Morphologische und anatomische Studien über die Ruscus-, Danaë- und Semele-Phyllokladien.

Von

Gustav Daněk, Prag VI.

(Botan. Institut der k. k. böhm. Universität in Prag.)

Mit Tafel VIII und IX und 13 Abbildungen im Text.

Das strittige Problem der Phyllokladien bei den Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele (Liliaceae, Asparagoideae)* hat die Botaniker schon lange angeregt, für dasselbe eine richtige, der Wirklichkeit möglichst entsprechende Lösung zu finden. Über den morphologischen Wert dieser merkwürdigen Organe sind von verschiedenen Seiten verschiedene Deutungen gegeben worden, die sich auf mannigfache Tatsachen stützen und je nach der Verschiedenheit der botanischen Methoden auch verschiedene Wege einschlagen. Einige legen das Hauptgewicht auf die anatomische Struktur der Phyllokladien, indem sie aus derselben über die Entstehung und Bedeutung der vegetativen Organe der genannten Gattungen Schlüsse ziehen, andere wieder folgern aus morphologischen Tatsachen und abnormen Fällen, indem sie sich bestreben, durch die vergleichende Methode alle anscheinend abweichenden Erscheinungen auf allgemein gültige morphologische Regeln zurückzuführen.

Leider stimmen die Ansichten der verschiedenen Forscher über die morphologische Bedeutung der genannten Phyllokladien größtenteils nicht überein. In vielen Fällen widersprechen sie sich sogar. Die Phyllokladien der Gattung *Ruscus* zum Beispiel halten einige für Gebilde blattartigen Ursprungs, andere für Achsengebilde. — Die beiderseitig ins Treffen geführten Argumente können aber absolut nicht befriedigen, indem sie uns nicht über alle Fälle Aufklärung bieten, denen wir bei unserem Thema begegnen, oder Erklärungen geben, welche allzu kompliziert, ja zum Teil fast un-

verständlich sind. (So z. B. Čelakovskýs Auslegungen der terminalen, sterilen Phyllokladien.)

Die einfachste und wahrscheinlichste Auslegung, welche der Wirklichkeit am meisten entspricht, ist jene, derzufolge die blütentragenden Phyllokladien der Gattung *Ruscus* nichts anderes als ein Verwachsungsprodukt der flügelartig erweiterten blütentragenden Achsen und einer Blütenbraktee, also teilweise ein Kaulom- und teilweise ein Phyllomgebilde vorstellt.

Ich habe mir zur Aufgabe gemacht, alle diese Ansichten objektiv und kritisch zu prüfen und auf Grund einiger, in morphologischer und anatomischer Richtung hin angestellter Beobachtungen ein zusammenfassendes Urteil über den fraglichen Gegenstand abzugeben. Im Interesse der Sache selbst wäre es von Vorteil, wenn dieser wissenschaftlichen Frage von Seite der Botaniker größere Beachtung gewidmet werden würde. Die „Phyllokladien" der Gattung *Ruscus* sind allgemein bekannt und werden als klassisches Beispiel der Phyllokladien in allen botanischen Werken angeführt, obzwar dieselben, wie es scheint, überhaupt keine Phyllokladien sind.

Was die historische Entwicklung der ganzen Frage betrifft, so will ich dieselbe nur in Kürze und nur insofern berühren, als sie mit ihr in Zusammenhang steht.

Die alten Botaniker hielten die flachen, blattartig entwickelten Organe der Gattung *Ruscus* und ihrer Verwandten meistens für wahre Blätter; darnach hat Linné auch den Artnamen für *Ruscus Hypoglossum* und *Ruscus Hypophyllum* geschaffen. (Siehe auch: Willdenows Anleitung, p. 561: „*Ruscus aculeatus.* Die Blätter auf der Oberfläche blühend . . .;" Host: Flora austriaca. Vol. II. p. 657: „*Ruscus aculeatus*: R. erectus, foliis ovatis apice pungentibus . . . *Ruscus Hypophyllum:* R. caule erecto, foliis oblongo-ovatis vel lanceolato-ovatis . . ."; Wilbrand: Handbuch, p. 675: „*R. aculeatus. R.* fol. ovato-lanceolatis mucronato-pungentibus supra floriferis. — *R. Hypoglossum. R.* fol. supra floriferis sub foliolo. — *R. Hypophyllum. R.* fol. ellipticis mucronatis subtus floriferis. — *R. androgynus. R.* fol. margine floriferis. — *R. racemosus. R.* fol. oblique lanceolatis acuminatis, racemo terminali" etc. etc.)

Manche hielten die Phyllokladien der Gattung *Ruscus* auch für Achsengebilde — also für wirkliche Phyllokladien, abgeplattete Zweige. (Nees ab Esenbeck: Genera: „Frutices perennantes foliis squamaeformibus et ramulis foliaceo-dilatatis florigeris insignes.") Wir sehen also, daß über die Herstammung der Phyllokladien bei unseren Gattungen der Asparageen schon in den ersten Anfängen des botanischen Studiums ganz gegensätzliche Ansichten zur Äußerung gelangten.

Der erste, der von beiden oben hervorgehobenen einseitigen Standpunkten Abstand nahm und sich bemühte, die Phyllokladien der Gattung *Ruscus* kritischer zu erklären, war Koch in seiner „Synopsis florae germanicae et helveticae". Koch unterscheidet schuppenartige Stengel- und Zweigblätter, dann Blätter der blütentragenden Zweige; von letzteren sagt er, daß sie sich

gemeinschaftlich mit dem Blütenzweige zu einem blattartigen Gebilde erweitern und miteinander verwachsen. Das erweiterte und mit dem Blatte zusammengewachsene Zweiglein endige oft in der Mitte des blattartigen Gebildes mit einem terminalen Blütenbündel. („. . . ramulorum (folia) vero cum ramulo in folium ovatum vel oblongum dilatata et cum ramulo connata. Ramulus adnatus . . . in medio folii terminatus est, ibidem saepe florum fasciculum fert.") Über die terminalen und sterilen Phyllokladien gibt er keine Erklärung.

Askenasy (in seinen „Botanisch-morphologischen Studien") bemühte sich, diese (Kochs) Erklärung zu entkräften, namentlich durch die Beobachtung der Entwicklung im Jugendstadium. Allerdings vermochte er auf diesem Wege nicht zu stichhaltigen morphologischen Schlüssen zu gelangen, weil die Entwicklung in der Jugend über die morphologische Bedeutung der Pflanzenorgane nicht entscheiden kann, was eine schon mehrfach bewiesene Tatsache ist. Askenasy erkennt zwar einige Tatsachen an, die Kochs Behauptung unterstützen, vermag aber mit dieser Ansicht die sterilen Phyllokladien nicht zu verbinden, was heute allerdings als ausschlaggebender Grund nicht angesehen werden kann, weil auch die nichtblühenden Phyllokladien auf gleiche Weise durch die neueste Auslegung Velenovskýs gut zu erklären sind.

Im Jahre 1877 erschien die französische Abhandlung Duval-Jouves und sieben Jahre darauf im „Bulletin de la Société Botanique de France" die Arbeit van Tieghems, die sich mit der Deutung der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* befaßt. Beide genannten Autoren, die ihre Gründe auf anatomische Beobachtungen stützen, stimmen mit Koch überein und begründen die Richtigkeit ihrer Ansichten durch die Anordnung und Orientierung der Gefäßbündel in den Phyllokladien.

Duval-Jouve weist zunächst auf die Einseitigkeit der Ansichten der Autoren in dieser Frage hin. So zitiert er zum Beispiel: Turpin, De Candolle, A. de Saint Hilaire, Martins, Knuth. Dann geht er zur Deutung Kochs über, indem er mit Unrecht angibt, daß derselbe den Gedanken über die Zusammensetzung der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* aus Nees von Esenbeck übernommen habe. Dieser Irrtum entstand dadurch, daß Koch nach seiner Erklärung Nees von Esenbeck zitiert, was sich aber bloß auf die Beschreibung und Abbildung in seinen „Genera" bezieht, wie dies auch schon Čelakovský in seiner Arbeit „Über Kladodien der Asparageen" (p. 6) erläutert hat. Duval-Jouve formuliert dann die Meinung Kochs folgendermaßen: „. . . est un organe composé: composé d'un ramule soudé à une feuille jusque vers le milieu de cette feuille, où il se termine en portant souvent des fleurs." Mit Rücksicht darauf untersuchte er, ob die anatomische Struktur der Phyllokladien ihre Abstammung begründet, und ob sich die Bestandteile verschiedenen Ursprungs auch durch verschiedene Anordnung der Gefäßbündel unterscheiden („la première devra nous montrer les éléments d'un rameau et d'une feuille, et la seconde être reduit aux seuls éléments d'une feuille.") Und wirklich stimmt

nach seinen Beobachtungen die anatomische Struktur mit der morphologischen Bedeutung der einzelnen Bestandteile der Phyllokladien, wie dieselbe durch Koch angedeutet worden ist, überein. Auf dem Querschnitt des unteren Teils fand Duval-Jouve einen Zentralzylinder von Gefäßbündeln insgesamt gegen die Mitte zu orientiert — also ein anatomisches Merkmal der Achsengebilde. Im oberen Teile aber, oberhalb des Blütenstandes, fand er bloß einfache Gefäßbündel in einer Fläche geradeso ausgebreitet, wie es bei Blättern der Fall zu sein pflegt.

Bezüglich der Phyllokladien behauptet er auf Grundlage der anatomischen Struktur, daß es bloße Blätter seien. („Jci, à la simple vue, on constate que la nervure médiane de ces «feuilles steriles» est mince et uniforme sur toute sa longeur, et les sections transversales et longitudinales montrent également que, sur toute son étendue, cette nervure est simple, non striée et ne présente nulle part le cylindre central d'un ramule: c'est, en un mot une feuille normale, réduite à elle seule et sans soudure à un ramule.") Zum Schlusse wendet sich Duval-Jouve zur Analogie des Blütenstandes und der Blüten, die auf die Stützbraktee vorgeschoben sind. (*Thesium ebracteatum*, *Bougainvillea*, *Erythrochyton*, *Tilia* etc.)

Van Tieghem setzte die anatomische Untersuchung seines Vorgängers fort und bestätigte dessen Folgerungen in vollem Maße. Nach einer kurzen historischen Einleitung untersuchte er zunächst die sterilen Phyllokladien und verglich dann deren Verhältnisse mit anderen Pflanzen, welche Phyllokladien und Brachyblaste entwickeln. Der anatomischen Struktur nach ist das sterile Phyllokladium ein adossiertes Blatt, welches die verkümmerte Achse terminal abschließt.

Den Zentralzylinder der Gefäßbündel, wodurch die Achse charakterisiert wird, findet er bloß auf der Basis der sterilen Phyllokladien — also nur in einem kurzen, der verkürzten axillären Achse entsprechenden Teile. In der Fortsetzung sind dann die Gefäßbündel in einer Fläche ausgebreitet. Diese Struktur zeigt uns also zugleich mit der gleichmäßigen Orientierung von Xylem und Phloëm der einzelnen Gefäßbündel ganz deutlich die laubartige Eigenschaft des sterilen Phyllokladiums. Die fertilen Phyllokladien haben, der anatomischen Struktur nach zu schließen, ganz denselben Wert, nur mit dem Unterschiede, daß die Zweige mit einem Blütenstande abgeschlossen und mit ihnen verwachsen sind. Diese kleinen Zweige sind am Phyllokladium in der Form des starken, von der Basis bis zum Blütenstande reichenden Nervs sichtbar. Dieser Nerv weist auf dem Querschnitt eine charakteristische Struktur des Zentralzylinders der Gefäßbündel auf.

Im Jahre 1892 erschien in böhmischer Sprache in den Abhandlungen der böhmischen Akademie in Prag die Arbeit Velenovskýs „O phyllokladiích rodu *Danaë*". Der genannte Autor beschrieb in dieser Publikation und versah mit Zeichnungen die grundständigen, konvallarienartigen Blätter der Gattung *Danaë*, von denen schon Askenasy Erwähnung tat. Daß diese Gebilde wahre Blätter sind, ist ganz zweifellos. Die axillären Phyllokladien von *Danaë*

racemosa haben dieselbe Form der Blattspreite, haben fast dieselbe Nervatur, sind gleich glänzend und stimmen in jeder Beziehung mit grundständigen echten Laubblättern überein. Auf Grund dessen beweist der Autor, daß dieselben auch echte Laubblätter sind, freilich Blätter, welche die verkürzten axillären Kurztriebe (Brachyblasten) terminal abschließen. Er vergleicht weiter die Blütenverhältnisse der Gattungen *Ruscus* und *Danaë* und gelangt zu dem Schlusse, daß es hier auffallende Übereinstimmungen gibt, welche darauf hinweisen, daß die Phyllokladien der Gattung *Ruscus* im fertilen Zustande ebenso, wenigstens im oberen Teile (oberhalb des Blütenstandes) von Phyllomursprung, also vergrößerte und flügelartig herablaufende Brakteen sind. Das beweist auch die auffallende Ähnlichkeit der die Infloreszenz unterstützenden Braktee mit dem Oberteile des Phyllokladiums.

Čelakovský in seiner Arbeit „O kladodiích Asparageí" vom Jahre 1893 übergeht nach einer umfangreichen Kritik der bisherigen Ansichten zur Schilderung der Phyllokladien bei den einzelnen Gattungen der Familie der Asparageen und gelangt zu dem Schlusse, daß sämtliche Asparageen ihre Achsen blattartig erweitert — demnach Phyllokladien haben. Achsengebilde sind nach Čelakovský auch die Phyllokladien von *Danaë racemosa*, von *Semele androgyna* und von *Ruscus*. Die Hauptgründe, die er dafür anführt und denen zufolge jeder moderne Morpholog diese blattartigen Organe für Kaulomgebilde betrachten müsse (freilich nur nach der Ansicht Čelakovskýs!), sind kurzgefaßt folgende: Diese Organe wachsen direkt aus den Achseln der schuppenartigen Blätter auf dem Stengel, was für Blätter ganz undenkbar ist. Ferner tragen sie Deckblätter und Blütenstände in ihren Achseln, was nur auf Achsen möglich ist. —

Diese Gründe beweisen aber fast gar nichts, da sie unvollständig sind. Es behauptet doch niemand, daß die vegetativen Organe der Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* echte Blätter seien, sondern lediglich, daß sie teilweise aus Achsen — und teilweise aus Blattelementen zusammengesetzt sind. Doch darüber noch weiter unten mehr.

Die Deutungen Čelakovskýs sind zumeist weitschweifig und manchmal so kompliziert, daß sie schon dadurch Mißtrauen erwecken. In anatomischer Hinsicht beruft er sich auf Duval-Jouve und Van Tieghem.

In seiner Pflanzenteratologie vom Jahre 1894 nimmt Penzig keinen besonderen Standpunkt in unserer Frage ein, sondern führt er nur die bisherigen Meinungen an. Er beschreibt dann einige von verschiedenen Forschern beobachtete Abnormitäten. Eine Erklärung dazu liefert er aber nicht.

Eine ausführliche Arbeit über die Assimilationsorgane der Asparageen (Die Assimilationsorgane der Asparageen) publizierte im Jahre 1897 Reinke. Er nimmt einzelne Gattungen und Arten der Asparageen durch und berücksichtigt meistens die anatomischen Verhältnisse ihrer vegetativen Organe. Dabei verteidigt er überall die Ansicht, daß diese Organe Achsengebilde

seien. Seine anatomischen Beobachtungen weisen aber manchmal darauf hin, daß dieselben sich ebenso wie die Blätter verhalten, was Reinke auch bezüglich der Gattung *Danaë* zugibt. (Z. B.: . . . . „so daß auch in dieser Hinsicht ein Kladodium sich wie ein Blatt zu verhalten scheint.") Hierauf werden wir später noch zurückkommen.

Bei der Gattung *Ruscus* fand er in dem unteren Teile des Phyllokladiums im charakteristischen Mittelnerv einen Zentralzylinder der Gefäßbündel. Aber die übrigen Gefäßbündel sind einfach gebaut. Seine Bestandteile (Xylem und Phloëm) sind der unteren und oberen Seite des Phyllokladiums zugewandt. („Ein Schnitt oberhalb der Braktee, beziehungsweise des Blütenstandes ergab nur einfache Gefäßbündel, deren Phloëm der morphologischen Unterseite, deren Xylem der Oberseite des Kladodiums zugekehrt ist.") Der obere Teil des Phyllokladiums stellt sich also im Durchschnitt ebenso wie ein Blatt dar. Die etwa in der Mitte des Organs aufwachsende Braktee hat nach Reinke dieselbe anatomische Struktur, wie der Oberteil des Phyllokladiums. Sie ist demnach in dieser anatomischen Hinsicht mit ihm gleichwertig. Bei Phyllokladien von *Semele androgyna* zeigt der Durchschnitt der stärkeren, zu den Blütenständen hinstrebenden Nerven, den charakteristischen Zentralzylinder der Gefäßbündel. Die übrigen Partien zeigen allerdings einen, dem Blatte entsprechenden anatomischen Aufbau.

Am interessantesten hierbei ist, daß Reinke die grundständigen echten Blätter, welche Braun im Jahre 1859 untersuchte, anführt. Diese grundständigen Blätter sind vollständig homolog mit den konvallarienartigen Blättern von *Danaë racemosa*. Obwohl die anatomische Struktur der Phyllokladien der Gattungen *Danaë*, *Semele* und *Ruscus* der Struktur der Blätter in vollem Maße entspricht, hält sie Reinke dennoch für echte Phyllokladien, oder für echte, abgeplattete Achsen.

Im Jahre 1903 veröffentlichte Velenovský eine neue Arbeit „Zur Deutung der Phyllokladien der Asparageen". Diese Abhandlung ist einerseits eine Reproduktion der schon oben zitierten, in böhmischer Sprache früher erschienenen Arbeit des genannten Autors über dieses Thema, andererseits eine Revision und Erweiterung seiner diesbezüglichen Forschungen. Auf Grund seiner Beobachtungen und Vergleichungen der einzelnen Fälle und Erklärungen einiger interessanter und für die Abstammung der Phyllokladien überaus wichtiger Abnormitäten gelangt Velenovský zu nachstehenden, unwiderleglichen, hier in Kürze zusammengefaßten Resultaten:

1. Die blattartigen Gebilde in den Brakteenachseln auf den Stengeln von *Danaë racemosa* sind echte terminale Laubblätter, welche einen terminalen Kurztrieb abschließen und den konvallarienartigen, grundständigen Blättern homolog sind.

2. Das blütentragende Phyllokladium von *Ruscus* besteht aus einer Achse, welche mit einer terminalen Infloreszenz abschließt (die erste Blüte dieser Infloreszenz gleicht der Blüte von *Danaë* und aus zwei in der Mediane stehenden Brakteen, von denen sich eine

bedeutend vergrößert und in die Fortsetzung der flügelartig erweiterten Achse stellt, während die gegenständige, kleine Braktee dann den Blütenstand stützt.

3. Das sterile Phyllokladium von *Ruscus* ist ein terminales Blatt, welches den achsenständigen Brachyblast abschließt.

4. Das blühende, flache Gebilde von *Semele* gleicht ebensovielen blühenden, flachen Gebilden von *Ruscus*, als es Infloreszenzen enthält.

5. Die flachen, grünen Gebilde von *Myrsiphyllum* und die nadelartigen Gebilde bei *Asparagus* sind echte Phyllokladien, also Kaulomgebilde.

Diese Deutung Velenovskýs erklärt ganz vollständig alle Modifikationen der blattartigen vegetativen Organe der Asparageen. Diese Auslegung entspricht auch der Wirklichkeit am meisten. Durch Velenovský wurde also die Frage der Phyllokladien von *Ruscus*, *Danaë*, *Semele*, *Myrsiphyllum* und *Asparagus* definitiv gelöst.

Trotzdem verteidigt Bernátsky in seiner im Jahre 1904 erschienenen Abhandlung (Das Ruscus-Phyllokladium) wieder die reine Kaulomnatur der Phyllokladien der Asparageen, namentlich der Phyllokladien von *Ruscus* (— — „daß das Ruscus-Phyllokladium morphologisch ein reines Kaulomgebilde vorstellt, daß die anatomische Struktur desselben ebenfalls einzig und allein nur ein Stengelorgan erkennen läßt.“)

Seine Folgerungen begründet Bernátsky folgendermaßen: Der vegetative Sproß schließt immer mit einem Achsengebilde ab. (Ein unrichtiges Argument!) Die Entwicklung in der Jugend zeigt verschiedene Eigenschaften des oberen Teiles des Phyllokladiums und der gegenständigen Stützbraktee. (Die Entwicklung aber entscheidet über die morphologische Bedeutung eines Organs nicht!) Die Zusammensetzung und Orientierung der vegetativen Teile der jungen Knospe weist auf die Kaulomnatur des Phyllokladiums hin etc. —

Bernátsky hält den Achsencharakter des Phyllokladiums für bewiesen. („Ich glaube nach allem, daß an der reinen Kaulomnatur des Ruscus-Phyllokladiums nicht mehr gezweifelt werden kann.“) Dann bespricht er die anatomischen Verhältnisse der Phyllokladien und auf Grund einiger Umstände behauptet er, daß die Anatomie derselben nur auf die Kaulomnatur hinweist.

In seinem Bestreben, alle vegetativen Organe der Asparageen als Achsengebilde auszulegen, gelangt Bernátsky endlich dahin, daß er auch die grundständigen Laubblätter einiger Asparageen für nichts anderes, als für terminale, die sympodiale Achse abschließende Kaulomgebilde erklärt. Die Arbeit Bernátskys ist nicht nur die Negation der Auslegungen aller bisherigen Forscher, sondern auch die Ableugnung von Fakten, an deren Stelle in der Arbeit nichts anderes geboten wird, als unlogische und unüberlegte Behauptungen. Wir werden noch Gelegenheit haben, im weiteren Verlaufe unserer Auseinandersetzungen auf die Arbeit Bernátskys

einigemal zurückzukommen und deshalb lassen wir vorläufig an dieser Stelle von der weiteren Analyse seiner Ausführungen ab.

In seiner „Vergleichenden Morphologie“ (II. Teil) vom Jahre 1907 faßt Velenovský alle bisherigen Resultate seiner Forschungen über die Phyllokladien der Asparageen zusammen. Im Jahre 1908 publizierte L. Marcello eine Arbeit über die morphologische Bedeutung unserer Phyllokladien. („Sulla constituzione morfologica del cladodio presso le Asparagacee e specialmente pel genere *Ruscus*.“ Boll. Soc. Natur. Napoli XXII. (1908) 89–109.)

Die neueste Arbeit, welche die Assimilationsorgane von *Danaë racemosa* behandelt, ist die Abhandlung Szafers aus dem Jahre 1910 („Zur Kenntnis der Assimilationsorgane von *Danaë racemosa* (L.) Mönch“). Auch dieser Autor legt ebenso wie Bernátsky das meiste Gewicht auf die anatomische Struktur der Phyllokladien, behauptet aber, daß es Organe von Kaulomnatur seien. Die konvallarienartigen, grundständigen, flachen Gebilde von *Danaë* sind nach Szafer echte Laubblätter. Bis zu welchem Maße die Folgerungen Szafers berechtigt sind, wird gleichfalls im weiteren Verlaufe der vorliegenden Abhandlung zur Erörterung gelangen.

