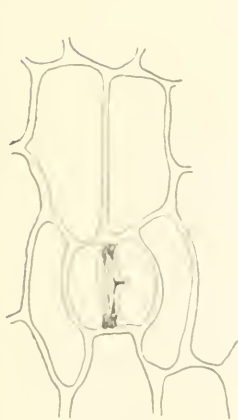
F 9.



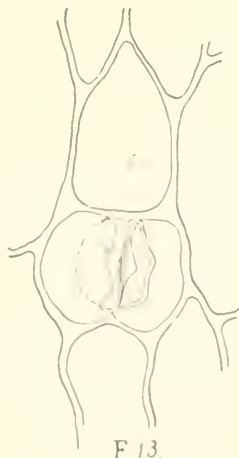
F 10.



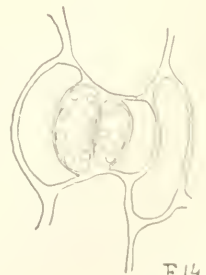
F 11.



F 12.

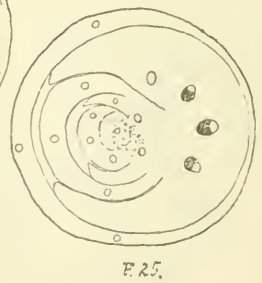
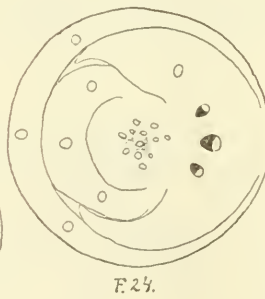
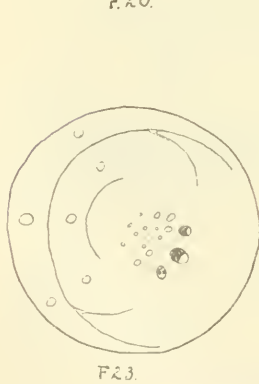
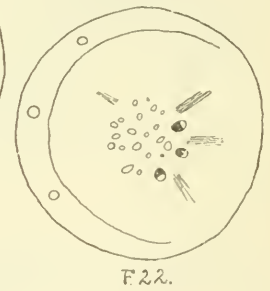
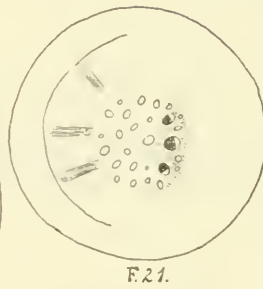
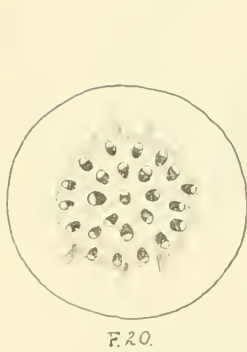
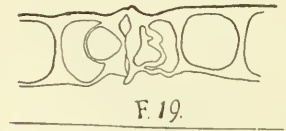
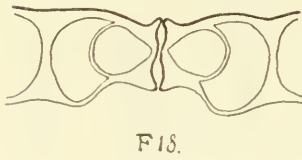
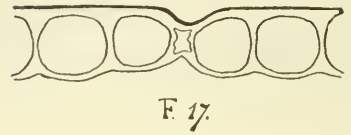
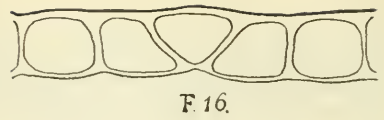
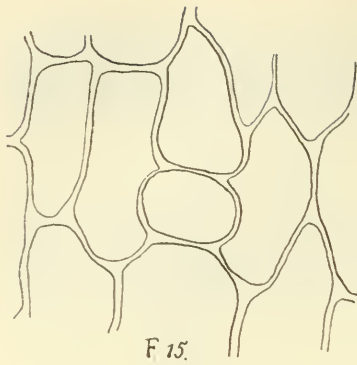


F 13.