Bei unserer Analyse wollen wir nachstehenden Vorgang beobachten:

1. Es wird obenan auf die interessante Nervatur der Phyllokladien von *Ruscus*, *Danaë* und *Semele* verwiesen und werden dann für die morphologische Bedeutung wichtige Schlüsse daraus abgeleitet werden.

2. Hierauf werden Erklärungen einiger neuer, bei der Gattung *Ruscus* beobachteter Abnormitäten folgen und wird die Benutzung dieser Abnormitäten zur Auslegung der Kaulom- und Phyllomnatur der Phyllokladien erörtert werden.

3. Schließlich soll eine eingehende Revision der anatomischen Beobachtungen, welche von den einzelnen Autoren an Phyllokladien der Asparageen gemacht worden sind, dann die Diskussion darüber folgen, inwieweit die anatomischen Verhältnisse der Phyllokladien mit ihrer morphologischen Bedeutung übereinstimmen.

I. Die Nervatur der „Phyllokladien“.

Auffallend und charakteristisch für die morphologische Bedeutung der Phyllokladien von *Ruscus*, *Danaë* und *Semele* ist schon die Nervatur dieser Gebilde selbst, die uns auch nur bei bloßer makroskopischer Untersuchung ihre Zusammensetzung andeutet. Die Nerven zeigen auf der Oberfläche des Organs und besonders des Blattes Stellen, wo die Gefäßbündel durchlaufen, und wenn wir dem Fortgang der Nerven nachgehen, können wir zugleich den Verlauf der Gefäßbündel verfolgen. Auf den besonderen Charakter der Nervatur der Phyllokladien der genannten Gattungen

der Asparageen wurde bisher in der Literatur mit dem gebührenden Nachdruck nicht aufmerksam gemacht.

Ruscus Hypoglossum. Bei dieser Art, ebenso wie bei den übrigen zwei Vertretern der Gattung *Ruscus* fällt auf dem blütentragenden Phyllokladium (Abb. 1) markant ein besonders stark hervortretender Nerv (*a*) ins Auge, der durch die Mitte der unteren Hälfte des Phyllokladiums verläuft und deutlich etwa inmitten desselben mit einem Blütenstande in der Achsel der Stützbraktee (*d*) abschließt. An diesen Stellen ändern sich plötzlich die Verhältnisse. Der erwähnte Mittelnerv ist aus einem Zentralzylinder der Gefäßbündel gebildet, was wir später noch erklären werden und mündet in den terminalen Blütenstand. In die weitere Fortsetzung des Phyllokladiums einer- und in die Stützbraktee der Infloreszenz anderseits entsendet er zwei viel schwächere Nerven (*b*). Diese beiden Nerven kann man ganz gut auf den Rückseiten sowohl des Phyllokladiums als auch der Stützbraktee in der Fortsetzung des unteren starken Mittelnervs beobachten. Neben diesen Nerven sehen wir einige schwächere Nerven auf den beiden Gebilden und von diesen wieder auf jedem je zwei hervortreten (*c*), welche gleichmäßig dem Mittelnerv entlang durchlaufen und sich von den Mittelnerven nur wenig durch ihre Stärke unterscheiden.

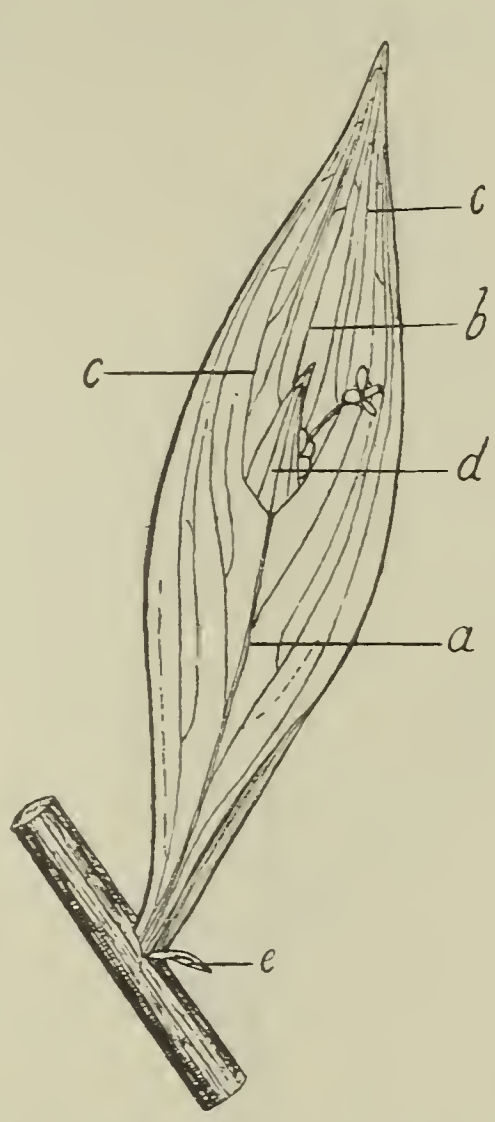


Abb. 1. Das blütentragende Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum*.

a Der von der Basis bis zu dem Blütenstand führende Mittelnerv. *b* Der mittlere, *c* der seitliche Nerv der vergrößerten und mit den Achsenflügeln zusammengewachsenen Stützbraktee. *d* Die seitenständige, den Blütenstand unterstützende Braktee. *e* Die schuppenartige Stützbraktee, aus deren Achsel das Phyllokladium hervorwächst.

Diese Übereinstimmung in der Nervatur der Stützbraktee und des oberen Teils des Phyllokladiums ist auffallend. Bernátsky beobachtete diese Nervatur, als das ganze Phyllokladium noch nicht entwickelt war, in einem Stadium, wo die beiden Teile (die Fortsetzung des Phyllokladiums und die Braktee) gleich groß waren, und fand, daß beide Organe durch ihre Nervatur sich sehr unterscheiden. („Der wichtigste Unterschied aber zeigt sich im Verlauf der Gefäßbündel, die als Nerven auch makroskopisch wahrnehmbar sind. In das Stützblatt treten aus dem Stengel drei voneinander unabhängige, unverzweigte »Nerven« ein, die mehr oder minder kurz vor der Blattspitze enden. — In das Phyllokladium tritt dagegen ein einziger Nerv ein, der sich innerhalb des Organs in Teile spaltet und bei der Spitze desselben wieder zusammenschließt.“)

Aber eine genaue Untersuchung eines zur vollkommenen Entwicklung gelangten Phyllokladiums, welche wir an sehr reichlichem Material vorgenommen haben, bestätigt die Beobachtungen Bernátskys keineswegs, denn es tritt, wie ich schon oben erwähnt habe, nicht bloß ein einziger Nerv in die Fortsetzung des Phyllokladiums, und dieser Nerv spaltet sich dann nicht etwa weiter, sondern wir können schon vom Anfang des Oberteils des Phyllokladiums an drei bedeutende Nerven, einen Mittel- und zwei Seitennerven, außer einigen schwächeren Nerven ebenso wie bei der gegenständigen Stützbraktee beobachten.

Es ist übrigens ein Fehler gewesen, daß Bernátsky seine Beobachtungen an einem jungen, noch nicht gehörig entwickelten Phyllokladium anstellte, da erst das erwachsene Phyllokladium durch seine so charakteristischen Anordnungen des Nervensystems eine vollkommen klare Ansicht bietet.

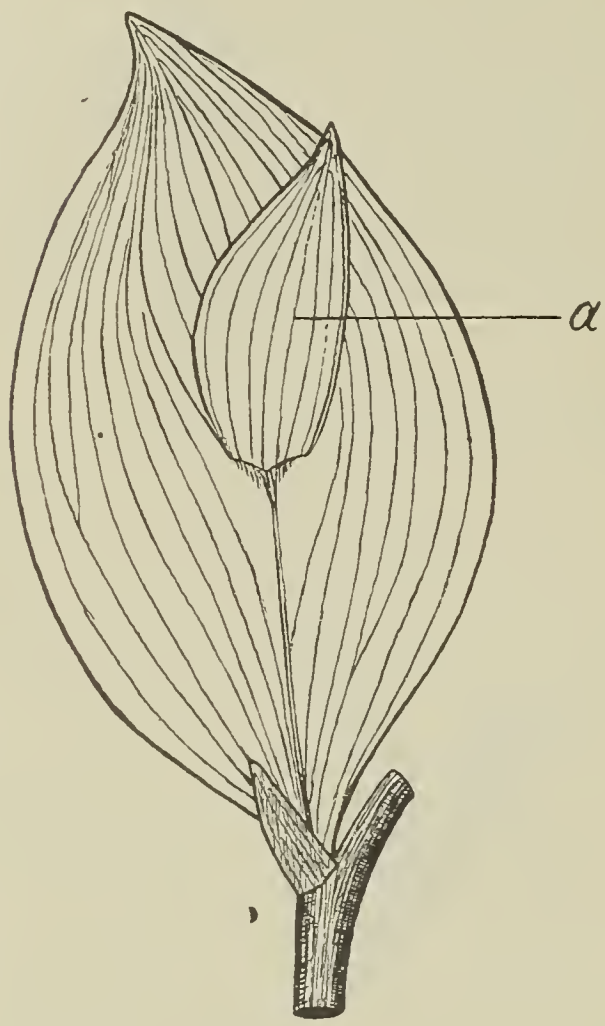


Abb. 2. Das blütentragende Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum* mit sehr stark entwickelter seitenständiger Stützbraktee.

Auch die zweite Beobachtung Bernátskys stimmt mit dem wirklichen Zustande nicht überein. Bernátsky behauptet nämlich, daß bloß ein einziger Nerv, der in das Phyllokladium einläuft, sich reichlich verzweigt und sich am Ende wieder zusammenschließt. Der Mittelnerv des oberen Teils des Phyllokladiums aber (und diesen meint er wahrscheinlich, ohne Rücksicht auf die beiden Seitennerven, welche selbständig vom Anfang an durchlaufen), verzweigt sich sehr wenig, da er ein, zwei, höchstens drei Seitenzweige entsendet. Dieser Mittelnerv setzt sich oft ohne Verzweigung bis in die Spitze des Organs fort. Wo sich dieser Nerv verzweigt, sind seine seitlichen Abzweigungen gewöhnlich sehr schwach, bei weitem nicht dieselbe Stärke erreichend, wie die hervortretenden Seitennerven. Oft verschwinden sie früher, bevor sie die Spitze des Phyllokladiums erreicht haben. Sie endigen in diesen Fällen ebenso vor der Blattspitze wie „die drei voneinander unabhängigen unverzweigten Nerven des Stützblattes.“

Die Seitennerven schließen sich in der Spitze teils untereinander, teils mit dem Mittelnerv und den übrigen Nerven des Phyllokladiums zusammen. Einige schwächere zwischenstehende Nerven entspringen schon an der Basis des Oberteiles des Phyllokladiums, indem sie ihren Ursprung direkt an der Stelle haben,

wo sich das Phyllokladium und die Stützbraktee teilen. Wir sehen hier im ganzen also einen ganz gewöhnlichen Typus der parallelen Nervatur der Liliaceen. Einzelne fast gleichlaufende Nerven sind durch Querspangen verbunden.

In die gegenständige Stützbraktee laufen bereits von der Insertion aus auch drei besonders deutliche Nerven und bei größeren Brakteen außerdem noch einige zwischenstehende schwächere Nerven. Dieser letztere Verlauf der Nerven ist sehr schön bei den Formen mit besonders großen Stützbrakteen zu beobachten (Abb. 2).

Und merkwürdig ist, daß der Mittelnerv mit den beiden Seitennerven und den schwächeren dazwischen befindlichen Nerven sich in der Spitze der Stützbraktee genau so zusammenschließt, wie die Nerven in der Spitze des Phyllokladiums. Nach Bernátsky ist der Abschluß eines jeden Nervs in der Stützbraktee selbständig und „ein derartiger Nervenverlauf ist für ein Stengelorgan undenkbar, dagegen für schwache Blattgebilde, besonders für monokotyle, geradezu typisch."

Hätte aber Bernátsky mehrere Fälle untersucht und die Nervatur sorgfältig verfolgt, so wäre er zu ganz anderen Schlüssen gelangt. Nach seinen Voraussetzungen wäre ja diese Braktee auch eine Achse, es würde dann also eine blattartig erweiterte Achse auf einer anderen auch blattartig erweiterten Achse herauswachsen, weil die Nervatur beider Gebilde tatsächlich desselben Ursprungs, derselben Anordnung und auch von gleichem Wert ist. Das ist schon daraus ersichtlich, daß die beiden Seitennerven der beiden Organe ganz abgeteilt aus der Basis des Oberteiles vom Phyllokladium ebenso wie aus der Basis der Stützbraktee hervorgehen und in beiden Fällen in den Spitzen dieser Organe sich zusammenschließen.

In der Nähe der Seitennerven des Phyllokladiums hat wahrscheinlich das kongenitale Zusammenwachsen der vergrößerten Stützbraktee und der Flügel der blütentragenden Achse stattgefunden. Das ersehen wir am besten schon daraus, daß in abnormen Fällen wirklich beide Teile verschiedenen morphologischen Ursprungs sich in zwei selbständige Zipfel teilen. In einigen Fällen dann können wir beobachten, daß die Zipfel bei einem Nerv abgetrennt sind, bei dem zweiten aber ist eine ganz deutliche Naht wahrzunehmen, in welcher der Zusammenwuchs erfolgte. Diese Fälle sind übrigens bei *Ruscus Hypoglossum* sehr häufig.

Auch durch das Zusammenfließen einzelner Nerven in der Spitze des Phyllokladiums und in der Spitze der Stützbraktee ist die Nervatur der beiden Organe gleichartig. Und das Zusammenfließen der Nerven in der Spitze ist für monokotyle Laubblätter, namentlich für die Blätter einiger Liliaceen, keine Seltenheit. Doch darüber wird ausführlicher noch weiter unten gesprochen werden.

Beobachten wir nun aber auch die übrigen Nerven des blütentragenden Phyllokladiums. Aus einer einfachen, starken Basis laufen neben dem stark entwickelten Mittelnerv, der sich in seiner Länge in einige schwächere Nerven verzweigt, noch zwei stärkere Nerven, die sich in viele, weiterhin fast parallel durchlaufende Nerven spalten. Diese Spaltung können wir schon unweit ober-

halb der Basis beobachten. Die schwächeren, durch die Spaltung entstandenen Nerven laufen bis zur Spitze des Phyllokladiums, wo sie mit den Nerven der vergrößerten und zusammengewachsenen Stützbraktee zusammenfließen. Es ist interessant, daß diese, von der Basis durchlaufenden Nerven, in einer großen Mehrheit der Fälle im Unterteile des Phyllokladiums unter einem, ziemlich kleinen Winkel zum starken Mittelnerv fortschreiten; an den Stellen aber, wo die kleine Stützbraktee ansitzt, neigen sie sich plötzlich ab und schreiten dann parallel mit den Nerven der zusammengewachsenen, vergrößerten Braktee fort. Diese ist mit seiner selbständigen Nervatur von den übrigen Partien des Phyllokladiums abgeschlossen und von dem Nervensystem des Unterteiles umgeben.

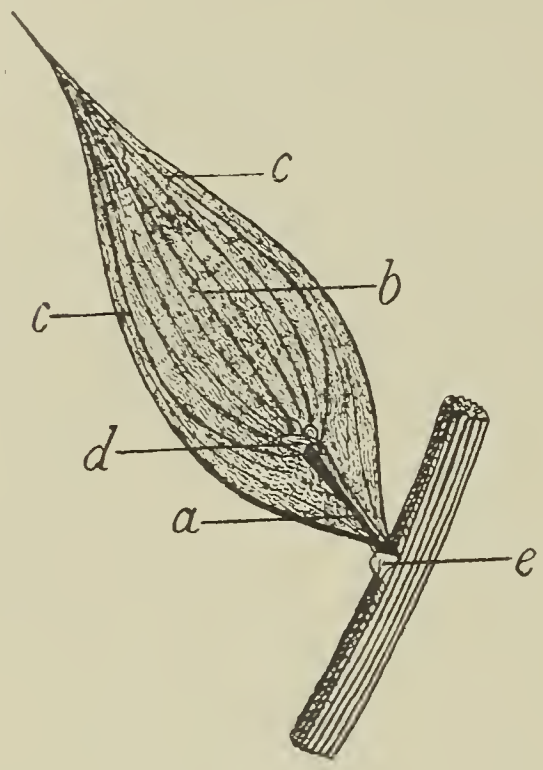


Abb. 3. Die blütentragenden Phyllokladien von *Ruscus aculeatus*. Dieselbe Erklärung wie bei der Abb. 1.

Daraus ersieht man, daß die Nervatur der vergrößerten Braktee von der Stelle aus, wo der Blütenstand sich befindet, einen eigenen, ganz abgetrennten Verlauf hat, also einem ganz selbständigen Organe — dem Blatte — angehört. Dieses Blatt, eigentlich eine vergrößerte Stützbraktee der Infloreszenz, wächst auf der Achse ebenso, wie das gegenständige, freie auch den Blütenstand unterstützende Deckblatt und wird von den Flügeln der Achse, auf der es hervorwächst, umfaßt. Diese Flügel zeigen ebenfalls ihre eigene Nervatur.

Ruscus Hypophyllum. Die Nervatur des Phyllokladiums dieses Vertreters der Gattung *Ruscus* bietet uns ungefähr dasselbe Bild, wie die Nervatur der vorher angeführten Art. Ein starker Mittelnerv tritt in dem Unterteile des Phyllokladium bei *Ruscus Hypophyllum* viel mächtiger hervor, und der Mittelnerv des Oberteiles (des Blattes) entspricht, was seine Stärke anbelangt, fast vollkommen den beiden Seitennerven, die von der Stelle aus, wo die Stützbraktee sich hinsetzt, getrennt herauslaufen. Der Mittelnerv des oberen, blattartigen Teiles des Phyllokladiums entsendet in diesem Falle verhältnismäßig mehr Nebenzweige als derselbe Nerv bei *Ruscus Hypoglossum*.

Am markantesten treten diese interessanten Verhältnisse der Nervatur beim *Ruscus aculeatus* hervor. Auf der morphologischen Unterseite des Phyllokladiums, welches durch eine Umdrehung von 90° auf dem kurzen Blattstiele aus der horizontalen in die vertikale Lage überging, läuft ein einziger, gleichartiger Nerv von der Basis bis zur stachelförmigen Spitze. Auf der Oberseite des blattartigen Gebildes (Abb. 3) tritt sehr stark, etwa in dem unteren Drittel ein stark entwickelter Nerv (*a*) hervor, welcher mit dem

Blütenstand in der Achsel der skariösen (trockenhäutigen) Braktee (*d*) endigt. Dieser mächtige Nerv weist schon auf den ersten Blick auf seinen eigenen Achsenursprung hin.

Auf seinem ganzen Umkreise zeigt er eine deutliche Kantigkeit, welche bei allen Vertretern der Gattung *Ruscus*, namentlich bei *Ruscus aculeatus*, für die Achsen sehr charakteristisch ist. Diese Kantigkeit wird durch das Herablaufen der Nerven aus dem Oberteile des Phyllokladiums und der Stützbraktee bewirkt. Die Flügelartigkeit dieser Achse ist wohl dadurch zustande gekommen, daß zwei gegenständige, in der Ebene des Phyllokladiums liegende Kanten sich flügelartig ausbreiten und diese Flügel mit dem oberen Blatteile des Phyllokladiums zusammenwachsen. Der oben erwähnte Mittelnerv, welcher die ganze Länge des Phyllokladiums auf seiner unteren Seite hindurchläuft, ist nichts anderes, als ein Mittelnerv des Oberteiles blattartigen Ursprungs, der in der Gestalt einer Kante auf der Hinterseite der Blütenachse herabläuft.

Wir sehen also, daß der Unterteil des Phyllokladiums auch in dieser Beziehung den Charakter der Achsen von *Ruscus*, nämlich seine auffallende, eben durch das öftere Herablaufen bedingte Kantigkeit beibehält. Aus dem starken Mittelnerv, der auch auf dem Querschnitte die Achsenstruktur — das heißt einen Gefäßbündelzylinder — zeigt, treten an den Stellen, wo sich das Blütenbündel und die kleine, trockenhäutige Stützbraktee hinsetzt, zwei stärkere Seitennerven (*c*) und ein Mittelnerv *(b)* und zwischen ihnen einige parallele schwächere Nerven hervor. Diese Nerven sind am frischen Material nur durch die dunklere Färbung erkennbar, am trockenen rippenartig hervortretend.

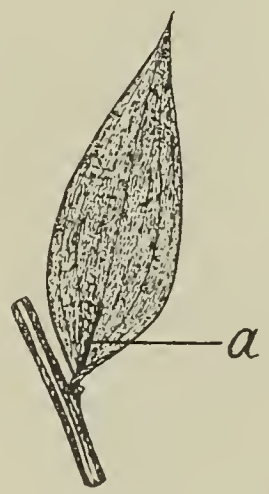


Abb. 4.
Das sterile Phyllokladium von *Ruscus aculeatus*.
a Der kurze von der Basis bis etwa zu dem Viertel der ganzen Länge des Phyllokladiums durchlaufende Nerv, durch welchen der Brachyblast bezeichnet ist.

Von Bedeutung sind die Verhältnisse des Nervensystems an den sterilen Phyllokladien von *Ruscus aculeatus* (Abb. 4). Hier finden wir nämlich oft auf der Oberseite einen sehr kurzen Nerv *(a)*, welcher nicht einmal bis zum Drittel der Länge des Phyllokladiums reicht und dort plötzlich aufhört. Einer interessanten Erscheinung begegnete ich auch in abnormalen Fällen bei *Ruscus Hypoglossum* (Abb. 9), wo gleichfalls im Unterteile des sterilen Phyllokladiums ein hervorragender, aus der Basis auslaufender, schon im Drittel der ganzen Länge des Phyllokladiums endigender Mittelnerv *(a)* sichtbar ist, der sich an dieser Stelle in einige schwächere, dann selbständig werdende Nerven spaltete. Und was hier, bei *Ruscus Hypoglossum* nur Ausnahme war, ist bei *Ruscus aculeatus* fast eine regelmäßige Erscheinung.

Der bald aufhörende, stärkere Mittelnerv *(a)* zeigt uns in beiden Fällen die Spuren eines axillären, oder terminalen Kurztriebes (bei terminalen Phyllokladien), der mit einem terminalen Blatt verschmolzen ist. Die übrige Nervatur entspricht der Blatt-

nervatur gänzlich und ähnelt vollkommen dem Nervensystem der stengelständigen Stützbrakteen, aus deren Achsel auf der Achse die Seitenzweige und Phyllokladien entspringen. Auf einem erwachsenen Exemplar werden diese Deckblätter trocken und fallen ab, wo sie aber früher als die ziemlich großen, durchsichtigen Phyllome entwickelt waren. Man kann auf diesen Stützbrakteen auch einen stärkeren Mittelnerv und einige Seitennerven beobachten, welche manchmal in der Spitze zusammenfließen. Es ist hier also eine Übereinstimmung mit den Organen, an deren Phyllomcharakter kein Zweifel obwalten kann.