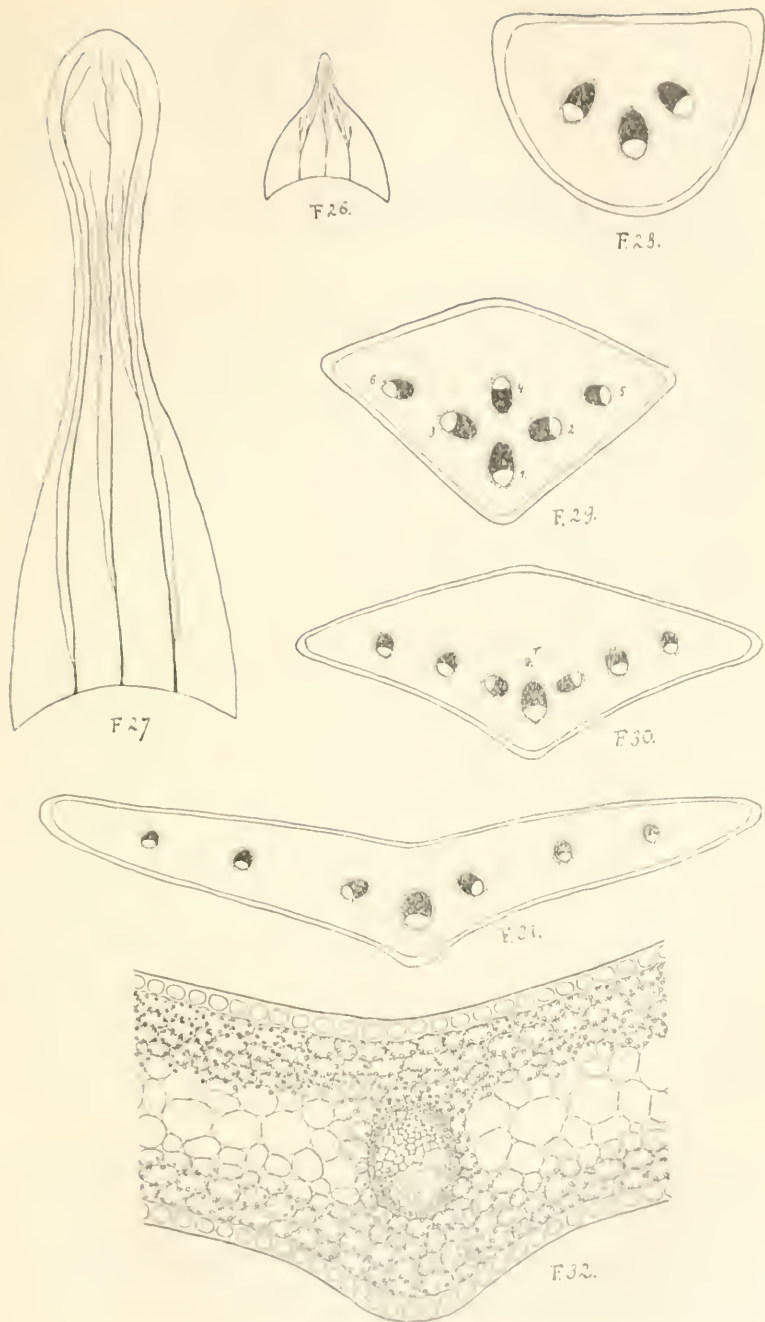


F 14.

Figuren 8—14. Erklärung am Schlusse der Arbeit.



Figuren 15—25. Erklärung am Schlusse der Arbeit.



Figuren 26—32. Erklärung am Schlusse der Arbeit.



Der Umstand, daß die Laubblätter an den Seitensprossen des älteren Wurzelstockes besonders dann zur Entwicklung gelangen, wenn der betreffende Sproß nicht in demselben Jahre sich normal weiterentwickelt und Phyllocladien trägt, sondern in seiner Entwicklung gehemmt wird, um erst im nächsten Jahre sich weiter zu entwickeln, scheint dafür zu sprechen, daß diese Laubblätter Hemmungsbildungen sind. Das normale Auftreten homologer Organe an der Keimpflanze widerspricht aber dieser Deutung, oder beschränkt wenigstens ihre Richtigkeit auf die Laubblätter der Verjüngungsprozesse.