Bei der Gattung *Danaë* müssen wir zweierlei Blattgebilde unterscheiden, nämlich grundständige, von Velenovský beschriebene und gezeichnete, konvallarienartige Blätter, und dann die sogen. Phyllokladien, welche auf den Stengeln aus den Achseln der schuppenartigen Stützbrakteen entspringen. Die Nervatur der laubartigen, grundständigen Gebilde bei *Danaë racemosa* hatte ich nicht Gelegenheit zu untersuchen. Nach Velenovskýs Beschreibung und Abbildung ist es klar, daß die Blattspreite dieses Blattes einen deutlich hervortretenden Mittelnerv mit zwei stärkeren seitlichen Nerven und zwischen ihnen eine Menge paralleler, feiner Nerven hat. Es ist unstreitig, daß diese Gebilde echte Laubblätter sind. Dies bewies Velenovský auch vom morphologischen Standpunkte, und verweise ich diesfalls auf die Arbeit des genannten Autors. Neuerlich konstatierte auch Szafer anatomisch die Übereinstimmung zwischen der inneren Struktur dieser Gebilde und anderer Blätter.

Die blattartigen Gebilde, die aus den Achseln der Stützbrakteen auf der Achse aus einem kurzen, kolbenartigen Gliede hervorwachsen, stimmen durch die Nervatur mit den grundständigen Laubblättern bis in die kleinsten Details überein, abgesehen von dem Blattstiel der konvallarienartigen grundständigen Laubblätter, der bei den Phyllokladien ganz reduziert vorhanden ist. Diese sogenannten Phyllokladien entspringen aus einem kurzen, gelenkartigen Glied, das (und mit ihm auch das ganze Phyllokladium) eine Verdrehung aus der horizontalen in die vertikale Lage erfährt. Es wird in der Literatur angeführt, daß alle Nerven dieses Phyllokladiums gleich stark seien. Nach Čelakovský (l. c.) hat die Blattspreite des Phyllokladiums von *Danaë* keinen hervorragenden Mittelnerv, und keine zwei stärkeren Seitennerven. Daraus deduziert Čelakovský, daß die Ähnlichkeit der Blattspreite der grundständigen, konvallarienartigen Laubblätter mit der Blattspreite des Phyllokladiums keine Übereinstimmung involviere, weshalb Čelakovský auch keine Überzeugung von der morphologischen Identität beider Organe gewinnen konnte.

Am frischen Material scheinen alle Nerven des Phyllokladiums von *Danaë racemosa* gleich stark zu sein und unterscheiden sich dieselben daher auch voneinander im Ganzen nicht. Wenn indessen die Phyllokladien halbwegs trocken werden, so treten die Nerven viel deutlicher hervor. Dann erst sehen wir oft, daß der Mittelnerv der stärkste ist und daß auf seinen beiden Seiten je ein bedeutender Nerv sich befindet. Zwischen diesen erwähnten Nerven und auch

auf ihren Seiten kann man eine Menge von schwächeren Nebennerven beobachten. Diese Nervatur tritt am besten an der Spitze einiger Phyllokladien in Erscheinung. Auf einem Exemplar von *Danaë racemosa* aus dem botanischen Garten der böhmischen Universität fand ich allgemein Phyllokladien (Abb. 5), auf denen schon im frischen Zustande ein starker Mittelnerv (*d*) und zwei deutliche Seitennerven (*e*) auftraten, so daß diese Blattspreite dieser Phyllokladien durchweg eine Übereinstimmung mit der Spreite der grundständigen, von Velenovský gezeichneten konvallarienartigen Laubblätter zeigt.

Aus diesem Falle ist nun die Unstichhaltigkeit der Ausführungen Čelakovskýs dargetan. Bezüglich der Übereinstimmung des Nervensystems dieser beiden Gebilde kann kein Zweifel mehr auftauchen und weist diese Übereinstimmung auch auf ihren morphologisch gleichen Wert hin.

Kompliziertere Verhältnisse der Nervatur finden wir bei der kanarischen Art *Semele androgyna*. Die Phyllokladien sitzen hier mit einer plötzlich verschmälerten Basis auf, aus welch letzterer in den meisten Fällen zwei starke deutliche Nerven auslaufen, welche evident dieselbe Bedeutung haben wie die im Unterteile der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* durchlaufenden Mittelnerven. Die Übereinstimmung liegt auch darin, daß diese Nerven bei *Semele* in die Blütenbündel ebenso einmünden wie der starke Mittelnerv bei *Ruscus*. Aber hier, bei *Semele androgyna*, zweigt sich aus dem Nerv unterhalb jeder Infloreszenz ein zum weiteren Blütenstand fortschreitender Zweig ab, und dies wiederholt sich sovielmal, wieviel Blütenbündel auf dem Rande des Phyllokladiums vorkommen. Manchmal geht schon von der Basis aus noch ein Mittelnerv ab, der mit einem Blütenstande auf der Fläche des Phyllokladiums endigt, also dasselbe, was wir bei *Ruscus* gesehen haben. Oberhalb dieses in der Fläche des Phyllokladiums gestellten Blütenbündels und auch oberhalb der letzten Infloreszenzen sind keine hervortretenden Rippen mehr zu erblicken. Zwischen den bereits beschriebenen Rippennerven verläuft eine Masse von parallelen, schwächeren Nervillen, die mit sehr dünnen Verzweigungen untereinander anastomosieren.

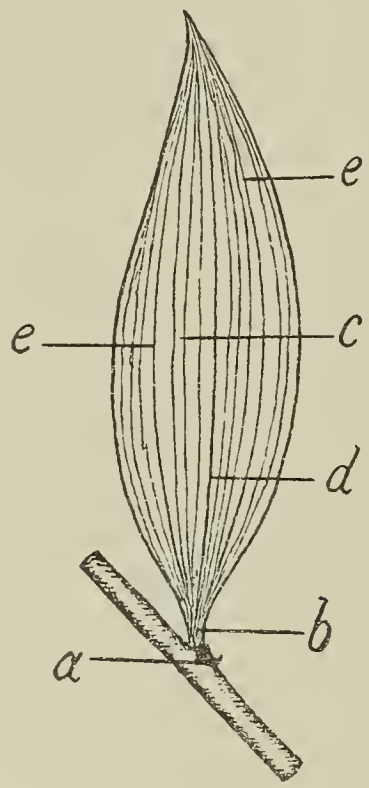


Abb. 5. Das Phyllokladium von *Danaë racemosa*. *a* Die Stützbraktee des Phyllokladiums. *b* Das gelenkartige Glied. *c* Die Blattspreite des Phyllokladiums. *d* Der Mittelnerv. *e* Die zwei hervorragenden Seitennerven.

Außer den blütentragenden Phyllokladien kommen bei *Semele androgyna* auch sterile Phyllokladien vor, die keine starken, rippenartigen Nerven zeigen. Diese sterilen Phyllokladien (Abb. 13) stimmen im ganzen mit den immer steril bleibenden blattartigen Gebilden von *Danaë racemosa* bis auf den Umstand überein, daß sie bei *Semele* viel größer als bei *Danaë* sind. Ihre Nervatur ist mit der Nervatur der Monokotyllaubblätter gleichartig. Die Nervatur

der grundständigen Laubblätter, welche an die konvallarienartigen Laubblätter von *Danaë* erinnert, ist mit der Nervatur der achsenständigen Phyllokladien vollkommen identisch, worüber uns das von Braun beobachtete und in der Arbeit Reinkes abgebildete Exemplar Anfschluß geben könnte. Die Nervatur der Phyllokladien von *Semele androgyna* weist ebenfalls auf die Blattnatur dieser Organe hin, da sie durchaus der Nervatur der grundständigen Laubblätter, an deren Phyllomnatur kein Zweifel besteht, gleich kommt.

Um mir darüber Gewißheit zu verschaffen, wie sich die Nerven der Laubblätter der nahe verwandten Liliaceengattungen verhalten, nahm ich eine ganze Reihe von vergleichenden Beobachtungen vor, wozu ich das Material aus dem Herbarium des botanischen Instituts der böhmischen Universität in Prag benutzte. Das Trockenmaterial zeigt uns die Nervatur immer bedeutend besser als das frische, wie schon oben erwähnt wurde. Es ist evident, daß die Nervatur des Oberteils des blütentragenden Phyllokladiums von *Ruscus* und *Semele* und die Nervatur der sterilen Phyllokladien von *Ruscus, Danaë* und *Semele* sich durchaus nicht anders als die Nervatur der Laubblätter der verwandten Gattungen verhält, und daß sie also für den blattartigen Ursprung jener Partien, eventuell auch ganzer Phyllokladien spricht.

Die Unstichhaltigkeit des von Bernátsky behaupteten bedeutendsten Unterschieds zwischen der Stützbraktee und dem Oberteil des Phyllokladiums von *Ruscus Hypoglossum* wurde schon oben hervorgehoben. Auch das zweite von Bernátsky angeführte Argument, nämlich das Zusammenfließen der Nerven in der Spitze des Phyllokladiums, kann nicht als schwerwiegend genug für den Achsenursprung dieses Gebildes anerkannt werden, denn das Zusammenfließen der Nerven am Ende der Blattspreite ist eine bei allen verwandten Gattungen ganz gewöhnliche Erscheinung, höchstens vielleicht nur etwas weniger auffallend.

Die Nervatur der Blätter einiger Liliaceen, namentlich diejenige von *Smilax, Convallaria, Majanthemum, Streptopus, Polygonatum* u. a. ist insgesamt dermaßen ausgebildet, daß die Nerven, welche bis in die Spitze der Blattspreite verlaufen, dort ebenso zusammenfließen wie die Nerven auf dem Phyllokladiums der Gattung *Ruscus*. In die Augen fallend ist dieses Merkmal vor allem bei den Gattungen *Convallaria* und *Smilax*. Trotzdem wird gewiß niemand behaupten, daß diese Laubblätter keine Blätter sind, und daß ihre Nervatur aus einem auseinander getretenen Zentralzylinder der Gefäßbündel gebildet sei, obgleich sie sich in der Spitze zusammenschließt.

Aus all dem ist nun nur die Schlußfolgerung gerechtfertigt, daß die Nervatur der Phyllokladien von *Ruscus, Danaë* und *Semele* mit der Nervatur der Laubblätter der nahe verwandten Gattungen übereinstimmt und daß es hier gar keine Abweichung gibt, welche gegen ihren, zum größten Teil auf die Phyllomnatur hinweisenden Ursprung sprechen würde.

II. Einige neue morphologische Beiträge.

Zum richtigen Verständnis der morphologischen Bedeutung der Phyllokladien von *Ruscus, Danaë* und *Semele* haben zum größten Teil einige morphologische Abnormitäten, welche Velenovský beobachtet und auch richtig erklärt hat, beigetragen, so daß sie jedermann einen klaren Einblick in den morphologischen Wert dieser Organe gewähren müssen.

Čelakovskýs Abnormitäten, welche hauptsächlich bloß die (diesem Autor zufolge „dichotomische") Teilung der Phyllokladien betreffen, sind fast bedeutungslos, weil die Teilung der vegetativen Pflanzenorgane sehr häufig vorkommt und diese Fälle bloße Teilungsstadien darstellen. Außerdem ist Celakovskýs Erklärung dieser Erscheinungen überflüssigerweise sehr kompliziert, da man sich dieselben durch bloße Teilung sehr einfach und ohne alle Künstelei auslegen kann. Celakovskýs Deutung der terminalen Phyllokladien bei *Ruscus aculeatus*, welche diesem Autor zufolge aus fünf Gliedern zusammengesetzt sein sollen (auf Grund der Spaltung und des Herablaufens der terminalen sterilen Phyllokladien), ist gleichfalls so gekünstelt und unnatürlich, daß sie schon deshalb unhaltbar erscheint. Celakovskýs Abnormitäten und seine Deutungen derselben haben also in unsere Frage kein Licht gebracht, sondern die ganze Sache eher noch mehr kompliziert und verdunkelt.

Hingegen sind die von Velenovský gefundenen abnormen Fälle so klar und ist ihre Erklärung so einfach und verständlich, daß es jedermann, der nur ein wenig guten Willen hat, sich überzeugen zu lassen, zum einzig möglichen und richtigen Begreifen der Sache genügen muß. Interessant ist, daß die Resultate, zu denen Velenovský im Jahre 1892 auf Grund der Vergleichung der Verhältnisse an der Blütentraube der Gattung *Danaë* und an dem axillären Blütenbündel am Phyllokladium von *Ruscus* theoretisch gelangte, durch Abnormitäten bestätigt worden sind. Auf Grund seiner Vergleichungen gelangte Velenovský zu der Überzeugung, daß jede Blüte im Blütenstande der Gattung *Danaë* der ersten Blüte der Ruscuswickel entspricht und daß die adossierte Braktee von *Danaë* dem Phyllokladium (namentlich in seinem Oberteil) der Gattung *Ruscus* gleichwertig ist. Und diese Meinung wurde geradezu glänzend durch einige lehrreiche Funde von Abnormitäten bestätigt, welche Velenovský in seiner Arbeit vom Jahre 1903 publiziert hat und welche in dessen „Vergleichende Morphologie" übernommen wurden.

Die von Velenovský verzeichneten Abnormitäten sind folgende: Ein Phyllokladium bei *Ruscus Hypoglossum* ist am Ende in zwei Zipfel geteilt und in der Gabel dieser Teilung sehen wir zwei gegenüberstehende, vollkommen übereinstimmende Brakteen. Im andern Fall schneiden sich die beiden Brakteen von beiden Zipfeln des Phyllokladiums ab, wodurch ihr selbständiger Ursprung zutage tritt. Außerdem finden wir noch eine Menge von Übergangsgebilden vor. Diese Fälle (hierbei verweise ich auf die er-

wähnte Arbeit Velenovskýs) sprechen so deutlich, daß es wahrlich für die Bedeutung der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* überhaupt keiner weiteren Beweise bedarf.

Trotz alledem aber stoßen wir, und dazu gerade in den neuesten Arbeiten, auf Irrtümer, namentlich was die eben erwähnten Beweisführungen Velenovskýs betrifft. So lesen wir zum Beispiel in Wettsteins „Handbuch der systematischen Botanik" im Absatz *Asparagoideae:* „Mehrere Gattungen sind durch reduzierte Laubblätter und in ihren Achseln auftretende Phyllokladien ausgezeichnet, so *Asparagus* . . ., *Ruscus* . . ., *Myrsiphyllum asparagoides, Danaë, Semele.* Die Morphologie dieser Phyllokladien ist noch nicht in allen Details aufgeklärt; Velenovský vertritt noch in neuester Zeit ihre Blattnatur; ob einzelne dieser Phyllokladien nicht bloß im unteren Teile Achsengebilde, im oberen Teile Blätter sind, bedarf der Untersuchung."

Wer aber in die Arbeit Velenovskýs Einsicht nimmt, der muß sofort erkennen, daß zwischen den Behauptungen Velenovskýs bezüglich der einzelnen Gattungen der Asparageen und dem, was in Wettsteins Handbuch darüber gesagt wird, keine Übereinstimmung herrscht; Velenovský behauptet doch nicht, daß bei allen von Wettstein aufgezählten Gattungen und Arten der Asparageen die vegetativen, als Phyllokladien bezeichneten Organe blattartigen Ursprungs sind, sondern er erklärt ganz entschieden die nadelartigen vegetativen Gebilde der Gattung *Asparagus* und die blattförmig erweiterten Phyllokladien der Gattung *Myrsiphyllum* für echte Phyllokladien, also für Kaulomgebilde. Außerdem weist Velenovský nach, daß eben die Phyllokladien von *Ruscus* im unteren Teile Kaulom- und im oberen Teile Phyllomcharakter besitzen; die diesbezügliche Behauptung Wettsteins ist deshalb gegenstandslos. Was Wettstein über die erwähnte Arbeit Velenovskýs anführt, erweist sich als eine gänzliche Verkennung dessen, was Velenovský tatsächlich geschrieben hat. Hätte Wettstein nur das Resumé der Arbeit Velenovskýs gelesen (Beihefte z. Botan. Centralbl. XV. p. 267) — und das hätte er doch gewiß bei der Verfassung seines Lehrbuches tun sollen —, so hätte sein Urteil ganz anders lauten müssen und wäre die durch diese Unrichtigkeit verursachte Konfusion vermieden worden.

Bei der Untersuchung von Exemplaren der Gattung *Ruscus* aus dem Prager botanischen Garten gelang es mir, einige neue abnorme Fälle der Phyllokladien zu finden, die durchweg die Richtigkeit der Ausführungen Velenovskýs bestätigen. Außerdem fand ich auch wiederholt mehrere von den von Velenovsky bereits beschriebenen Abnormitäten.

An erster Stelle will ich hier einen der auffallendsten Fälle (Abb. 6) berühren. Auf einer jungen, zeitig im Frühling aufgesprossenen und noch nicht holzig gewordenen Achse (*a*) von *Ruscus Hypoglossum* ragt aus der Achsel des großen schuppenartigen Blattes (*b*) ein großes Phyllokladium empor, das von allen übrigen auf derselben Achse herausgewachsenen Phyllokladien in

hohem Maße abweicht. An diesem Phyllokladium kann man deutlich zwei Teile unterscheiden. Der Unterteil (*c*) ist in der Form eines ovalen Gebildes entwickelt, welches auf einer Seite ein wenig abgeplattet ist und dort einen schmalen Flügel bildet. Dieser schmale, beim Hindurchsehen deutlich sichtbare Flügel verschmälert sich hinauf, so daß wir an der Stelle, wo der Oberteil aufsitzt, eine deutliche Einschnürung erblicken. Es ist sofort ersichtlich, daß es sich hier um eine Achse handelt, die aus der Blattachsel auf dem Stengel entspringt und welche auf einer Seite die, wenngleich nur sehr schwach prononzierte Tendenz äußert, sich mit Flügeln zu versehen.

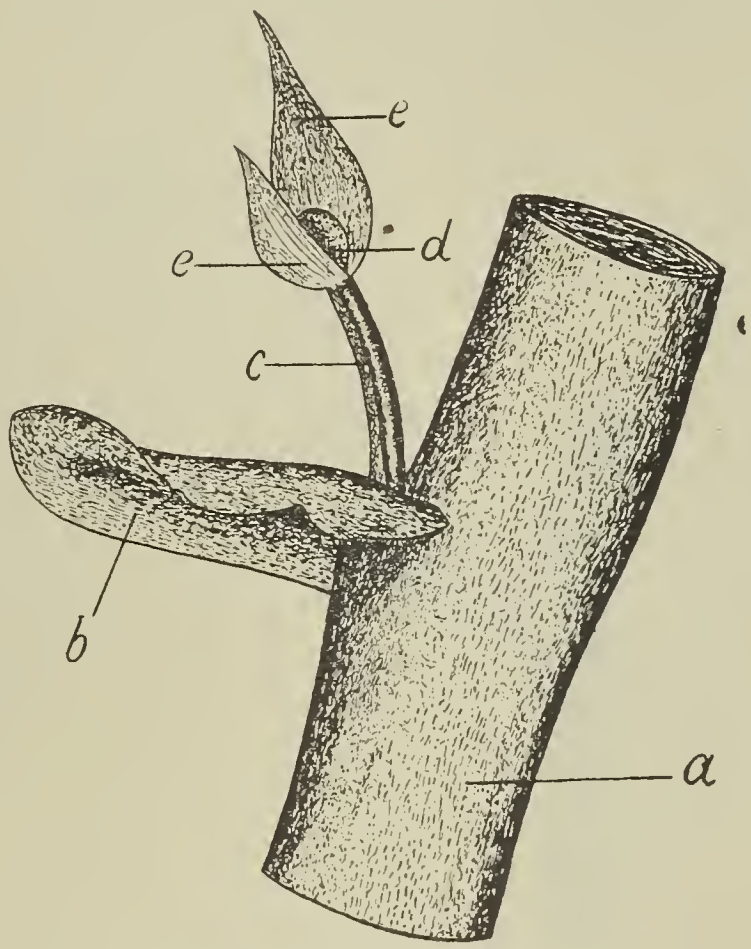


Abb. 6. Ein abnormes junges Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum*.

a Der Stengel. *b* Die das Phyllokladium unterstützende Braktee. *c* Die blütentragende, durch die Blütenknospe *d* abgeschlossene axilläre Achse. *e* Die gegenständigen, die Knospe unterstützenden Stützbrakteen.

Diese deutliche Achse trägt an ihrem Ende eine, durch die Lupe, ja sogar mit dem bloßen Auge wahrnehmbare und durch zwei gegenüberstehende Stützbrakteen *(e)* unterstützte Knospe *(d)* des künftigen Blütenstandes In der Nervatur, Farbe und Form sind diese beiden Brakteen fast gleich, höchstens kann man sagen, daß die eine Braktee mit einer, etwas mehr vorgezogenen Spitze als die zweite, gegenständige Braktee (die auch etwas kleiner ist), endigt. Die Vergleichung ergibt, daß die beiden Brakteen ganz homolog sind, sowohl durch ihre Eigenschaften, als auch vermöge ihrer Stellung. Die übrigen jungen Phyllokladien, die auf dieser Achse entsprießen, sind ganz regelmäßig und unterscheiden sich von den erwachsenen Phyllokladien nur durch ihre Größe. Die

Nervatur beider Brakteen in unserem abnormen Falle besteht aus einem einzigen stärkeren Mittelnerv und zwei beiderseits situierten Seitennerven.

Dieser Fall zeigt uns, wie etwa die ursprünglichen blütentragenden Phyllokladien der Gattung *Ruscus* ausgesehen haben mögen. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung fährt die axilläre, blütentragende Achse im Ansetzen von Flügeln fort, was in unserem Falle nur schwach angedeutet ist und fließt schließlich mit einer der Stützbraktee zusammen, welche sich vergrößert, während die zweite, als schwächeres Organ zugleich mit dem Blütenstande zur Seite verdrängt wird, so daß es den Anschein hat, als ob sie aus der Fläche des Phyllokladiums entspränge. Übrigens sind bekanntlich die Fälle von scheinbar seitwärts entspringenden Organen, in

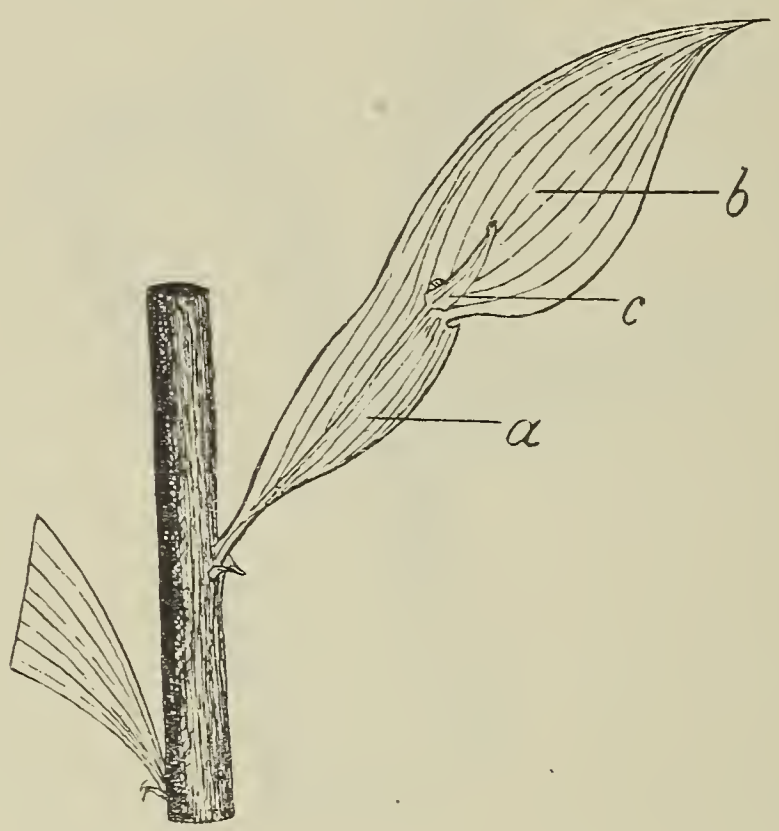


Abb. 7. Ein abnormes Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum*.
a Flügelartig erweiterte blütentragende Achse. *b* Die vergrößerte, auf einer Seite mit einem Flügel der unteren Achse zusammengeflossene Stützbraktee. *c* Die kleine gegenständige Stützbraktee.

Folge einer Verdrängung durch ein anderes, sich stärker entwickelndes Gebilde, im Pflanzenreiche keine Seltenheit.

Außerdem fand ich an *Ruscus Hypoglossum* eine Menge von Übergangsfällen zwischen dem extremen, eben beschriebenen Phyllokladium einer- und den normalen Phyllokladien anderseits. Oft finden wir auch Phyllokladien (Abb. 7), welche auf einer Seite ganz normal entwickelt sind, wogegen auf der andern Seite der Unterteil des Phyllokladiums (von der Basis bis zum Blütenstande) nur ein wenig beflügelt, und oben an der Stelle, wo die Stützbraktee aufsitzt, deutlich eingeschnürt ist. Im ganzen ist dieser Fall von jenem des abnormalen Phyllokladiums auf der jungen Achse nicht verschieden, doch nähert er sich mehr dem normalen Typus der Phyllokladien. Daß es sich hier etwa um eine mechanische Störung

handeln würde, ist ganz ausgeschlossen, weil wir die Einschnürung immer an derselben Stelle finden und die Nervatur ununterbrochen durchläuft, also die ganze Entwicklung des Phyllokladiums zu dieser Form hinzielte.

Diese Abnormitäten stellen eine ganze genetische Reihe dar, in welcher die Entwicklung des Phyllokladiums vor sich ging, und sprechen dieselben insgesamt für den Kaulomursprung des Unterteiles und Phyllomursprung des Oberteiles des Phyllokladiums.

Ein sehr interessanter Fall ist auch der (Abb. 8), wo der eine Flügel der Achse auf einer Seite des Phyllokladiums mit der vergrößerten, in die Fortsetzung der Achse sich stellenden Stütz-

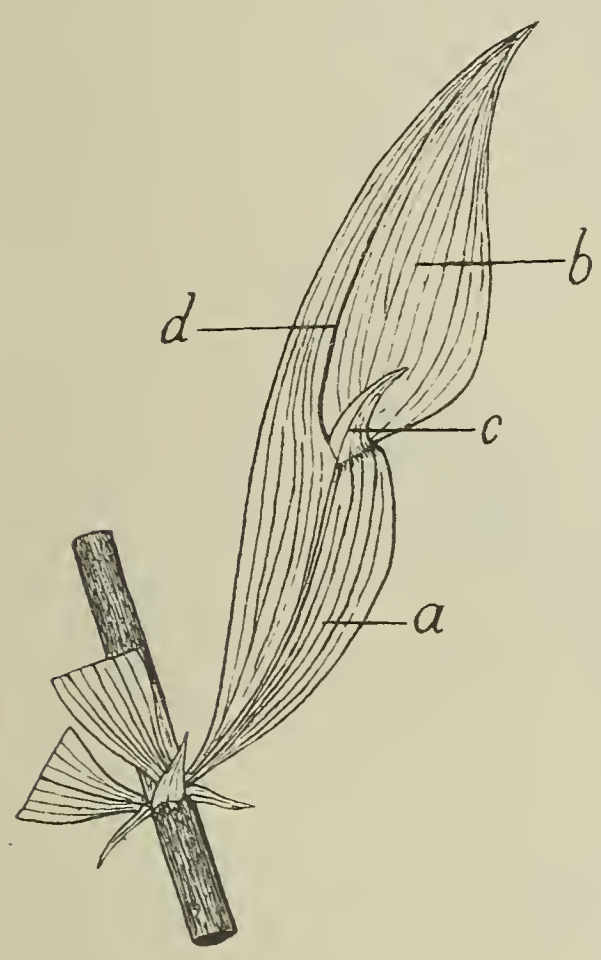


Abb. 8. Ein abnormes Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum*.
a Die flügelartig erweiterte blütentragende Achse, die auf einer Seite mit der vergrößerten, *b* auf der anderen mit der kleinen *c* Stützbraktee zusammenfließt. *d* Die stark hervorragende Naht.

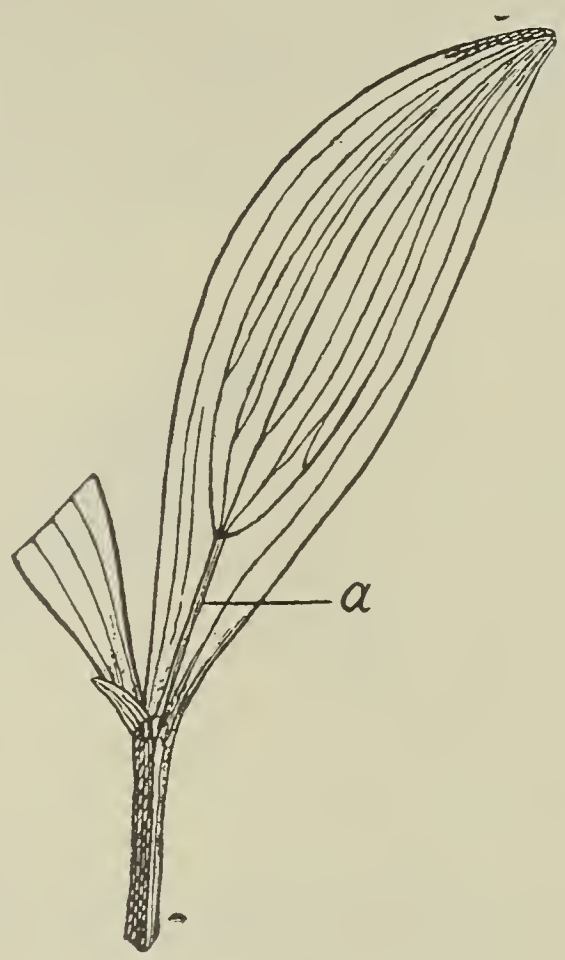


Abb. 9. Ein abnormes steriles Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum*.
a Der starke Mittelnerv, durch welchen der basale Kurztrieb bezeichnet ist.

braktee (*b*) zusammenfließt, wogegen der zweite Flügel sich in der Mitte des Phyllokladiums allmählich verengt und statt mit der zweiten Seite der vergrößerten Braktee sich mit der kleinen gegenständigen Stützbraktee (*c*) verbindet, die sich auch an dieser Seite bedeutend verbreitert. Die große Braktee ist auf der freien Seite vollkommen selbständig entwickelt, indem sie ein selbständiges Blattgebilde darstellt. Die Stelle, wo auf der anderen Seite des Phyllokladiums der Achsenflügel mit der vergrößerten Braktee zusammenfloß, ist durch eine stark hervorragende Naht (*d*) kennbar. Dieser Umstand beweist, daß beide Brakteen, die eine vergrößerte, in die Fortsetzung der Achse sich stellende, und die andre kleine

seitenständige ganz homologe Gebilde sind, und wenn also die kleinere von ihnen Phyllomnatur hat, so ist auch die Fortsetzung des Phyllokladiums von derselben Beschaffenheit, weil sie mit Rücksicht auf den flügelartigen Unterteil vollständig gleich ist.

In einem abnormen, schon oben erwähnten Falle (s. die Nervatur) fand ich die Bestätigung der hier gegebenen Auslegung der terminalen Phyllokladien der Gattung *Ruscus*. In diesem Falle (Abb. 9) trat bei *Ruscus Hypoglossum* die Achse in das Endphyllokladium in Gestalt eines starken Nervs *(a)* hinein, welcher etwa ein Viertel der ganzen Länge des Phyllokladiums in seinem unteren Teile durchlief. Dann aber verschwindet dieser auffallende Nerv, ganz ähnlich dem starken Nerv, welcher von der Basis des blütentragenden Phyllokladiums bis zu seiner Infloreszenz und der kleinen Stützbraktee hinstrebt, um mit einem schwachen Mittelnerv und zwei Seitennerven fortzusetzen. Zwischen diesen befanden sich noch einige schwächere Nerven. Bei der anatomischen Unter-

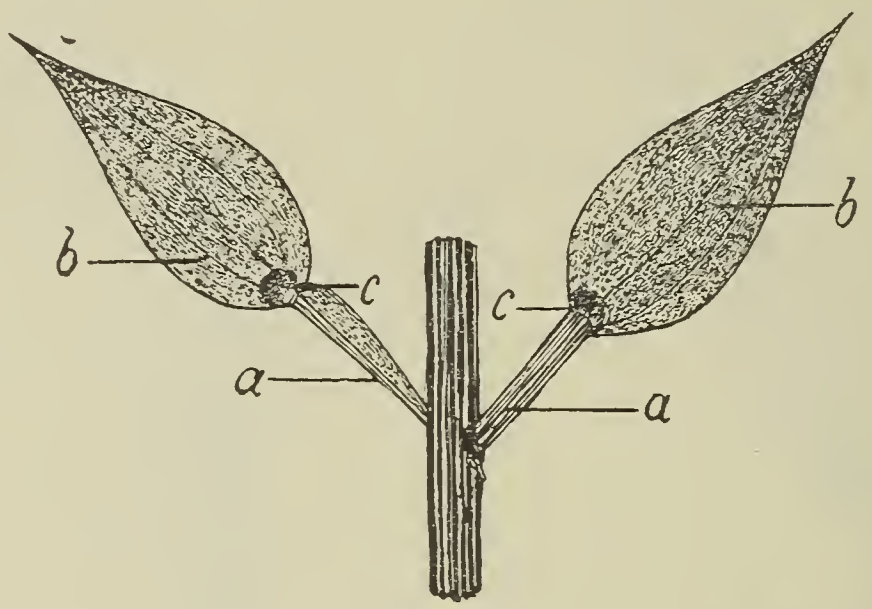


Abb. 10. Zwei abnorme Phyllokladien von *Ruscus aculeatus*.
a Die blütentragende Achse. *b* Die vergrößerten selbständigen Stützbrakteen.
c Die kleinen schuppenartigen, den großen gegenüberstehenden Brakteen.

suchung fand ich im starken, sich von der Basis des Phyllokladiums fortsetzenden Mittelnerv einen Zentralzylinder von Gefäßbündeln, also ein anatomisches Kennzeichen der Achse, wogegen die übrigen, heraustretenden Nerven des Oberteiles des Phyllokladiums durch einfache Gefäßbündel gebildet werden. In diesem Falle war also der flügelartig erweiterte Kurztrieb noch durch ein terminales Blatt deutlich abgeschlossen, während er in normalen Fällen mit dem letzteren ohne Spur zusammenfließt.

Beim *Ruscus aculeatus* treffen wir oft abnorme Fälle von blütentragenden Phyllokladien, bei denen eine selbständige Achse zu bemerken ist, die eben ein Blütenbündel und ein laubblattförmiges Gebilde tragen, welches aber erst oberhalb des Blütenbündels anfängt und dem eine gegenständige, trockenhäutige Stützbraktee gegenüber steht.

Diese Fälle sind im ganzen den früher schon beschriebenen Abnormitäten bei *Ruscus Hypoglossum* analog, und auch hier können wir eine ganze genetische Reihe zusammenstellen, nach

welcher die Entwicklung des ursprünglich in die Achse und eine Stützbraktee differenzierten Phyllokladiums vor sich ging.

Die extremste Abnormität wird durch die in Abb. 10 abgebildete dargestellt. Auf dem Seitenzweige eines Exemplars von *Ruscus aculeatus* fand ich zwei sonderbar geformte Phyllokladien. Auf einem Zweige aus der Achsel eines Schuppenblattes erscheint eines von diesen Phyllokladien als ein Gebilde, welches in seiner unteren Partie in der Form einer stark rippenartigen Achse *(a)* entwickelt ist, die vollständig mit den Zweigen und mit dem Hauptstengel übereinstimmt. Bei dem zweiten Phyllokladium ist diese Achse *(a)* auf einer Seite etwas erweitert, woraus zu ersehen ist, daß die Flügelbildung bei der Gattung *Ruscus* ein allgemeines Merkmal ist. Dieser unbedeutende Flügel setzt sich bis zum Ende der Achse fort, wo das Blütenbündel zwischen beiden Stützbrakteen aufsitzt, von denen die eine *(b)* stark entwickelt, lederartig und die andere *(c)* trockenhäutig ist. Der erwähnte Flügel übergeht dann aber nicht auf das starke blattartige Gebilde, sondern endigt selbständig. Ebenso ist auch der Anfang des blattartig entwickelten Oberteiles selbständig.

Dieser Fall an sich, geradeso wie der Fall, bei welchem das Phyllokladium auf dem jungen Stengel von *Ruscus Hypoglossum* gleichermaßen in eine selbständige Achse und eine Braktee differenziert war, ergibt die beste Erklärung der Zusammensetzung des Phyllokladiums von *Ruscus aculeatus*.

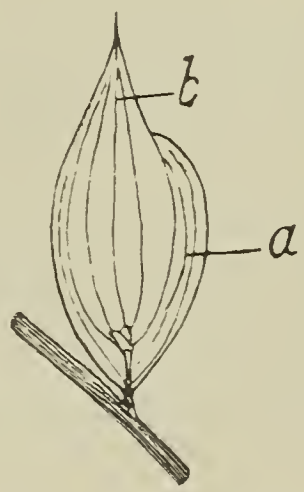


Abb. 11. Ein abnormes Phyllokladium von *Ruscus aculeatus*.

a Der an die Spitze nicht heranreichende Achsenflügel. *b* Die vergrößerte teilweise freie Stützbraktee.

Durch die weitere Entwicklung wird die blütentragende Achse immer mehr flügelartig, die Flügel verschmelzen mit der einen vergrößerten Stützbraktee in ein homogenes Gebilde und die Resultante ist das Phyllokladium in der Form, wie es gewöhnlich zu sehen ist. Es gibt auch hier eine ganze Reihe von Übergängen von dem abnormen Falle, den wir gerade beschrieben haben, bis zur normalen Form des Phyllokladiums.

Daß die Achsenflügel selbständige Gebilde sind, welche sich erst sekundär mit der vergrößerten Stützbraktee verbanden und mit ihr zusammengeflossen sind, beweist die Abnormität, welche in der Abb. 11 abgebildet ist. Auf der einen Seite dieses abnormen Phyllokladiums bemerken wir von der Insertion selbst bis etwa zu zwei Dritteln der Länge ganz normale Verhältnisse. Ungefähr im letzten Drittel der Länge aber endigt plötzlich ein Streif des Phyllokladiums *(a)*, der durch seine Nervatur darauf hinweist, daß er ein flügelartig erweiterter Teil der Achse ist, während in die Spitze hinauf bloß die vergrößerte Stützbraktee *(b)* der Infloreszenz fortsetzt, welche übrigens vom Flügel durch eine hervortretende Rippe abgetrennt ist. Hierdurch wird es nun klar gelegt, was zur Achse und was zur Braktee gehört.

Einigermaßen komplizierter erweist sich der in Fig. 12 abgebildete abnorme Fall. Wie aus der Abbildung ersichtlich ist, wächst auf dem Seitenzweige *(A)* von *Ruscus aculeatus* ein terminales, merkwürdiges Gebilde auf, welches ganz identisch mit den dreikieligen Endphyllokladien ist, denen Čelakovský seine besondere Aufmerksamkeit gewidmet hat und die sonst bei *Ruscus aculeatus* recht häufig vorkommen. Bei näherer Untersuchung wird man bald gewahr, daß auf demselben Zweige noch zwei, fast gegenständige Phyllokladien *(b)* in einer Ebene mit der Fläche des dreikieligen Gebildes sich befinden. Den eigentlichen Abschluß dieses Zweiges bildet aber nicht das dreikielige Phyllokladium, sondern eine Blütenknospe *(d)* in der Achsel einer häutigen Stützbraktee.

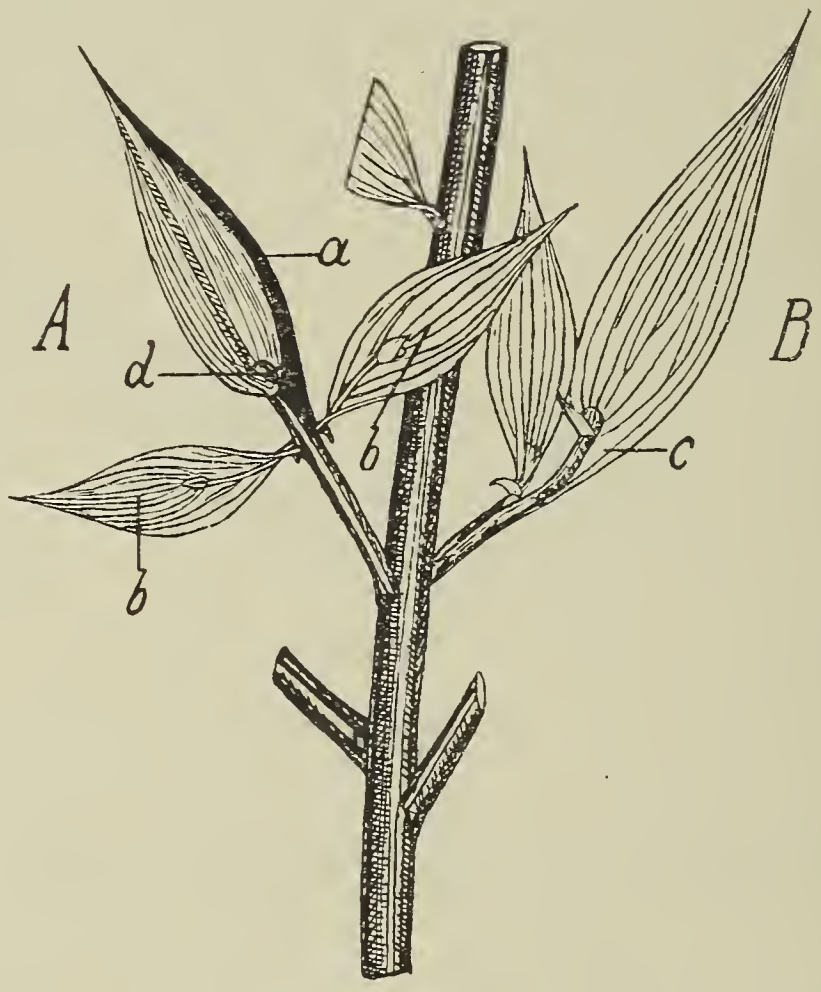


Abb. 12. Abnorme Phyllokladien von *Ruscus aculeatus*.
A Das blütentragende Phyllokladium mit stark entwickeltem Kiel *a*. *b* Zwei fast gegenständige Phyllokladien, welche die Entwicklung der seitlichen Achsenflügel verhinderten. *d* Die Blütenknospe.
B Das blütentragende Phyllokladium mit dem nur auf einer Seite entwickelten Achsenflügel *c*.

Bei der Ansicht von vorn, wo die trockenhäutige Braktee aufsitzt, ist diese Gestaltung vollkommen mit den oben bei *Ruscus aculeatus* beschriebenen Fällen identisch. Die deutliche Achse ist mit dem terminalen Blütenbündel in der Achsel zweier Stützbrakteen abgeschlossen, von denen eine stark, die andere aber in der Gestalt trockenhäutiger Schuppe entwickelt erscheint. Wenn wir die Hinterseite dieses merkwürdigen Phyllokladiums ansehen, so bemerken wir dort einen kräftigen Kiel *(a)*, der durch die ganze Länge dieses Gebildes hindurch — und teilweise auch auf der Achse herabläuft, wie aus der Abbildung zu ersehen ist.

Die Aufklärung dieser Abnormität ist ganz einfach. Statt der Seitenflügel, die sich deshalb nicht entwickelt haben, weil ihnen bei der Entwicklung jene zwei, fast gegenständigen Phyllokladien *(b)* im Wege waren, erweiterte sich die Achse flügelartig nur auf der einen, freien Seite, und der so entstandene Flügel wuchs mit der vergrößerten Stützbraktee des Phyllokladiums auf seiner Hinterseite zusammen, wodurch sich der Kiel bildete. Diese Erklärung wird desgleichen durch den in unserer Abbildung auf dem gegenüberstehenden kleinen Zweige dargestellten Fall *(B)* bekräftigt. Dieses Zweiglein ist auch mit einer Blütenkospe in der Achsel einer trockenhäutigen Stützbraktee abgeschlossen und trägt nur ein seitenständiges Phyllokladium, während das andere, gegenständige hier ebenso wie im vorigen Fall nicht zur Entwicklung gelangt ist. Und tatsächlich sehen wir, daß die vergrößerte Stützbraktee auf der Seite, wo das seitenständige Phyllokladium aufsitzt, nicht herabläuft, auf der anderen, freien Seite sich hingegen sofort ein Flügel *(c)* entwickelt, der mit der Stützbraktee verschmilzt. Im vorher angeführten Falle konnten sich die Flügel aus dem Grunde nicht entwickeln, weil die seitenständigen Phyllokladien am kleinen Zweige beiderseits vorhanden waren und als Ersatz hiefür trat der in diesem Fall erwähnte Kiel in Erscheinung.

Sämtliche hier beschriebenen Abnormitäten sprechen also zu gunsten der vorher erörterten Anschauung, derzufolge die blütentragenden Phyllokladien der Gattung *Ruscus* als zusammengesetzte, und zwar teilweise aus einer Kaulom- und teilweise aus einer Phyllompartie bestehende Organe aufzufassen sind.

III. Resultate der anatomischen Untersuchung.

Die anatomische Struktur der Phyllokladien der Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* ist schon vielmal beschrieben worden, die Resultate dieser Untersuchungen stimmen aber nicht überein. Nach einigen weist die anatomische Zusammensetzung der Phyllokladien auf ihren Achsenursprung hin, nach anderen wieder ist die anatomische Struktur derselben derartig, daß sie teilweise auf einen Kaulom- teilweise auf einen Phyllomursprung hinweisen. Und auch in dieser Beziehung sind die verschiedenen Standpunkte noch nicht zur Stabilisierung gelangt.