Wenn die Keimpflanze der Gattung *Danaë* in Wirklichkeit „atavistische“ Blätter trägt, also die Blätter, die früher die *Danaë*-Urform allein getragen hat, und die später durch die dem funktionellen Zweck mehr entsprechenden Phyllocladien verdrängt wurden, so muß gewiß eine sehr starke, für uns in hohem Grade unklare ökologische Ursache gewirkt haben, die das Erhalten derselben ermöglicht hat. Denn wir müssen bedenken, daß einfach die Nützlichkeit der Laubblätter im Jugendstadium als Erhaltungsursache derselben in unserem Fall nicht genügen kann. Der Grund dieser Behauptung liegt in der Tatsache, daß die Jugendblätter anatomisch beinahe gleich gebaut sind (vgl. die entsprechende Figur und das oben Gesagte), wie die Phyllocladien selbst, also wohl auch die gleiche physiologische Rolle wie die letzten im Leben des Organismus spielen. Unter der Voraussetzung also, daß die Jugendblätter „atavistische“ Blätter sind, sind wir nicht imstande zu verstehen, warum die Pflanze ihre Phyllocladien überhaupt entwickelt hat, wenn sie den „atavistischen“ Blättern ähnlich geworden sind? Wahrscheinlich erscheint mir die Annahme, daß die Jugendblätter nicht „atavistische“ Blätter sind, sondern Blätter, die nur den Grundtypus der ursprünglichen Blätter beibehalten haben, sich aber in der Richtung der xerophilen Anpassung der Phyllocladien stark genähert, und es geradezu diesen xerophilen Anpassungsmerkmalen zu verdanken haben, daß sie nicht von den Phyllocladien verdrängt wurden. Dieser Gedanke findet eine gewisse Stütze in den Verschiedenheiten, die die Jugendblätter untereinander zeigen. Das von den übrigen Blättern abweichende erste Blatt (in bezug auf Gefäßbündelverlauf ursprünglicher) ist vielleicht am meisten „atavistisch“, während die späteren Blätter immer mehr diesen Typus verlassen und den vorteilhafteren xerophilen Habitus annehmen.

Meine für so weit gehende Schlüsse zu ungenauen Untersuchungen erlauben mir nicht, dieser Deutung einen höheren Wert beizumessen. Das Problem muß sich auf neue genaue vergleichende Untersuchungen stützen, wenn es definitiv aufgeklärt sein soll. Mir stand nicht das schwer zugängliche Material der Keimpflanzen von *Danaë* in größerer Zahl zur Verfügung, so daß ich mich mit den vorliegenden Ergebnissen begnügen mußte.

So bleibt die dritte im Anfang von uns gestellte Frage noch immer offen und harrt späterer Lösung.

Wien, im September 1908.

### Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Danaë racemosa*.

Fig. 1. Eine dreijährige Keimpflanze. *H. W.* Hauptwurzel, *A. W.* Adventivwurzel, *C* Cotyledo, *B. d. 1 J.*, *B. d. 2 J.*, *B. d. 3 J.*, Blätter des ersten, zweiten und dritten Jahres.

Fig. 2. Querschnitt durch die Achse unterhalb der Ansatzstelle eines *Phyllocladiums*. Die Punktierung bedeutet in dieser und allen anderen Figuren das sklerenchymatische Gewebe. Der Grad der Verholzung ist durch die Dichte der Punktierung angedeutet.

Fig. 3. Querschnitt durch die Ansatzstelle des *Phyllocladiums*. *A.* Achse, *Ph.* *Phyllocladium*, *B.* Schuppenblatt, in dessen Achsel das *Phyllocladium* steht.

Fig. 4 bis 7. Erklärung im Texte.

Fig. 8. Ein Teil des Querschnitts durch ein *Phyllocladium* (näheres im Texte).

Fig. 9 und Fig. 18. Eine normal gebaute Spaltöffnung in beiden Ansichten: Fig. 9. Oberflächenansicht. Schließzellen, Stärke führend. Fig. 18. Medianer Querschnitt.

Fig. 10 bis 17 und 19 stellen verschiedene Stadien der Rückbildung der Spaltöffnungen auf der Oberseite des *Phyllocladiums* dar.

Fig. 20 bis 25. Entwicklungsgeschichte der Blätter (näheres im Texte).

Fig. 26. Ein Niederblatt der Keimpflanze, das im ersten Jahre gebildet wurde.

Fig. 27. Ein Niederblatt des dritten Jahres.

Fig. 28. Querschnitt eines Blattstiels des untersten Blattes der Keimpflanze.

Fig. 29. Querschnitt eines Blattstiels des Blattes: *B. d. 3 J.*

Fig. 30. Ein Querschnittsbild aus der Übergangzone des Blattstieles in die Blattspreite (*B. d. 3 J.*), *r* der letzte Rest des vierten Gefäßbündels.

Fig. 31. Querschnittsbild der Blattspreite des Jugendblattes.

Fig. 32. Querschnitt des Jugendblattes. Die zentrale Partie mit dem Medianus.

## Bryologische Fragmente.

Von Viktor Schiffner (Wien).

### LVIII.

#### Eine verscholiene *Jungermania*.

Hübener hat in der *Hepaticologia germanica*, p. 87, sehr ausführlich eine *Jungermania flaccida* beschrieben, die er in der Ilse am Brocken 1830 gesammelt hatte. Er vermutete, daß damit *Jung.*

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [060](#)

Autor(en)/Author(s): Szafer W.

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der Assimilationsorgane von \*Danae racemosa\* \(L.\) Mönch. 254-271](#)