Duval-Jouve und Van Tieghem erklären, daß die anatomischen Verhältnisse der Phyllokladien der Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* der anatomischen Struktur der Phyllomgebilde, und in gewissen Partien auch der anatomischen Struktur der Kaulomgebilde entsprechen, weswegen ihnen wenigstens teilweise ein Phyllomcharakter zugesprochen werden dürfte.

Čelakovský in seiner Arbeit übernimmt die anatomischen Tatsachen Duval-Jouves und Van Tieghems. Er selbst hat sich mit dem besonderen Studium der anatomischen Struktur unserer

Phyllokladien nicht befaßt, aber weil er von einem ganz anderem Standpunkte ausgeht, macht er gegen die Auslegungen der genannten französischen Autoren einige Einwendungen.

In der Arbeit Reinkes finden wir eine richtige Schilderung der anatomischen Verhältnisse der vegetativen Organe unserer Asparageen, die im großen und ganzen mit den Deutungen Duval-Jouves und Van Tieghems in Einklang stehen. Reinke aber zieht aus den anatomischen Verhältnissen der Phyllokladien von *Ruscus, Danaë* und *Semele* für ihre morphologische Bedeutung keine besonderen Folgerungen. Er hält sie zwar für Organe von Achsenursprung, verweist aber oft darauf, daß sie der anatomischen Struktur zufolge, sich wie Blätter zu verhalten scheinen.

Die neuesten Arbeiten Bernátskys und Szafers, die eben das größte Gewicht auf die anatomische Zusammensetzung der Phyllokladien legen, stellen sich auf einen vollkommen entgegengesetzten Standpunkt. In den beiden angeführten Arbeiten beweisen deren Autoren, nämlich Bernátsky an den Phyllokladien von *Ruscus,* Szafer an den Phyllokladien von *Danaë,* daß dieselben wahre Achsengebilde seien.

Indem wir die anatomischen Verhältnisse der genannten Gattungen dem sorgfältigsten Studium unterziehen, sind wir bestrebt, sicher zu stellen, wie sich die Phyllokladien der Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* anatomisch verhalten und inwiefern ihre anatomische Struktur mit der morphologischen Bedeutung (in dem Sinne, wie sie Velenovský auf Grund seiner theoretischen Voraussetzungen und einiger Abnormitäten aufgeklärt hat) übereinstimmt. Es handelt sich hier also durchaus nicht um einen anatomischen Beweis, der die Auslegung Velenovskýs zu bestätigen hätte, sondern nur um den Hinweis auf die Übereinstimmung, respektive Nichtübereinstimmung der morphologischen Bedeutung und anatomischen Zusammensetzung der vegetativen Organe von *Ruscus, Danaë* und *Semele.*

Die Hauptfehler der Arbeiten Bernátskys und Szafers liegen gerade darin, daß die genannten Autoren die vollständige Übereinstimmung der morphologischen und anatomischen Verhältnisse voraussetzen. Und ebenso irrtümlich ist die Behauptung, daß es hier die anatomischen Details seien, welche das erste Wort haben.

Entschieden unrichtig ist auch der Vorgang beider Autoren, wenn sie über bewiesene morphologische Tatsachen und über die darauf basierten Deduktionen mit Stillschweigen hinweggehen. Diese Fakten hätten sie zunächst widerlegen und erst dann an die anatomische Analyse herantreten sollen, was gewiß einen viel größeren Wert für unsere Thema hätte, als alle anatomischen Details. Wir glauben übrigens, daß ein Versuch ihrerseits, die morphologischen Tatsachen zu widerlegen, sie zur Überzeugung führen müßte, daß sowohl die Tatsachen als auch die auf ihnen aufgebaute Theorie richtig sind.

Ein andrer Grund liegt auch in der Unkenntnis der Grundregeln der vergleichenden Morphologie. Davon legt zum Beispiel

Bernátskys Ansicht Zeugnis ab, „daß die anatomische Struktur nicht das Entgegengesetzte dessen beweisen kann, was morphologisch klargelegt ist; die anatomischen Ergebnisse müssen sich mit den morphologischen decken.“ Diese Behauptung ist durch gar nichts begründet, sie ist im Gegenteil in der Literatur schon unzähligemal widerlegt worden und legt Zeugnis von geringer Orientierung des Autors in der wissenschaftlichen Morphologie ab. Die Anatomie kann doch nicht über die morphologische Bedeutung des betreffenden Organs entscheiden, die Pflanze versorgt ja ihre Organe eben mit denjenigen Geweben, welche zur ersprießlichen Versehung ihrer Lebensfunktionen notwendig sind.

Man könnte hiefür eine große Menge von Gründen anführen, was aber aus dem Rahmen dieser Abhandlung heraustreten würde. Ich verweise deshalb in dieser Beziehung auf die Lehrbücher der vergleichenden Pflanzenmorphologie.

Allerdings kann man nicht leugnen, daß manchmal Übereinstimmungen zwischen der morphologischen Bedeutung mancher Organe und zwischen ihrer anatomischen Zusammensetzung vorkommen. Geradeso finden wir manchmal auch anatomische Merkmale, welche allgemein für eine einzelne verwandte Pflanzengruppe im System Geltung haben. Und doch wird es niemand, der die Pflanzensystematik vernünftig auffaßt, einfallen zu behaupten, daß die anatomischen Merkmale ein allgemein wichtiges oder etwa gar das wichtigste Kriterium der Pflanzensystematik bieten. Das können nur Anfänger behaupten, denen die primitivsten Kenntnisse der Pflanzenmorphologie und der wissenschaftlichen Systematik abgehen.

Fälle, wo die anatomischen Merkmale für die Morphologie und Systematik von Bedeutung sind, gibt es verhältnismäßig ziemlich wenige. Es ist also unrichtig, sie zu verallgemeinern und aus ihnen allgemein geltende Konklusionen zu ziehen. Sehr gut erfassen den Wert der anatomischen Verhältnisse in der Pflanzensystematik Velenovskýs Worte: „Wenn wir also bei der Abschätzung der systematischen und morphologischen Beziehungen anatomische Merkmale benutzen wollen, so müssen wir dieselben immer in die zweite Reihe stellen, d. h. so, daß sie niemals entscheidend sind.“ Die Richtigkeit dieser Worte läßt sich durch hunderte von Beispielen nachweisen, die in jedem größeren Lehrbuch der Systematik oder der wissenschaftlichen Morphologie nachgelesen werden können. Als ein kleines Beispiel sei hier der gemeine *Juncus communis* angeführt, bei welchem der Blütenstengel unterhalb der Infloreszenz ganz bestimmt Achsenbeschaffenheit hat, während die oberhalb der Infloreszenz sich befindende und mit der unteren Stengelpartie äußerlich sowie anatomisch vollkommen zusammenfließende und gleiche scheinbare Stengelbeendigung dem terminal gestellten Hochblatte angehört.

Ein großer, der bisherigen anatomischen Untersuchung der Phyllokladien der Gattungen *Ruscus*, *Danaë* und *Semele* anhaftender

Übelstand ist der Mangel an richtigen Abbildungen, die doch schon an und für sich die beste Anschauung von der Sache zu bieten vermöchten. Um diesem Mangel abzuhelfen, sind der vorliegenden Abhandlung Abbildungen der betreffenden anatomischen Querschnitte beigefügt worden. Diese Bilder wurden nach Schnitten von einem sehr reichhaltigen frischen Material hergestellt.

Sehen wir nun zu, welche anatomischen Verhältnisse in den Phyllokladien von *Ruscus, Danaë* und *Semele* vorhanden sind.

A. **Danaë racemosa.**

Danaë racemosa liefert uns den Schlüssel zum Verständnisse der anatomischen Verhältnisse der Phyllokladien bei den Gattungen *Semele* und *Ruscus*. Bei *Danaë racemosa* sind eben auf den Phyllokladien noch die den Kaulom- und Phyllom-Ursprung zeigenden Partien deutlich erhalten und auch anatomisch differenziert. Deshalb sei eben *Danaë* in erster Reihe angeführt und diese Art als Ausgangspunkt für die weitere anatomische Erforschung der verwandten Gattungen gewählt. Die Phyllokladien von *Danaë racemosa* behalten am meisten die anatomische Beschaffenheit der Laubblätter, was auch von Szafer[1]) anerkannt wird, der allerdings hierbei von dem Standpunkte ausgeht, daß diese laubartigen, vegetativen Organe von *Danaë* Achsengebilde seien, die sich die Form und Funktion der Blätter anzunehmen bemühen. *Semele* und *Ruscus* weisen schon einige scheinbare Abweichungen auf, die aber auf Grund der Vergleichung mit den Verhältnissen bei *Danaë racemosa* leicht und gut zu erklären sind.

Die Achsen der Gattung *Danaë* (Taf. II, Fig. 1) bieten keinerlei Abweichungen von dem normalen Typus der anatomischen Zusammensetzung der monokotylen Achsen. Unter der Epidermis (*a*) bemerken wir auf dem Querschnitte einige Schichten von Zellen (*b*), welche teils die Funktion des Assimilationsgewebes, teils jene des Schwammgewebes verrichten. Unter diesen Zellen, näher zur Mitte, sehen wir größere, dünnwandige und chlorophyllose Zellen, welche als Wassergewebe fungieren. Durch die Mitte der Achse geht dann ein starker Zentralzylinder von Gefäßbündeln hindurch. Die einzelnen Gefäßbündel (*d*) sind in demselben in verschiedener Zahl vorhanden und im sklerenchymatischen Gewebe (*c*), das sich auf der Peripherie aus kleineren und dickwandigen Zellen zusammensetzt, unregelmäßig zerstreut; in der Mitte geht das Sklerenchymgewebe in größere, ebenfalls runde, aber verhältnismäßig dünnwandigere Zellen über. Einzelne Gefäßbündel (*d*) sind durch ihre Xyleme durchweg der Mitte zu und durch ihre Phloëme nach auswärts hin orientiert. An der Oberfläche bemerken wir auf den Achsen von *Danaë racemosa* eine schon makroskopisch kennbare Kantigkeit. Diese Kantigkeit ist besonders auf den kleinen Seitenzweigen auf-

---

[1]) „. . . so müssen wir zugeben, daß die Phyllokladien von *Danaë racemosa* anatomisch und physiologisch sich viel mehr dem Blattypus nähern als die Phyllokladien der zwei genannten Ruscusarten.“ Szafer, l. c.

fallend, die aus der Achsel der kantigen, bald abfallenden Deckblätter auf dem Hauptstengel hervorkommen.

Gewöhnlich kann man zwei gegenüberstehende Kanten beobachten, die von den Stützbrakteen der Phyllokladien herablaufen. Die Zweikantigkeit ist dadurch zustande gekommen, daß die Phyllokladien auf den Zweigen und auf dem Stengel zweireihig zusammengestellt sind und die Stützbraktee eines jeden mit einer charakteristischen Kante in der Fortsetzung des Mittelnervs herabläuft. Auf dem Querschnitte zeigen sich diese zwei Kanten als zwei gegenüberstehende Kiele.

In der Achsel der schuppenartigen Deckblätter wachsen im unteren Teile des Hauptstengels Seitenzweige, im oberen Teile dann die Phyllokladien. Der ganze Stengel ist mit einem einzigen Phyllokladium abgeschlossen, das an der Basis auch von einer Braktee geschützt wird. Der Vegetationsscheitel des Stengels verkümmert und das letzte Phyllokladium stellt sich in die Fortsetzung der Achse derart, daß es den Anschein hat, als ob es selbst terminal wäre. Die Seitenzweige verhalten sich ebenso wie der Hauptstengel in seinem Oberteile.

Betrachten wir nun eingehend ein Phyllokladium (Abb. 5). Dasselbe sitzt an der Achse in einer Achsel der Stützbraktee (*a*) mittelst eines auf den ersten Blick deutlich erkennbaren Gliedes (*b*). Dieses Glied ist vom übrigen Phyllokladium (*c*) durch eine Art von Hälschen abgeteilt, welches durch ein dunkelgrünes Streifchen gekennzeichnet ist. Dieses Streifchen zieht sich um das ganze Glied auf seinem oberen Ende herum und zeigt uns deutlich, wo die weitere abgeplattete Partie des Phyllokladiums beginnt.

Machen wir nun einen Querschnitt durch dieses Glied, und zwar nahe oberhalb seiner Insertion am Stengel (Taf. IX, Fig. 2), so finden wir im Mikroskope, daß er dasselbe Bild darbietet, welches wir auf dem Achsenquerschnitte gesehen haben. Der einzige Unterschied besteht darin, daß das Glied dorsiventral abgeflacht ist und daß sein Querschnitt also nicht rundlich, sondern in einer Richtung und zwar transversal verlängert erscheint. Unter der Epidermis (*a*) finden wir die gleichen Schichten des Assimilations- und Schwammgewebes, sowie auch große Wasserzellen (*b*), wie wir sie auf dem Stengelquerschnitte gesehen haben. Unter diesem Gewebe befindet sich ein sehr charakteristischer Zentralzylinder der Gefäßbündel (*d*), welcher in ein gerade solches dickwandiges, sklerenchymatisches Gewebe (*c*) wie der Zentralzylinder in der Achse, eingebettet ist. Der ganze Zentralzylinder der Gefäßbündel ist abgeplattet und transversal in der Richtung der größten Breite des Gliedes in die Länge gezogen. Einzelne Gefäßbündel (*d*) des Zentralzylinders erhalten im ganzen eine Orientierung ihrer Komponenten zur Längsachse des Gliedes. Auf der oberen, der Achse zugewendeten Seite sind die einzelnen Gefäßbündel gewöhnlich schwächer entwickelt, doch sind sie durch ihre Xyleme den anderen gegenüberstehenden Gefäßbündeln zugewendet.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir es in diesem Falle mit den anatomischen Kennzeichen eines Achsengebildes, in einer

solchen Gestalt, wie wir sie schon früher auf dem Querschnitte der Achse sahen, zu tun haben. Die Gefäßbündel sind eben so angeordnet und orientiert wie in den Stengeln. Der einzige Unterschied gegenüber den Gefäßbündeln in der Achse liegt darin, daß das ganze Organ dorsiventral abgeflacht erscheint, wodurch auch die anscheinend etwas abweichende Anordnung und Entwicklung der Gefäßbündel bedingt ist. —

Wenn wir weiter fortschreiten und die Querschnitte immer höher hinauf auf dem Gliede machen, so sehen wir, daß die einzelnen anatomischen Komponenten stets dieselben sind. Der Zentralzylinder der Gefäßbündel verflacht sich aber fortwährend und allmählich. Zugleich bemerken wir, daß die einzelnen Gefäßbündel auf der dem Stengel zugewendeten Seite allmählich schwächer werden und daß auch ihre Anzahl mit der steigenden Höhe der Schnitte abnimmt. Endlich zeigt sich auf dem, dicht unter der Stelle, wo das gelenkartige Glied in eine flache Blattspreite des Phyllokladiums übergeht, geführten Querschnitte die Anordnung der Gefäßbündel im Zentralzylinder in der Form, wie wir sie in der Taf. IX, Fig. 3 erblicken. Der Zentralzylinder ist in dieser Höhe schon bedeutend abgeplattet. Sein Charakter ist indessen ganz derselbe wie an der Basis des Gliedes. Die einzelnen Gefäßbündel *(d)* auf der, vom Stengel abgewendeten Seite haben etwa die gleiche Stärke, wie jene an der Basis des Gliedes, und kommen auch annähernd in gleicher Anzahl vor. Auf der Gegenseite sind die Gefäßbündel in minderer Zahl vorhanden und auch viel schwächer, als auf der anderen Seite.

Wenn wir noch höher schneiden, so finden wir, daß die Gefäßbündel, welche durch ihre Phloëme zur morphologischen Oberseite des Gliedes orientiert sind, noch schwächer werden, bis sie allmählich verschwinden. Es muß noch bemerkt werden, daß der mächtige Zylinder des sklerenchymatischen Gewebes *(c)* der ganzen Länge des Gliedes nach bis zur Stelle wo die laubartig erweiterte Blattspreite des Phyllokladiums beginnt, vollständig erhalten ist.

Führen wir nun einen Schnitt (Taf. IX, Fig. 4) durch das Phyllokladium dicht oberhalb der Stelle, wo die Blattspreite dem Gliede aufsitzt. Der Verlauf der Gefäßbündel an diesen Stellen ist von dem, den wir am Gliede bemerkt haben, ganz verschieden. Von dem verflachten, charakteristisch einheitlichen Zentralzylinder der Gefäßbündel ist gar keine Spur mehr. Alle Gefäßbündel *(d)*, die diese Partie des Phyllokladiums durchlaufen, sind selbständig, und jedes ist von einer eigenen, sklerenchymatischen Scheide *(c)* umgeben. Die Orientierung der einzelnen Gefäßbündel mit Rücksicht auf die Achse, auf der das Phyllokladium aufwächst, ist folgende:

Die Xyleme aller Bündel sind der morphologische Oberseite des Phyllokladiums und hiermit zugleich der Achse zugewendet, die Phloëme von der Achse abgewendet. Alle Gefäßbündel sind also bilateral in gleicher Richtung orientiert. Die übrigen anatomischen Komponenten des Phyllokladiums sind an diesen Stellen fast vollkommen gleichartig, so, wie sie im Gliede entwickelt waren. Es ist hier eine ähnliche Anordnung der Epidermis *(a)*

und der einzelnen Zellenschichten *(b)* unter der Oberhaut wie dort. Der Hauptunterschied, wonach wir augenblicklich erkennen, daß dieser Durchschnitt nicht vom Gliede herrührt, offenbart sich dadurch, daß der von einem mächtig entwickelten, sklerenchymatischen Gewebe umgebene zusammenhängende Zentralzylinder der Gefäßbündel vollständig verschwunden, und durch einfache, selbständige in einer Reihe stehende Gefäßbündel ersetzt ist.

Auf den sukzessiv weiter zur Spitze des Phyllokladiums gemachten Querschnitten (Taf. IX, Fig. 5) bemerken wir, daß die einzelnen Gefäßbündel *(d)* stets auseinandergehen, dabei aber doch dieselbe Orientierung beibehalten, geradeso, wie auf der Basis der laubartigen Blattspreite des Phyllokladiums (d. h. oberhalb des Gliedes).

In den meisten Fällen ist das mittlere Gefäßbündel am stärksten entwickelt. Zu seinen beiden Seiten ist je ein Gefäßbündel situiert. Diese seitenständigen Gefäßbündel kommen, was ihre Größe anbelangt, dem in der Mitte des Phyllokladiums befindlichen Bündel nahe. Zwischen diesen stärksten Gefäßbündeln, die auch auf der Oberfläche manchmal als drei Hauptnerven auftreten, (siehe die Partie, welche die Nervatur behandelt), laufen einige, ein wenig schwächere, parallele Gefäßbündel hindurch. Alle Bündel sind bilateral orientiert, indem ihre Xyleme zur Oberseite des Phyllokladiums und die Phloëme zur Unterseite hinzielen. Die Zusammensetzung der übrigen Gewebe in der flachen, laubartigen Partie des Phyllokladiums ist folgende: Unter der Epidermis *(a)* sind einige Schichten von sattgrünen Assimilationszellen *(c)* zu beiden Seiten des Phyllokladiums. Durch die Mitte laufen eine oder zwei Schichten großer, farbloser, dünnwandiger Wasserzellen hindurch. Die nähere Beschreibung der Gewebe der Phyllokladien wäre überflüssig. Eine ausführliche Beschreibung findet der Leser in der Arbeit Reinkes.

Vergleichen wir nun unsere Abbildungen der Querschnitte durch die Phyllokladien von *Danaë racemosa,* sowie auch ihre Erklärung mit den Abbildungen und der Erklärung Szafers. Wir sehen da sofort einen grundsätzlichen Unterschied. Hier ist es nötig, den von Szafer in seiner Abbildung (Fig. 7) dargestellten Fall zu erklären. Diese Abbildung Szafers ist von unserem (in dieser Arbeit nach einem Durchschnitte, der etwa an derselben Stelle gemacht worden ist) gezeichneten Bilde gänzlich abweichend. Wie sollen wir uns diese Nichtübereinstimmung der Abbildungen erklären? Die Antwort ist nicht schwierig. Szafers Abbildung ist wahrscheinlich auf Grund eines, nahe oberhalb des Gliedes des Phyllokladiums geführten Querschnittes hergestellt, und da ist es nun Szafer zufällig passiert, daß er in der einen Hälfte das Glied, in der anderen aber die blattartige Spreite des Phyllokladiums durchschnitten hat. Dann kann man sich allerdings den Verlauf der Gefäßbündel so, wie er in der Abbildung Szafers gezeichnet ist, vorstellen. Auf den ersten Blick muß ja jedermann, der Szafers Abbildung ansieht, die von uns gegebene Erklärung dieses Falles plausibel erscheinen. Es kann allerdings nicht wundernehmen, daß Szafer so etwas zustieß. Es ist das eine ganz natürliche Sache,

welche einem jeden passieren kann, der einen Querschnitt durch das Phyllokladium von *Danaë racemosa* möglichst nahe oberhalb der Stelle, wo das gelenkartige Glied in die flache Blattspreite des Phyllokladiums übergeht, machen will, wenn er nicht sehr vorsichtig vorgeht.

Der blattartige Teil des Phyllokladiums sitzt nämlich auf dem Gliede nicht in einer präzisen Gerade, sondern fast immer in einem mäßigen kleinen, gewöhnlich hierauf ausgewölbten Bogen. Dieses Glied fällt also gewissermaßen in die Blattspreite hinein. Davon kann man sich am besten überzeugen, wenn man das Phyllokladium abreißt. Es ist interessant, daß sich das ganze Phyllokladium samt dem Gliede niemals abreißen läßt, sondern daß die flache Blattspreite sich von dem Gliede, und zwar genau an der Stelle, welche durch einen dunkelgrünen Streifen gekennzeichnet ist, selbständig abtrennt. Auf diese Weise gewinnen wir die absolute Sicherheit, wo sich das Glied, welches am Stengel übrigbleibt, und wo sich die flache Blattspreite des Phyllokladiums befindet.

Wenn wir dann durch das weggerissene Phyllokladium auf seiner Basis einen Schnitt führen, so bekommen wir immer ein solches Bild, wie es in der vorliegenden Arbeit gezeichnet ist. Szafer aber hat das Phyllokladium im ganzen durchgeschnitten und man kann sich also nicht wundern, daß er teilweise das Glied und teilweise die flache Blattspreite auf ihrer Basis getroffen hat. Seine Abbildung liefert einen Beleg dafür.

Ein sehr wichtiges Moment für die Bedeutung und für die Zusammensetzung der Phyllokladien von *Danaë racemosa* ist eben die erwähnte Art der Abtrennung des Phyllokladiums von der Achse, eigentlich besser gesagt vom basalen Gliede. Das läßt sich einesteils durch das obenerwähnte Abreißen des Phyllokladiums, andernteils auch dadurch beweisen, daß auf derselben Stelle, also auf der Grenze des Gliedes und der Blattspreite, beim Abfallen die Abtrennung des Phyllokladiums ebenfalls erfolgt. Die alten trocken gewordenen Phyllokladien, fallen nämlich selbst bei ganz schwacher Berührung an der Stelle, die wir eben angedeutet haben, ab. Das ist ein sehr wichtiger Umstand, denn er liefert den besten Beweis, daß das Phyllokladium von *Danaë racemosa* kein homogenes Gebilde vorstellt, sondern daß es ein aus zwei Teilen von verschiedener morphologischer Bedeutung zusammengesetztes Organ ist. Es ist sonderbar, daß dieser bei den Phyllokladien der Gattung *Danaë* so charakteristischen Erscheinung bisher in der Literatur keine Aufmerksamkeit geschenkt worden ist.

In der übrigens sehr schönen und synthetischen Arbeit Reinkes finden wir keine Erwähnung von diesem abweichenden Verhalten des gelenkartigen Gliedes und der laubartigen Blattspreite des Phyllokladiums von *Danaë racemosa*. In seiner Beschreibung der anatomischen Struktur der Phyllokladien verweist Reinke nicht darauf. Er gelangte aber dennoch zu dem Resultate, daß sich das Phyllokladium der Gattung *Danaë* infolge seiner Zusammensetzung und der Orientierung der Gefäßbündel wie ein Blatt

verhält, was am besten seine eigenen Worte bezeugen: „In den Gefäßbündeln liegt das Xylem auf der dem Stengel zugekehrten, das Phloëm auf der dem Stengel abgekehrten Seite der Cladodien, so daß auch in dieser Hinsicht ein Cladodium sich wie ein Blatt zu verhalten scheint."

Die Erklärung des Phyllokladiums von *Danaë racemosa* ist nunmehr auf Grund dessen, was wir hier angeführt haben, ganz klar und leicht. Das Glied stellt unzweifelhaft eine axilläre, allerdings verkürzte Achse, also einen Kurztrieb (Brachyblast) dar. Mit dieser Auffassung des Gliedes stimmen auch die anatomischen Verhältnisse überein, was schon ausführlich erläutert worden ist. Als wenn auch verkürztes Seitenästchen steht das Glied mit der Mutterachse in einer festen Verbindung, welches die Laubblätter tragen soll. Hier sind diese Laubblätter aber auf ein einziges terminales Blatt reduziert, das sich in die Fortsetzung des axillären Kurztriebes stellt. Mit dieser Deutung der blattartig verbreiteten Spreite des Phyllokladiums stimmen wieder alle anatomischen Merkmale überein.

Aus alledem, was hier über die Phyllokladien von *Danaë racemosa* gesagt worden ist, geht hervor, daß kein Zweifel mehr an der Richtigkeit der Auslegung dieser Phyllokladien im Sinne Velenovskýs bestehen kann. Die anatomischen Verhältnisse decken sich in diesem Falle genau mit der Aufklärung des eben genannten Forschers und weisen uns den Weg zur Deutung der anatomischen Zusammensetzung der Phyllokladien bei den zwei anderen Gattungen unserer Asparageen, d. h. den Gattungen *Semele* und *Ruscus*.

Auch bezüglich der grundständigen, konvallarienartigen Laubblätter von *Danaë racemosa* kann kein Zweifel darüber sein, daß es echte, wirkliche Blätter sind. Mit dieser morphologischen Auffassung dieser grundständigen Gebilde stimmen auch ihre anatomischen Merkmale überein, weshalb auch Szafer gegen Bernátsky und zwar auf Grund der anatomischen Merkmale diese Gebilde für echte Blätter erklärt.

Schließlich lassen sich diese Folgerungen schon im voraus erwarten und können wir zu denselben schon in Anbetracht der Erwägung gelangen, warum die Pflanze sich zuerst der Blätter entledigen und sie dann durch andere Organe ersetzen sollte, die dieselbe Form, dieselbe Größe und dieselbe anatomische Struktur wie die ursprünglichen abortierten Blätter haben. Von diesen abortierten Stengelblättern müßten wir ganz bestimmt voraussetzen, daß sie den grundständigen konvallarienartigen Laubblättern ähneln, wie sie bis jetzt noch manchmal auf der Pflanze vorkommen. Ihre Übereinstimmung mit den „Phyllokladien" ist absolut, wie schon in mehrfacher Beziehung bewiesen wurde, und ist deshalb jeglicher Zweifel hier ausgeschlossen.

Empfehlenswert wäre es, wenn man Exemplare von *Danaë racemosa* noch recht fleißig untersuchen und in der Suche nach Abnormitäten fortfahren würde. Abnorme Fälle an den Phyllokladien der Gattung *Danaë* sind zwar sehr selten, aber es dürfte

bei anhaltendem Eifer doch wohl glücken, einige neue zu finden, die einen weiteren Beleg für die morphologische Bedeutung dieser sonderbaren Organe bilden würden.

Noch einige Worte über das System und die Form der Spaltöffnungen auf dem Phyllokladium von *Danaë racemosa*, auf deren Bedeutung Szafer verweist. In dem Vorkommen und der Anordnung der Spaltöffnungen auf den Phyllokladien der Gattung *Danaë* herrscht eine große Mannigfaltigkeit. Dennoch ist es aber möglich, die Neigung dazu zu konstatieren, daß die Zahl der Spaltöffnungen auf der Oberseite der Phyllokladien eine womöglich beschränkte ist. Die Bedeutung dieser Erscheinung ist ganz klar. Es ist damit bloß die teilweise Bilateralität der Phyllokladien von *Danaë racemosa* bezeichnet, worin aber kein Moment, welches gegen die Phyllomnatur dieser Phyllokladien sprechen würde, erblickt werden kann. Schließlich haben auch alle verwandten Liliaceen zumeist die Spaltöffnungen bloß auf der Unterseite des Blattes. Daß auf der Oberseite der Phyllokladien von *Danaë racemosa* die Spaltöffnungen in geringerer Anzahl erscheinen, könnte man durch den Schutz gegen allzugroße Insolation erklären. Freilich ist dies bloß eine Vermutung. Inwiefern diese Umstände einigen Wert für die morphologische Bedeutung der Phyllokladien der Gattung *Danaë* haben, wäre noch sicherzustellen.

B. **Semele androgyna.**

Diese kanarische Art der Asparageen kann man, was die sterilen Phyllokladien betrifft, für einen Übergangstypus zwischen den Gattungen *Danaë* und *Ruscus* halten. Auch hier können wir noch eine gewisse Selbständigkeit des axillären Brachyblasts und der blattartig erweiterten Blattspreite des Phyllokladiums bemerken, allerdings aber nicht mehr in dem Maße, als es bei *Danaë racemosa* der Fall ist. Die sterilen Phyllokladien von *Semele androgyna* (Abb. 13) sind bei weitem größer als jene der Gattung *Danaë* und ihnen habituell ganz ähnlich. Sie sitzen ebenfalls in den Achseln der häutigen Stützbrakteen auf der Achse und stellen sich in zwei flach ausgebreitete Reihen. Am Stengel sitzen sie plötzlich mit einem verschmälerten Stiel (*a*) auf, der im Vergleiche mit dem Phyllokladium von *Danaë racemosa* als dem gelenkartigen Gliede dieses Phyllokladiums ganz gleichwertig zu halten ist. Es ist also ebenfalls ein axillärer Kurztrieb (Brachyblast).

Auch bei *Semele androgyna* ist dieser kurze Stiel ein wenig verdreht, indem er so das ganze Phyllokladium in eine horizontale Lage bringt. Doch die deutliche Abgliederung des Stiels (eigentlich des axillären Brachyblastes) von der erweiterten Fortsetzung des Phyllokladiums (*b*), welches weiter in der Gestalt eines ovallanzettlichen Blattes fortschreitet, ist nicht vorhanden.

Die Verschmälerung, durch welche das Phyllokladium in der Achsel einer Stützbraktee dem Stengel aufsitzt, ist abgeplattet und äußerlich im ganzen vollständig dem gliedförmigen Brachyblast des Phyllokladiums von *Danaë racemosa* ähnlich. Auch am Querdurch-

schnitte (Taf. VIII, Fig. 8) sind die anatomischen Verhältnisse der basalen Partien der Phyllokladien bei den beiden Gattungen gleich. Unter der Epidermis *(a)* des stielförmig verschmälerten unteren Teiles des Phyllokladiums von *Semele androgyna* befinden sich einige Schichten des Assimilations- und Schwammparenchyms *(b)*, gerade so, wie wir dies bei *Danaë racemosa* gesehen haben. Durch die Mitte läuft ein starker Zentralzylinder der Gefäßbündel *(d)*, der in ein kräftig entwickeltes sklerenchymatisches Gewebe (*c*) eingehüllt ist. Die Zellen dieses Gewebes sind auf der Peripherie des Zentralzylinders am kleinsten und haben dort sehr starke

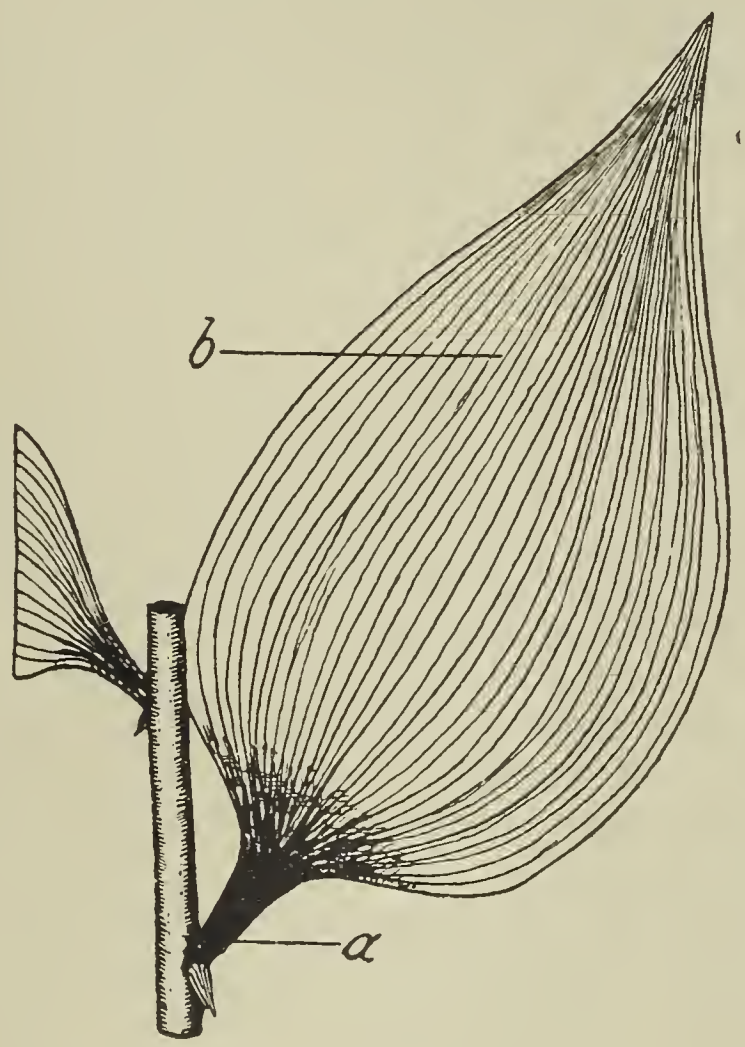


Abb. 13. Das sterile Phyllokladium von *Semele androgyna*.
a Der stielartig verschmälerte Basalteil des Phyllokladiums. *b* Die breite Blattspreite des Phyllokladiums.

Wände, in der Mitte hingegen vergrößert sich ihr Volumen und verdünnen die Wände.

Die einzelnen Gefäßbündel sind ähnlich zusammengestellt, wie die Gefäßbündel aus derselben Partie der Phyllokladien von *Danaë racemosa*. Durch ihre Xyleme sind sie dann durchweg zur Achse des ganzen Gebildes orientiert. Je höher hinauf, desto mehr verflacht sich der Zentralzylinder der Gefäßbündel, und in dem ganzen stielartig verschmälerten Teil des Phyllokladiums tritt zugleich eine Verbreiterung desselben in transversaler Richtung ein. In einer bestimmten Höhe erfolgt aber eine so plötzliche Erweiterung des Phyllokladiums (Taf. VIII, Fig. 9), daß es in ein laubblattartiges Gebilde übergeht. Die ursprünglich in einem zusammenhängenden Zylinder orientierten Gefäßbündel verteilen und zerlegen sich

gleichmäßig in der ganzen Breite des Phyllokladiums und verlaufen parallel seiner ganzen Länge nach. Es handelt sich hier also um den theoretisch aus der Analogie der Gattung *Ruscus* vorausgesetzten Übergang des axillären Kurztriebes in ein flaches terminales Blatt.

Auf der ganzen Länge der erweiterten Partie des sterilen Phyllokladiums nach geführten anatomischen Querschnitten (Taf. VIII, Fig. 10), sind die einzelnen Gefäßbündel genau bilateral in einer, durch die Fläche des Phyllokladiums gegebenen Ebene angeordnet. Ihre Orientierung bewegt sich wieder in einer Richtung. Die Xyleme sind der morphologischen Oberseite und die Phloëme der Unterseite des Phyllokladiums zugewendet. Die Gefäßbündel (*d*) sind in die selbständigen Scheiden des Sklerenchymgewebes eingehüllt. Unter der Epidermis (*a*), die mit jener des Phyllokladiums von *Danaë racemosa* vollkommen übereinstimmt, befinden sich einige Schichten des Assimilations- und Schwammparenchyms (*b*). In der Mitte sind dann große chlorophyllose Wasserzellen vorhanden, die eine zusammenhängende Schicht des Wassergewebes bilden.

Der Übergang des stielförmig verschmälerten Unterteils des Phyllokladiums von *Semele androgyna* in eine breite Blattspreite ist nicht so genau charakterisiert, wie bei der Gattung *Danaë*. Dieser Übergang ist ein ganz allmählicher und wenn die Gattung *Danaë* nicht existierte, so müssen wir die Phyllokladien von *Semele androgyna* für anatomisch homogene Gebilde halten. Durch Vergleichung mit den anatomischen Verhältnissen bei den Phyllokladien von *Danaë racemosa* gelangen wir aber zu der Erkenntnis, daß in den anatomischen Strukturen der Phyllokladien beider Gattungen eine auffallende Analogie herrscht. Der untere, stielförmig verschmälerte Teil des sterilen Phyllokladiums von *Semele androgyna* (Abb. 13, *a*) ist ganz homolog und auch anatomisch gleich mit dem selbständigen Gliede (Abb. 5, *b*), mit welchem das Phyllokladium von *Danaë racemosa* dem Stengel aufsitzt. Wir sehen also, daß wir es hier in diesen beiden Fällen mit auch anatomisch homologen Gebilden, also in beiden Fällen mit axillären Brachyblasten zu tun haben.

Dasselbe gilt auch von der blattartigen Fortsetzung des Phyllokladiums bei beiden genannten Gattungen. Beide Elemente, nämlich der axilläre Brachyblast und das einzelne terminale Blatt schließen sich hier zu einem einzigen, dem Anscheine nach einfachen Organe zusammen. Die Gewebe dieser beiden Gebilde übergehen ineinander ohne irgend eine Unterbrechung. Der ursprüngliche Zustand war hier wahrscheinlich eben derselbe, wie bei den Phyllokladien von *Danaë racemosa*, wobei die Verschmelzung der beiden Teile in ein einziges Ganzes erst als eine sekundäre Erscheinung auftritt. Darin ist eben der Übergang von der Gattung *Danaë* zur Gattung *Ruscus* zu erblicken, wo schon der axilläre Brachyblast der sterilen Phyllokladien mit dem terminalen Laubblatte in ein einziges, äußerlich homogenes, nicht einmal durch eine plötzliche Verschmälerung wie bei *Semele androgyna* unterbrochenes Ganzes verschmolzen ist. Die Gattung *Ruscus* ist also

in dieser Richtung der phylogenetischen Entwicklung am weitesten vorgeschritten, wogegen bei *Danaë racemosa* noch das ursprüngliche Stadium vollkommen erhalten ist.

Die Verteilung des Zentralzylinders der Gefäßbündel in der gelenkartigen, verschmälerten unteren Partie des Phyllokladiums der Gattung *Semele* in einzelne, parallel verlaufene Gefäßbündel in der blattartig erweiterten Spreite des Phyllokladiums erfolgt in einem unbedeutenden Längsteile (etwa $^1/_{10}$—$^1/_{20}$ der ganzen Länge des Phyllokladiums). Demgegenüber erfolgt bei *Ruscus,* namentlich bei *Ruscus Hypoglossum* und *Ruscus Hypophyllum* die Teilung des Zentralzylinders des axillären Brachyblastes auf dem ganzen unteren Drittel, ja manchmal auch in der ganzen unteren Hälfte der Totallänge des Phyllokladiums, bevor er in bis zur Spitze parallel durchlaufende Gefäßbündel übergeht. Doch darüber wird noch weiter unten ausführlicher gesprochen werden.

In diesem Vorgang der Entwicklung können wir nur einen engen morphologischen Zusammenhang und eine eben solche Verwandtschaft der Gattungen *Danaë, Semele* und *Ruscus* erblicken, deren sterile Phyllokladien keinesfalls abweichende Gebilde, sondern alle von einer und derselben morphologischen Beschaffenheit sind. Alle, ohne Ausnahme, können auf Grund von Übergängen auf die ursprüngliche Form zurückgeführt werden. Und diese ursprüngliche Form stellten wahrscheinlich die Phyllokladien von *Danaë racemosa* dar.

Ich war nicht in der Lage mir über die anatomische Struktur der blütentragenden Phyllokladien von *Semele androgyna* infolge Mangels an frischem Material aus eigener Ansicht Überzeugung zu verschaffen, weil das in dem hiesigen botanischen Garten kultivierte Exemplar nur sterile Phyllokladien trägt. Ich berufe mich deshalb in dieser Beziehung auf die Beobachtungen und Beschreibungen Reinkes, der allem übrigen nach zu schließen vollen Glauben verdient.

Diesem Autor zufolge ist der Verlauf der Gefäßbündel im blütentragenden Phyllokladium von *Danaë racemosa* im ganzen eben derselbe, wie wir ihn auf den sterilen Phyllokladien gefunden haben. Ein Unterschied besteht hier nur darin, daß zu jedem Blütenbündel ein starker Nerv führt, der „aus einem Zentralzylinder besteht, dessen stark verdicktem Grundgewebe 5—6 Gefäßbündel eingebettet sind“. Es ist also seine Zusammensetzung ebenso beschaffen, wie die Zusammensetzung des dicken, zum Blütenbündel hin verlaufenden Mittelnervs bei den blütentragenden Phyllokladien der Gattung *Ruscus,* den wir noch später besprechen werden. Alsdann werden auch noch dem Zusammenhang der blütentragenden Phyllokladien bei den Gattungen *Ruscus* und *Semele* einige Bemerkungen hinzugefügt.

Es erübrigt uns noch, über die anatomische Zusammensetzung der von Braun an einer jungen Pflanze beobachteten grundständigen, blattartigen Blätter bei *Semele androgyna* einige Worte zu sagen. Allerdings ist es nötig, auch in dieser Beziehung zur

Arbeit Reinkes zu greifen, der die anatomischen Verhältnisse dieser grundständigen Laubblätter, welche mit den grundständigen, konvallarienartigen Laubblätter bei *Danaë racemosa* auf dieselbe Art und Weise ausgestaltet sind, erforscht und ausführlich beschrieben hat. Diese Blätter sind bifazial gestellt. Doch lassen wir den Autor selbst sprechen:

„Das Blatt zeigt im Mesophyll einen unverkennbar bifazialen Bau. Unter der Epidermis der Oberseite liegen 3—4 Schichten von Assimilationszellen mit dichtgelagerten Chromatophoren, die etwas quer zur Längsrichtung des Blattes gestrebt sind, durchschnittlich doppelt so lang als breit. Auf der Unterseite findet sich ein chlorophyllärmeres Schwammparenchym mit ähnlich gestalteten Zellen, in der Mitte 1—2 Lagen farbloser Wasserzellen, hier und da von Schwammparenchymplatten unterbrochen. Die Gefäßbündel liegen in der Mittelschicht des Blattes, ihr Verlauf ist aus der Längsstreifung der Zeichnung ersichtlich, sie tragen namentlich auf der Unterseite mäßige Bastsicheln und kehren das Xylem nach oben, das Phloëm nach unten."

Dann vergleicht sie Reinke mit den Blättern von *Cordyline terminalis* und geht über zu der auffallenden Übereinstimmung der anatomischen Struktur derselben mit der anatomischen Zusammensetzung der Phyllokladien, worüber er sich folgendermaßen äußert: „Besonders bemerkenswert erscheint die weitgehende Übereinstimmung in der histologischen Struktur der Laubblätter und der Kladodien von *Semele*. Die Kladodien, welche an der älteren Pflanze die Laubblätter ersetzen, sind denselben nicht nur hinsichtlich der äußeren Form, sondern auch im inneren Bau äußerst ähnlich geworden."

Ich habe diese Umstände deshalb etwas ausführlicher angeführt, um zu zeigen, daß auch Reinke, welcher die Phyllokladien bei den Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* für blattartig umgewandelte Zweige hält („Es sind zu Blättern umgewandelte Zweige, was sich allerdings auch von den Kladodien aller übrigen Arten dieser Pflanzengruppe sagen läßt"), auf die bezeichnete bis in die kleinsten Details gehende Übereinstimmung der Phyllokladien mit den echten grundständigen Blättern — über deren Phyllomursprung doch kein Zweifel bestehen kann — verweist.

Wir müssen uns deshalb notwendigerweise dieselbe Frage stellen, die wir uns bei dem Hinweise auf die Übereinstimmung der grundständigen Laubblätter von *Danaë racemosa* mit den aus der Achsel der Stützbraktee auf dem Stengel aufwachsenden Phyllokladien schon früher gestellt haben. Warum sind die echten Stengelblätter von *Semele androgyna* verschwunden, wenn sie durch Organe, die mit ihnen bis auf die kleinsten anatomischen Details übereinstimmen, ersetzt worden sind durch Organe, deren Entstehen durch die Abplattung der axillären kleinen Zweige erfolgte? Dieser Vorgang wäre ja doch für die Existenz der Pflanze absolut zwecklos, etwa so, wie wenn zum Beispiel die Laubblätter auf der Eiche durch ein anderes, ganz übereinstimmendes, infolge des Abplattens

der Zweige entstandenes Gebilde ersetzt werden sollten. Schon dieser Grund spricht sehr dafür, daß die sterilen Phyllokladien auf den Stengeln der Gattung *Semele* echte Blätter sind, die aber die verkürzten axillären kleinen Zweige (Brachyblasten) terminal abschließen und sich in ihre Fortsetzung stellen, daß diese Blätter erst sekundär mit den axillären Kurztrieben zusammengeflossen sind und daß sie ein einziges, anscheinend homogenes Gebilde hervorgebracht haben.

Diese Übereinstimmung der Phyllokladien von *Danae racemosa* und *Semelë androgyna* ist auch schon Čelakovský aufgefallen. Aus diesem Zusammenhange schloß auch er auf die vollständig gleiche morphologische Bedeutung der beiden Organe. Allerdings gelangte Čelakovský auf Grund seiner verfehlten Voraussetzungen zu der Ansicht, daß die Phyllokladien der Gattungen *Semele* und *Danaë* gleicherweise auf den Achsenursprung zurückzuführen seien. Čelakovskýs Vorgang bei diesen Folgerungen ist aber im Vergleich mit dem unsrigen ein ganz entgegengesetzter. Čelakovský zieht nämlich aus den Phyllokladien von *Semele androgyna* Schlüsse auf die Phyllokladien der Gattung *Danaë*, welche doch, was ihre Bedeutung anbelangt, weit einfacher und klarer sind. Und da es die wissenschaftliche Methode verlangt, daß bei der Beweisführung mit den einfacheren und leichteren Beweismitteln begonnen und dann erst zu den komplizierteren und schwereren gegriffen werde, so halten wir unsern Vorgang für berechtigt.

Hier gibt es keinen Zweifel mehr: Die beiden Gebilde (das Phyllokladium von *Danaë racemosa* und das sterile Phyllokladium von *Semele androgyna*) sind morphologisch gleich und stimmen in jeder Beziehung vollkommen überein. Diese Tatsache wird, wie wir schon gezeigt haben, allgemein auch von den Verteidigern des Achsenursprungs der Phyllokladien der Gattungen *Semele* und *Danaë* anerkannt. Wenn nun bei einer derselben nachgewiesen wird, daß ihre Phyllokladien Phyllomnatur haben, so fällt es nicht schwer, dasselbe auch für die andere anzunehmen. Dieses Urteil ist besonders in dem Falle zulässig, wenn es möglich wäre, Gründe auszuführen, die für die teilweise Kaulom- und teilweise Phyllomnatur der Phyllokladien beider Gattungen in gleichem Maße sprechen. Solche Gründe haben wir aber hier angeführt.

In anbetracht alles dessen, was in dieser Abhandlung über die Phyllokladien von *Semele androgyna* gesagt worden ist, können wir also mit voller Sicherheit den Schluß ziehen, daß die sterilen Phyllokladien von *Semele androgyna* tatsächlich wahre, den axillären Kurzbetrieb terminal abschließende Blätter sind und daß sie in jeder Beziehung den Phyllokladien von *Danaë racemosa* bis auf den Umstand gleichen, daß hier sowohl bei der äußerlichen als auch bei der anatomischen Untersuchung die Selbständigkeit des axillären Brachyblastes und des terminalen Blatts nicht so prägnant in die Erscheinung tritt, wie dies bei den Phyllokladien von *Danaë racemosa* der Fall ist.

C. Ruscus.

Die Phyllokladien der Gattung *Ruscus* sind in unserer vorausgesetzten Reihe der am meisten abweichende Typus. Dennoch kann man sie aber durch die Vergleichung mit den Phyllokladien von *Danaë racemosa* und *Semele androgyna* mit diesen in Zusammenhang bringen. Dieser Zusammenhang ist auch in anatomischer Hinsicht ganz natürlich. Über die anatomischen Verhältnisse der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* existiert eine umfangreiche Literatur, welche von Bernátsky in seiner oben zitierten Arbeit angeführt wird.

Die anatomische Struktur der Phyllokladien bei den Arten *Ruscus aculeatus, R. Hypophyllum* und *R. Hypoglossum* stimmt im ganzen überein. Aber auch bei dieser Gattung läßt sich an den einzelnen Arten eine gewisse Fortsetzung in unserer von der Gattung *Danaë* ausgehenden Reihe verfolgen. Dem Phyllokladiumtypus von *Danaë racemosa* und *Semele androgyna* nähert sich *Ruscus aculeatus* am meisten, während die beiden anderen Arten sich mehr abweichend verhalten.

Sehen wir also zu, wie sich das Phyllokladium der Gattung *Ruscus* anatomisch verhält, vor allem das sterile Phyllokladium. Der Einfachheit halber wählen wir die Phyllokladien der Art *R. Hypoglossum.* Auf die anatomischen Verhältnisse der beiden übrigen Arten werden wir später noch zurückkommen.

Das Phyllokladium (Abb. 1) sitzt auf dem Stengel in der Achsel seiner schuppenartigen Stützbraktee (*e*) mittelst einer verschmälerten Basis, in welcher es allmählich ohne alle äußerlich sichtbare Differenzierung übergeht. Eine Ausnahme macht das den Stengel abschließende Phyllokladium, welches nicht aus der Brakteenachsel hervorkommt, sondern oben den Stengel als seine Fortsetzung abschließt.

Wenn wir nun nahe oberhalb der Basis des Phyllokladiums einen Querschnitt führen, so kommen zunächst unter der Epidermis einige gleichmäßige Schichten des Assimilations- und Schwammgewebes zum Vorschein. Dieses Gewebe umhüllt einen starken Zentralzylinder von symmetrisch auseinander gestellten Gefäßbündeln. Die einzelnen Gefäßbündel sind ungleich groß und mit ihren Xylemen nach der Mitte hin orientiert. Wir können immerhin in der Nähe der Mitte ein oder mehrere Gefäßbündel wahrnehmen, die viel stärker entwickelt sind. Diese Gefäßbündel sind wieder in ein mächtiges Sklerenchymgewebe eingehüllt, dessen Zellen sich ähnlich verhalten, wie wir dies bei den Gattungen *Danaë* und *Semele* beobachtet haben. Auf dem Umkreise sind diese Zellen viel kleiner und dickwandig, während in der Mitte die Stärke der Wände abnimmt und die Zellen größer werden. Dieser Verlauf der Gefäßbündel ist in einer verhältnismäßig geringen Partie des Phyllokladiums eingehalten.

Auf einem etwas höher geführten Schnitt gehen die unten in einem einzigen Zylinder angeordneten Gefäßbündel auseinander. So entstehen am häufigsten drei kleinere Zylinder (wie bei den

blütentragenden Phyllokladien), von denen der mittlere in allen Fällen zur kräftigen Entwicklung gelangt. Es ist interessant zu verfolgen, wie diese Teilung des einzigen basalen Zylinders vor sich geht. Hierzu taugen am besten Schnitte, die wir nach und nach höher in kleinen Abständen machen. Der aus der Basis auslaufende einheitliche Gefäßbündelzylinder schnürt sich von beiden Seiten beiläufig im Drittel seiner Breite ein. Die Einschnürung des Zylinders, welche sich ebenfalls auf dem ihn umhüllenden sklerenchymatischen Gewebe offenbart, schreitet so weiter fort, bis sich der Zylinder zuletzt gewöhnlich in drei kleine Zylinder spaltet. Hin und wieder befinden sich auf den Seiten außerdem noch zwei sehr schwache, mit ihren Gefäßbündeln gleichartig orientierte Zylinderchen. Die einzelnen Zylinder verhalten sich selbständig und ihre Bündel sind mit deren Xylemen der Längsachse des Zylinders zugewendet, während die Phloeme nach außen gekehrt sind.

Im weiteren Verlaufe spalten sich diese Zylinder gleichmäßig in einzelne selbständige Gefäßbündel, welche durchweg annähernd eine bilaterale Orientierung ihrer Komponenten beibehalten. An den Rändern des sterilen sowie auch des blütentragenden Phyllokladiums finden wir aber auch Gefäßbündel, welche von der auf der Fläche des Organs vertikalen Richtung etwas abweichen. In der Mitte der Fläche des Phyllokladiums sind die Gefäßbündel in der Mehrzahl der Fälle genau bilateral angeordnet. Einen ebensolchen Vorgang in der Anordnung der Gefäßbündel kann man in der ganzen übrig bleibenden Länge des Phyllokladiums feststellen. Es verhält sich also die obere Hälfte des Phyllokladiums von *Ruscus Hypoglossum* in dieser Hinsicht ebenso wie die Blattspreite des Phyllokladiums von *Danaë racemosa* und *Semele androgyna*. Die einzelne Abweichung äußert sich hier nur in der Orientierung der einzelnen parallel durchlaufenden Gefäßbündel. Bei den Phyllokladien der Gattungen *Danaë* und *Semele* sind nämlich die Xyleme aller Gefäßbündel der Oberseite des Phyllokladiums zugekehrt, während bei *Ruscus Hypoglossum* die Gefäßbündel sich umgekehrt verhalten.

Schenken wir nun unsere Aufmerksamkeit auch noch der anatomischen Zusammensetzung der blütentragenden Phyllokladien von *Ruscus Hypoglossum*. Auf dem Schnitte durch den basalen Teil des Phyllokladiums (Taf. VIII, Fig. 1), unweit von der Insertion desselben in der Achsel des Stengels und der Stützbraktee, verhält sich das blütentragende Phyllokladium genau so, wie das sterile Phyllokladium. In der Mitte läuft ein einziger, kräftig entwickelter, in ein dickwandiges Sklerenchymgewebe (*c*) eingebetteter Gefäßbündelzylinder hindurch. Je höher man den Schnitt geführt hat, desto flacher und breiter wird der Zentralzylinder. Auch hier tritt an zwei Stellen eine Einschnürung zutage (Taf. VIII, Fig. 2). Diese Einschnürungen führen endlich zu einer vollständigen Teilung des einzigen Basalzylinders, gewöhnlich in drei kleine Zylinder. Es kommt manchmal vor, daß an den Seiten sich noch zwei kleinere Zylinder, oder schließlich gar nur einfache Gefäßbündel abschnüren. Wie man sieht, ist das Verhalten des blütentragenden Phyllo-

kladiums in seinem unteren Teile genau dasselbe, wie bei dem sterilen Phyllokladium.

Interessant ist aber der weitere Verlauf der durch die Teilung entstandenen Zylinder. Die zwei seitlichen lösen sich öfters durch Teilung in parallele, einfache Gefäßbündel bald auf. Unterhalb der Hälfte, manchmal auch im Drittel der Länge des ganzen Phyllokladiums ist häufig nur der mittlere Zylinder erhalten (Taf. VIII, Fig. 3). Die übrigen Gefäßbündel sind selbständig und zumeist nach einer Seite hin orientiert. An den Rändern des Phyllokladiums äußern sie aber das Bestreben, ihre Xyleme der Mitte zuzukehren. Der Zentralzylinder enthält einige Gefäßbündel (*d*), die durchweg zu seiner Achse orientiert sind. Das sklerenchymatische Gewebe (*c*), in welches diese Gefäßbündel eingebettet sind, hat denselben Charakter, wie bei allen Zentralzylindern, von denen in unserer Arbeit schon gesprochen wurde. Äußerlich präsentiert sich dieser Zentralzylinder bei makroskopischer Betrachtung ebenso, wie der schon früher erwähnte starke Mittelnerv, welcher durch die Mitte der unteren Hälfte des Phyllokladiums bis zum Blütenstande in dem Blattwinkel der seitenständigen Stützbraktee hindurchläuft.

Auf dem Querschnitte des Phyllokladiums an der Stelle, wo der Blütenbüschel aufsitzt, ist der Zentralzylinder bedeutend breiter. Ein Teil der Gefäßbündel geht aus der Mitte des Zylinders in die einzelnen Blütenstiele über. In die Fortsetzung des Phyllokladiums, ebenso auch in die Stützbraktee des Blütenstandes tritt ebenfalls ein Teil der Gefäßbündel hinein. Das geschieht in der Weise, daß die am äußersten Rande befindlichen Gefäßbündel des Zylinders selbständige Gruppen von je zwei, (höchstens von je drei) Bündeln bilden. Diese Gefäßbündel zerlegen sich dann und münden in die Fortsetzung des Phyllokladiums und in die Stützbraktee ein. Ziemlich häufig behalten die in die Mitte der Fortsetzung des Phyllokladiums eintretenden Gefäßbündel den Charakter einer Gruppe von 2—3 Gefäßbündeln. Sehr bald zerlegen sie sich aber in der Fläche. Dasselbe kommt manchmal auch an der seitenständigen Braktee, besonders da, wo sie stark entwickelt ist, zustande.

Der von der Basis des Phyllokladiums bis zum Blütenbüschel verlaufende Zentralzylinder steht mit jenem in ziemlich festem Zusammenhange, was auch zur Folge hat, daß, wenn wir die seitenständige Braktee abtrennen und durch einen mäßigen Zug zur Seite hin auch die Infloreszenz abzureißen versuchen, zugleich mit dem Blütenbüschel auch der ganze starke Mittelnerv abgetrennt wird. Bei einem vorsichtigen Vorgehen können wir auf diese Weise den ganzen Zentralzylinder fast bis zur Basis des Phyllokladiums herausnehmen. Das weist doch ganz deutlich darauf hin, daß der Blütenbüschel den Zentralzylinder (also eigentlich die Achse) terminal abschließt, daß aber der Blütenbüschel sich mit diesem Zylinder in einer festen Verbindung befindet, und daß diese „Achse“ nur bis zum Blütenstande reicht.

Die ganze, die Fortsetzung des Phyllokladiums bildende, durch zwei Seitennerven vom übrigen Phyllokladium abgeteilte Partie zeigt Gefäßbündel, welche insgesamt aus dem Zentral-

zylinder hervorkommen. Die übrigen Gefäßbündel von dem unteren Teil des Phyllokladiums sind an der Innervation dieser Partie nicht beteiligt. Diese Umstände werden durch die Resultate bekräftigt, zu denen wir bereits auf Grund der Nervatur gelangt sind. Die obere Hälfte des Phyllokladiums zeigt ihrer ganzen Länge nach eine gleiche Zusammensetzung (Taf. VIII, Fig. 4). Mitten hindurch geht ein Gefäßbündel (*d*), an dessen Seiten sich dann die anliegenden, fast parallelen Bündel (*d*) befinden. Alle diese Gefäßbündel sind selbständig und jedes von ihnen hat eine eigene, aus sklerenchymatischem Gewebe gebildete Scheide.

Der Querschnitt durch die seitenständige, den Blütenstand unterstützende Braktee (Taf. VIII, Fig. 5) ist mit dem Querschnitte des oberen Teiles des Phyllokladiums vollkommen übereinstimmend. In der Mitte verläuft ein selbständiges Gefäßbündel, zu dessen Seiten sind zuweilen zwei, manchmal auch mehrere Gefäßbündel bemerkbar. So verhält sich dies aber nur bei den Formen, welche eine kleine Stützbraktee aufweisen, während bei den Formen mit den großen Brakteen, wie nach den Nerven geschlossen werden kann, auch eine große Anzahl von Gefäßbündeln vorhanden ist. Hier ist also dem Verlaufe der Gefäßbündel in der Braktee in dem oberen Teile des Phyllokladiums eine vollständige Übereinstimmung. Auch in den übrigen Geweben äußerst sich bei beiden Gebilden vollkommene Kongruenz.

Was die anderen Gewebe der Phyllokladien anbelangt, so sind sie folgendermaßen entwickelt: Auf der Oberfläche ist die Epidermis beiderseits des Phyllokladiums mit Spaltöffnungen versehen. Unter dieser Epidermis sind zu beiden Seiten ebenfalls einige Schichten des Assimilations- und Schwammgewebes gleichmäßig verbreitert. Diese Gewebe der unteren und oberen Seite des Phyllokladiums sind voneinander durch große Wasserzellen abgeteilt, welche meistenteils in eine oder zwei Schichten zerlegt sind. Es kommen auch Fälle vor, wo diese Wasserzellen in drei Schichten zerfallen. Auch zwischen diesen Zellen sind kleine Zellen des Schwammparenchyms eingelagert.

Vergleichen wir jetzt die anatomischen Verhältnisse der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* mit den anatomischen Verhältnissen derselben vegetativen Organe bei *Danaë racemosa* und *Semele androgyna*, so werden viele gegenseitige Analogien gleich auffallend. Der Verlauf der Gefäßbündel und das Verhalten des ganzen Zentralzylinders in dem Basalteile des Phyllokladiums von *Ruscus* ist genau dasselbe, wie bei den Gattungen *Danaë* und *Semele*. So ist es auch auf dem Querschnitte durch den oberen Teil der Phyllokladien von *Ruscus*, *Danaë* und *Semele*. Die einzelnen Gefäßbündel sind hier allgemein selbständig, haben jeder seine eigene sklerenchymatische Scheide, sind in einer durch die Fläche des Phyllokladiums gegebenen Ebene angeordnet, und größtenteils bilateral orientiert. Mit den seitlichen Gefäßbündeln in den Phyllokladien der Gattung *Ruscus* werden wir uns noch weiter unten beschäftigen. Auch in den übrigen Geweben der Phyllokladien tritt eine auffallende Übereinstimmung zutage. Wir sehen hier die-

selbe Epidermis, dieselben Schichten der Assimilations-, Schwamm- und Wasserzellen. Wir müssen hier unbedingt zugeben, daß auch anatomisch die sterilen Phyllokladien der Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* identische Organe sind.

Treten wir jetzt an die spezielle Erklärung der anatomischen Verhältnisse, welche wir auf den Phyllokladien der Gattung *Ruscus* gefunden haben, heran. Das blütentragende Phyllokladium hat morphologisch die Bedeutung einer Verschmelzung der flügelartig verbreiterten blütentragenden Achse und einer der beiden (und zwar der vergrößerten) Stützbrakteen des Blütenstandes. Das zeigen uns auch die anatomischen Verhältnisse. In seinem ganzen Unterteile behält nämlich das Phyllokladium den Achsencharakter bei, ganz im Einklange mit dem starken, bis zu dem Blütenstande hinreichenden Zentralzylinder. Daß dann an den Seiten dieser Achse noch die Flügel entwickelt sind, wird durch das Auseinandertreten des basalen Zylinders in einen Zentralzylinder, der bis zu dem Blütenstande reicht, und einige Seitenzylinder bestätigt. Schließlich wäre das charakteristische Merkmal hervorzuheben, daß die am äußersten Rande befindlichen Gefäßbündel die Orientierung zur Mitte des ganzen Gebildes zu behalten trachten. Die Xyleme dieser Gefäßbündel sind nämlich nicht der unteren oder oberen Seite des Phyllokladiums, sondern dem Zentralzylinder zugekehrt. Diesen eigentümlichen Charakter behalten die seitlichen Gefäßbündel der Flügel auch oberhalb des Blütenstandes bei. Demzufolge braucht uns dieser Umstand keineswegs zu befremden. Bernátsky weist auf dieses Verhalten der Gefäßbündel mit folgenden Worten hin: Wenn ein Gefäßbündel nahe zum Phyllokladiumsrand fällt, so ist dementsprechend dessen Leptom genau gegen den Phyllokladiumsrand zugerichtet. Von einer streng bilateralen Anordnung der Gefäßbündel und ihrer Elemente ist keine Spur. Es geht aus alldem klar hervor, daß die Gefäßbündel samt dem Stereom keinesfalls der anatomischen Struktur eines Blattes entsprechen, sondern indem sie in mehrere Zentralzylinder gruppiert sind, ein verflachtes Stammgebilde erkennen lassen."

Ein derartiger Verlauf stimmt auch mit unseren Voraussetzungen überein. Der untere Teil des Phyllokladiums der Gattung *Ruscus* verhält sich anatomisch so wie eine geflügelte Achse und auch ihre Flügel, welche die ganze vergrößerte Stützbraktee einhüllen, müssen sich wie die Achse bis zur Spitze des Phyllokladiums verhalten. Es ist also gar nichts sonderbares daran, wenn die am äußersten Rande befindlichen einfachen Gefäßbündel die Orientierung der Gefäßbündel in der Achse beibehalten. Dementgegen sind die Gefäßbündel der vergrößerten Braktee (welche mit den Flügeln der Achse verschmolzen und mit ihnen unweit von den beiden charakteristischen Seitennerven zusammengewachsen ist) in der großen Mehrzahl der Fälle streng bilateral angeordnet und behalten sie auch ihre Orientierung nach einer einzigen Richtung hin bei. Es kommen allerdings auch ausnahmsweise Abweichungen vor, welche aber dadurch, daß eine Akkomodation an die Achsenflügel erfolgt

ist, leicht zu erklären sind. Diese Abweichungen bilden immerhin eine verschwindend kleine Minderzahl aller Fälle.

Der Teil, welcher sich auf Grund der morphologischen Fakten als Phyllomgebilde behauptet hat, verhält sich auch in anatomischer Hinsicht wie ein Blatt. Dasselbe können wir mit vollem Recht von der kleinen, die Infloreszenz unterstützenden Braktee sagen. Diese Stützbraktee gleicht auch in anatomischer Hinsicht der vergrößerten Braktee, welche mit den Achsenflügeln zusammengeflossen ist. Die beiden erwähnten Organe sind ganz homolog und reziprok, so daß das Zusammenwachsen der Achsenflügel mit der oder jener der beiden Brakteen erfolgt. Das wird außerdem, was bereits in dem morphologischen Teile angeführt worden ist, auch durch den Umstand bekräftigt, daß auf manchen Exemplaren von *Ruscus Hypoglossum* der größte Teil der Stützbrakteen auf der Unterseite der Phyllokladien auftritt. Daraus geht hervor, daß in dergleichen Fällen die obere Braktee sich vergrößert und die untere klein bleibt, ein Zustand, welcher insbesondere für *Ruscus Hypophyllum* als spezifisches Merkmal sich entwickelt hat.

Die Auslegung der sterilen Phyllokladien bei der Gattung *Ruscus* ist jetzt nicht schwer. Hier haben wir dasselbe, was an den stets steril bleibenden Phyllokladien von *Danaë racemosa* und an den sterilen Phyllokladien von *Semele androgyna* allgemein vorkommt. In den unteren Stengel- und Seitenästchen-Partien sind es axilläre Brachyblaste (Kurztriebe) und terminale bei den den Stengel und die Seitenzweige abschließenden Phyllokladien. Diese Kurztriebe tragen ein einziges Blatt, welches sich in seine Fortsetzung stellt. Hier kompliziert sich die Sache nur dadurch, daß der Brachyblast ähnlich wie das blütentragende Ästchen bei dem blütentragenden Phyllokladium sich flügelartig erweitert und die so entstandenen Flügel mit dem terminalen Blatte zusammenfließen. Das Resultat ist dann ein dem blütentragenden Phyllokladium ganz homologes Organ.

Das bekräftigen auch die anatomischen Verhältnisse, welche dieser Auffassung der sterilen Phyllokladien der Gattung *Ruscus* gut entsprechen. Auf ihrer Basis zeigen die sterilen ebenso wie die blütentragenden Phyllokladien die anatomischen Merkmale der Achse, in der Mittelpartie des Oberteiles aber zeigen sie anatomisch den Charakter des Blattes.

Die Verschmelzung beider Gebilde ist durch einen allmählichen Übergang zustande gekommen. Bei den sterilen Phyllokladien von *Ruscus aculeatus* ist der Brachyblast durch einen sehr kurzen und etwa im Viertel der Länge des Phyllokladiums auf seiner oberen Seite endigenden Nerv angedeutet. Und tatsächlich findet man auf dem anatomischen Querschnitte, daß der Zentralzylinder der Gefäßbündel nahe an der Stelle, wo dieser kurze Nerv endigt, als ganzes verschwindet und weiter nur in der Form eines einfachen Gefäßbündels sich festsetzt (Taf. VIII, Fig. 6 und 7).

Schließlich wollen wir noch der Gestaltung der Spaltöffnungen und ihrer Dislozierung auf dem Phyllokladium der Gattung *Ruscus* unsere Aufmerksamkeit schenken. Was die Dislokation der Spaltöffnungen betrifft, so verhalten sich die beiden Seiten des Phyllokladiums ganz gleich. Hier und da kommen zwar einige Variationen in der verhältnismäßigen Zahl der bloß auf der Unterseite ihrer Blätter verteilten Spaltöffnungen vor, obgleich zum Beispiel die *Convallaria* ebenfalls auf beiden Blattflächen mit Spaltöffnungen versehen ist. Diesen wichtigen Punkt hat auch Bernátsky nicht unbeachtet gelassen. Nach seiner Ansicht sprechen diese Umstände weder für noch gegen seine Anschauungen über die Bedeutung der Phyllokladien der Gattung *Ruscus*. Weiter machte Bernátsky aber darauf aufmerksam, „daß bei *Ruscus* auch an den Kanten und am Rande des Phyllokladiums Spaltöffnungen vorkommen, was für Blätter eine unbekannte Erscheinung ist.“ Tatsächlich befinden sich auch auf den Rändern der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* Spaltöffnungen. Darin liegt aber dennoch kein Grund, der gegen die Richtigkeit unserer Auffassung dieser vegetativen Organe sprechen würde. Die Ränder der Phyllokladien gehören nämlich nicht dem Blatte, sondern den Flügeln der Achse an, verhalten sich also so wie die Achsen, auch in Hinsicht auf die Dislokation der Spaltöffnungen.

Auch das Mesophyll der Phyllokladien stimmt (selbst nach der Ansicht Bernátskys) mit dem Phyllomursprunge der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* überein. Zur Erläuterung müssen wir hier bemerken, daß dieses Phyllokladium, welches im ganzen die Funktion des Blattes übernommen hat, auch sein Mesophyll jenem des Blattes, dessen Hauptbestandteil es bildet, akkomodiert hat. Und das so adaptierte Mesophyll des ganzen Organs stimmt mit dem Mesophyll der Blätter der verwandten Gattungen und Arten überein. So herrscht nach Bernátsky hierin eine große Kongruenz mit den Blättern der Gattung *Convallaria*. Aber auch mit den Blättern anderer verwandter Gattungen befindet sich das Phyllokladium der Gattung *Ruscus* betreffs des Mesophylls in voller Übereinstimmung, wovon wir uns leicht überzeugen können.

Auf Grund alles dessen, was hier bezüglich der Phyllokladien der Gattungen *Danaë*, *Semele* und *Ruscus* ausgeführt worden ist, kann man den Schluß ziehen, daß die anatomische Struktur derselben mit ihrer morphologischen Bedeutung in dem Sinne, wie sie Velenovský dargelegt hat, übereinstimmt.

Résumé.

Die kurz zusammengefaßten Resultate der in dieser Arbeit enthaltenen Ausführungen sind folgende:

I. In betreff der Nervatur der Phyllokladien.

1. Die Nervatur der Phyllokladien der Gattungen *Ruscus*, *Danaë* und *Semele* weist auf die Zusammensetzung der Phyllo-

kladien aus zwei Teilen von verschiedener morphologischer Bedeutung hin.

2. Der stark hervortretende charakteristische Nerv an dem Phyllokladium der Gattung *Ruscus*, welcher von der Basis der blütentragenden Phyllokladien aus bis zur seitlichen, die Infloreszenz stützenden Braktee verläuft, deutet eine blütentragende Achse an.

3. Die blütentragende Achse bei dem Phyllokladium der Gattung *Ruscus*, welche durch einen stark hervortretenden Nerv angedeutet ist, wird durch eine aus der Achsel zweier Brakteen hervorkommende Infloreszenz abgeschlossen. Von diesen Brakteen vergrößert sich die eine und verwächst mit den Achsenflügeln, während die andere klein bleibt und seitwärts gedrückt wird.

4. Sowohl in die vergrößerte als auch in die seitwärtige Braktee erfolgt schon vom Anfang an der Eintritt je eines Mittel- und je zweier Seitennerven. Zwischen diesen Nerven befinden sich dann einige schwächere Nerven.

5. Die Nerven am Ende der seitlichen Braktee und am Ende des Phyllokladiums fließen zusammen, was wir auch an den Blättern der nahe verwandten Liliaceen (*Convallaria* etc.) beobachten können.

6. Das kongenitale Zusammenwachsen der Achsenflügel und der vergrößerten Braktee erfolgt in der Nähe zweier Seitennerven, welche von der Stelle aus, wo die kleine, seitliche Braktee aufsitzt, in den Oberteil des Phyllokladiums eintreten.

7. Beide Organe, sowohl die vergrößerte, mit den Achsenflügeln verwachsene, als auch die seitliche, freigebliebene Braktee stimmen, was die Nervatur anbelangt, vollkommen überein und weisen dadurch auf ihren gleichen morphologischen Wert in beiden Fällen hin.

8. Die Seitenflügel der blütentragenden Achse haben ihre selbständige Nervatur gegenüber der zusammengewachsenen, vergrößerten Braktee.

9. Die Nervatur der vergrößerten Braktee ist ebenfalls selbständig und von der Nervatur der Achsenflügel umgeben.

10. Bei der Art *Ruscus aculeatus* finden wir fast regelmäßig und bei *R. Hypoglossum* in abnormen Fällen an den sterilen Phyllokladien, daß der basale Brachyblast durch einen bald endigenden Nerv angedeutet ist.

11. Die Nervatur der an den Achsen aufwachsenden Phyllokladien bei der Gattung *Danaë* stimmt mit der Nervatur der wahren, grundständigen, konvallarienartigen Blätter derselben Gattung bis auf den Umstand überein, daß die Phyllokladien eine, einigermaßen weniger hervortretende Nervatur haben.

12. Die starken, in die Infloreszenzen einmündenden Nerven der blütentragenden Phyllokladien von *Semele androgyna* bilden eine Andeutung der Blütenachse; sie sind deshalb von derselben morphologischen Bedeutung, wie der starke mittlere Nerv in der unteren Hälfte des blütentragenden Phyllokladium von *Ruscus*.

13. Die sterilen Phyllokladien der Gattung *Semele* stimmen

bezüglich der Nervatur mit den grundständigen konvallarienartigen, von Braun beobachteten Blättern derselben Gattung überein.

II. In betreff der morphologischen Beobachtungen.

14. Die blütentragenden Phyllokladien der Gattung *Ruscus* sind zusammengesetzte Organe. In abnormen Fällen kehren sie zu der ursprünglichen Form, aus welcher sie entstanden sind, zurück und die beiden ursprünglichen Teile werden selbständig. Besonders häufig sind jene Abnormitäten, an denen die Achse von der vergrößerten Braktee bei *Ruscus aculeatus* abgeteilt ist.

15. Aus abnormen Bildungen der Phyllokladien bei der Gattung *Ruscus* kann man eine ganze Reihe von Vorgängen, von der ursprünglichen Form der Phyllokladien bis zum Phyllokladium in der Gestalt, wie wir sie jetzt vorfinden, zusammenstellen.

III. In betreff der anatomischen Untersuchung.

16. *Danaë racemosa* gibt uns den Schlüssel zum Verständnis der anotomischen Verhältnisse der Gattungen *Semele* und *Ruscus*.

17 Das Basalglied des Phyllokladiums der Gattung *Danaë* behält vollständig den anatomischen Charakter der Achse in seiner ganzen Länge bei; die Gefäßbündel sind derart angeordnet, daß sie im ganzen mit ihren Xylemen der Achse des ganzen Gliedes zustreben und einen charakteristischen Zentralzylinder bilden, welcher in ein stark entwickeltes, zusammenhängendes, sklerenchymatisches Gewebe eingehüllt ist.

18. Die flache, blattartig verbreiterte Spreite des Phyllokladiums der Gattung *Danaë* breitet ihre Gefäßbündel in einer, durch die Fläche des Phyllokladiums gegebenen Fläche aus. Die einzelnen, parallelen Gefäßbündel sind durchweg zu einer Seite hin orientiert und von den eigenen, sklerenchymatischen Scheiden umgeben. Die übrigen anatomischen Merkmale dieser Partie des Phyllokladiums der Gattung *Danaë* stimmen mit dem anatomischen Kennzeichen der nahe verwandten Liliaceen gänzlich überein.

19. Die anatomische Struktur der grundständigen konvallarienartigen Blätter der Gattung *Danaë racemosa* kongruiert vollkommen mit der anatomischen Struktur achsenständiger Phyllokladien.

20. In Berücksichtigung aller dieser Gründe müssen wir zugeben, daß das Phyllokladium der Gattung *Danaë* sich anatomisch geradeso verhält wie ein wirkliches Blatt.

21. Die beiden Partien des Phyllokladiums von *Danaë racemosa* sind deutlich voneinander abgeteilt und zwar sowohl makroskopisch als auch anatomisch. Das ganze Organ besteht also aus einem verkürzten Achsenglied und aus einem einzigen terminalen Blatt, welches sich in die Verlängerung dieser Achse stellt.

22. Die sterilen Phyllokladien von *Semele androgyna* sind eine Übergangsform zwischen den Phyllokladien der Gattung *Danaë* und den sterilen Phyllokladien der Gattung *Ruscus*.

23. Der verschmälerte stielartige Teil des Phyllokladiums der Gattung *Semele* besitzt charakteristisch hervortretende Achsenmerkmale. Auf dem Querschnitte zeigt sich dieser Teil in derselben Gestalt und Beschaffenheit wie das gelenkförmige Glied der Gattung *Danaë*. Es ist also ein mit diesem Gliede anatomisch vollkommen kongruentes Organ — demzufolge eine axilläre Achse.

24. Der Übergang der basalen Achse in die blattartige Spreite des Phyllokladiums von *Semele androgyna* ist ein allmählicher gegenüber demselben Vorgang bei *Danaë*.

25. Die blattartig verbreitete Spreite des Phyllokladiums verhält sich anatomisch ganz wie die Spreite des Phyllokladiums von *Danaë racemosa*. Wir haben hier also wieder die anatomischen Merkmale eines Phyllomgebildes.

26. Auch bei der Gattung *Semele* sind die grundständigen Blätter (nach Reinkes Konstatierung) anatomisch vollständig übereinstimmend mit der Spreite der Phyllokladien.

27. Es besteht daher auch das sterile Phyllokladium der Gattung *Semele* aus einem axillären Brachyblast und einem einzigen Terminalblatt.

28. Bei der Gattung *Ruscus* ist der Übergang von der basalen, sich verlierenden Achse in ein terminales Blatt an den sterilen Phyllokladien ein ganz allmählicher.

29. Auf dem basalen Querschnitte des Phyllokladiums der Gattung *Ruscus* verhält sich dieses so wie eine wirkliche Achse. Die Gefäßbündel bilden einen starken Zentralzylinder und sind insgesamt der Mitte zu orientiert.

30. Bei den sterilen Phyllokladien der Gattung *Ruscus* zerlegen sich im weiteren Verlaufe die Gefäßbündel gleichmäßig mit durchweg eingehaltener Orientierung nach einer Richtung hin. Eine Ausnahme machen da höchstens nur die Randbündel, welche jedoch den Achenflügeln angehören.

31. Bei den blütentragenden Phyllokladien behält der starke Mittelnerv der unteren Partie des Phyllokladiums die Achsenbeschaffenheit bis zur Infloreszenz bei.

32. An dem in der Mitte der oberen Partie des Phyllokladiums bei der Gattung *Ruscus* geführten Schnitte sind die Gefäßbündel größtenteils einfach, selbständig und bilateral orientiert.

33. Die seitliche Stützbraktee der Infloreszenz stimmt anatomisch mit der mittleren Partie der Fortsetzung des Phyllokladiums im ganzen überein.

34. Die morphologische Bedeutung des sterilen Phyllokladiums der Gattung *Ruscus* ist dieselbe wie bei *Danaë* und *Semele*. Wir haben hier wieder einen axillären Brachyblast, welcher sich in diesem Falle aber flügelartig verbreitert und mit dem Terminalblatt zusammenfließt. Dies wird auch durch die anatomischen Verhältnisse bestätigt.

35. Die anatomischen Verhältnisse bekräftigen auch noch weiter das, daß die blütentragenden Phyllokladien der Gattung

Ruscus ein Konflux der flügelförmig erweiterten Achse und der Infloreszenz sind.

36. Alle in dieser Arbeit geltend gemachten Gründe bestätigen die Richtigkeit der Auslegung Velenovskýs über die morphologische Bedeutung der Ruscus-, Danaë- und Semele-Phyllokladien.

Literatur.

Askenasy, Botanisch-morphologische Studien. Beiträge zur Kenntnis der flachen Stämme. 1872.

Bernátsky, Das Ruscus-Phyllokladium. (Englers Botanische Jahrbücher. Bd. 34. 1905. p. 161—177.

— Zur Kenntnis der vegetativen Organe der Gattung *Ruscus*. (Ann. hist. nat. Mus. nat. Hung. I. 1903.)

Čelakovský, O kladodiích Asparageí. (Rozpravy české akademie. Třída II. Ročník II. Praha 1893.)

Duval-Jouve, Etude histotaxique des cladodes du *Ruscus aculeatus* L. (Bull. de la Soc. Botan. de France. Tome XXIV. 1877.)

Engler, *Liliaceae*. (Engler-Prantls, „Die natürlichen Pflanzenfamilien". II. 5.)

Esenbeck, Genera plantarum florae Germanicae. Vol. II. Bonnae 1843.

Falkenberg, Untersuchungen über die Vegetationsorgane der Monocotyledonen. (Just, Bot. Jahrb. 1876.)

Goebel, Organographie der Pflanzen. Zweiter Teil. Jena 1901.

Host, Flora austriaca. II. Viennae 1831.

Koch, Synopsis florae germanicae et helveticae. Tom. II. 1844.

Marcello, Sulla costituzione morfologica del cladodio presso le Asparagacee e specialmente pel genere *Ruscus*. (Boll. Soc. Natur. Napoli. XXII. 1908. p. 89—109.)

Penzig, Pflanzen-Teratologie. II. 1894.

Reinke, Die Assimilationsorgane der Asparageen. (Pringsheims Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XXXI. H. 2.)

Schacht, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte flächenartiger Stammorgane. (Flora XXVI. 1853. p. 456—472.)

Szafer, Zur Kenntnis der Assimilationsorgane von *Danaë racemosa* (L.) Mönch. (Österreich. botan. Zeitschr. Jahrg. LX. 1910. No. 7.)

Van Tieghem, Sur les feuilles assimilatrices et l'inflorescence des *Danaë*, *Ruscus* et *Semele*. (Bull. de la Soc. Botan. de France. T. XXXI. 1884. p. 81—90.)

Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag 1905—10.

— O phyllokladiích rodu *Danaë*. (Rozpravy české akademie. Třída II. R. I. Praha 1892.)

— Zur Deutung der Phyllokladien der Asparageen. (Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. XV. 1903. p. 257—268.)

Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik. II. Leipzig und Wien 1903—1908. II. Aufl. 1910.

Wilbrand, Handbuch der Botanik. Darmstadt 1837.

Wildenow, Anleitung zum Selbstudium der Botanik. Berlin 1804.

Erklärung der Tafeln.

Tafel VIII.

Fig. 1. 2. 3. 4. 5. Einige Querschnitte durch das blütentragende Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum.*

Fig. 1. Ein Querschnitt durch die Basis des Phyllokladiums nahe oberhalb der Insertion auf dem Stengel. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Das sklerenchymatische Gewebe, in dem der Zentralzylinder der Gefäßbündel eingebettet ist. *d* Die einzelnen Gefäßbündel.

Fig. 2. Ein etwas höher oberhalb des letzteren (Fig. 1) durchgeführter Querschnitt durch das Phyllokladium. Der homogene Zentralzylinder der Basis spaltet sich hier durch Einschnürung in drei selbständige Gefäßbündelzylinder und zwei freie Gefäßbündel. Die dem Rande des Phyllokladiums am nächsten durchlaufenden Gefäßbündel sind durch seine Xyleme zur Mitte des ganzen Gebildes orientiert. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Das sklerenchymatische Gewebe. *d* Die Gefäßbündel.

Fig. 3. Ein Querschnitt nahe oberhalb der Stellen. wo die Stützbraktee auf dem Phyllokladium aufsitzt. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Der Zentralzylinder der Gefäßbündel, makroskopisch auf der Oberfläche des Phyllokladiums als der starke, bis zu dem Blütenstande durchlaufende Mittelnerv wahrnehmbar. *d* Die einzelnen selbständigen Gefäßbündel, von denen jeder von seiner eigenen sklerenchymatischen Scheide umhüllt ist.

Fig. 4. Ein Querschnitt durch das Phyllokladium in dem der Spitze nächsten Viertel der ganzen Länge. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Die einzelnen selbständigen Gefäßbündel. *d* Das einfache, in der Fortsetzung des unteren Zentralzylinders sich befindende Gefäßbündel.

Fig. 5. Ein Querschnitt durch die kleine seitenständige Stützbraktee. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Das einfache Gefäßbündel mit stark entwickelter sklerenchymatischer Scheide.

Fig. 6. 7. Zwei Querschnitte durch das sterile Phyllokladium von *Ruscus aculeatus.*

Fig. 6. Ein Querschnitt durch die Basis des Phyllokladiums. Die Erklärung ist dieselbe wie bei Fig. 1.

Fig. 7. Ein Querschnitt, nahe oberhalb der Stelle, wo sich der kurze Nerv auf der oberen Seite des Phyllokladiums abschließt. Alle Gefäßbündel sind selbständig von eigenen sklerenchymatischen Scheiden umhüllt. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *d* Die einzelnen Gefäßbündel.

Fig. 8. 9. 10. Einige Querschnitte durch das sterile Phyllokladium von *Semele androgyna.*

Fig. 8. Ein Querschnitt durch den stielartig verschmälerten Basalteil des Phyllokladiums. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Das sklerenchymatische Gewebe, welches den Zentralzylinder der Gefäßbündel *d* einhüllt.

Fig. 9. Ein Querschnitt durch das Phyllokladium an den Stellen, wo der stielartig verschmälerte Basalteil sich plötzlich in eine breite „Blattspreite“ verbreitert. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Das Sklerenchymgewebe. *d* Die Gefäßbündel.

Fig. 10. Ein Querschnitt durch die Blattspreite des Phyllokladiums. Alle Gefäßbündel *d* sind einfach und in der Fläche des Phyllokladiums orientiert. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe.

Tafel IX.

Fig. 1. Ein Querschnitt durch den Stengel von *Danaë racemosa*. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Das Sklerenchymgewebe. *d* Die Gefäßbündel.

Fig. 2. 3. 4. 5. Einige Querschnitte durch das Phyllokladium von *Danaë racemosa*..

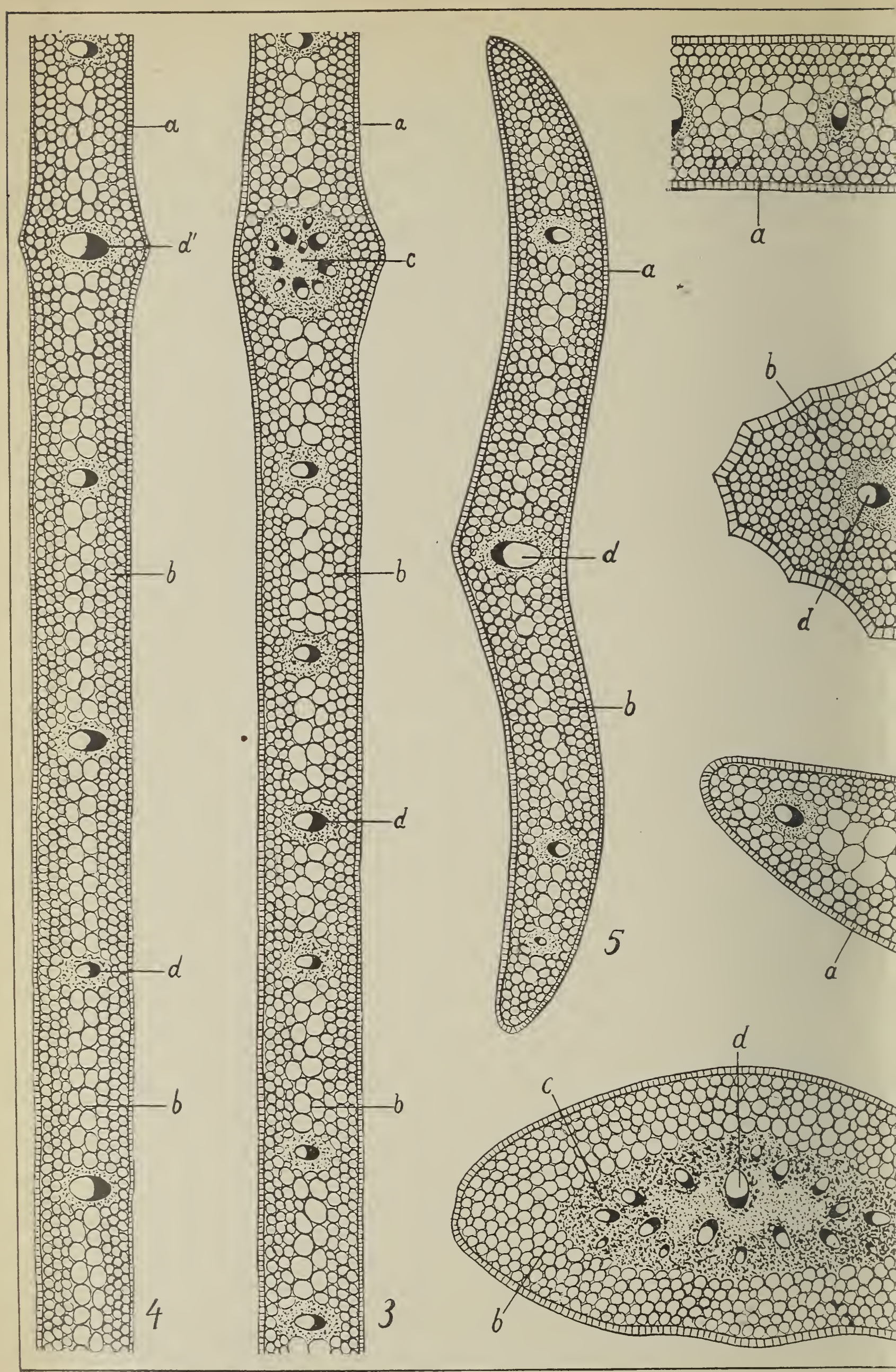
Fig. 2. Ein Querschnitt durch das gelenkartige Glied des Phyllokladiums nahe der Insertion auf dem Stengel. Die Erklärung dieselbe wie bei Fig. 1.

Fig. 3. Ein Querschnitt durch das Glied in seinen höheren Partien nahe der Stelle, wo er in die flache Blattspreite übergeht.

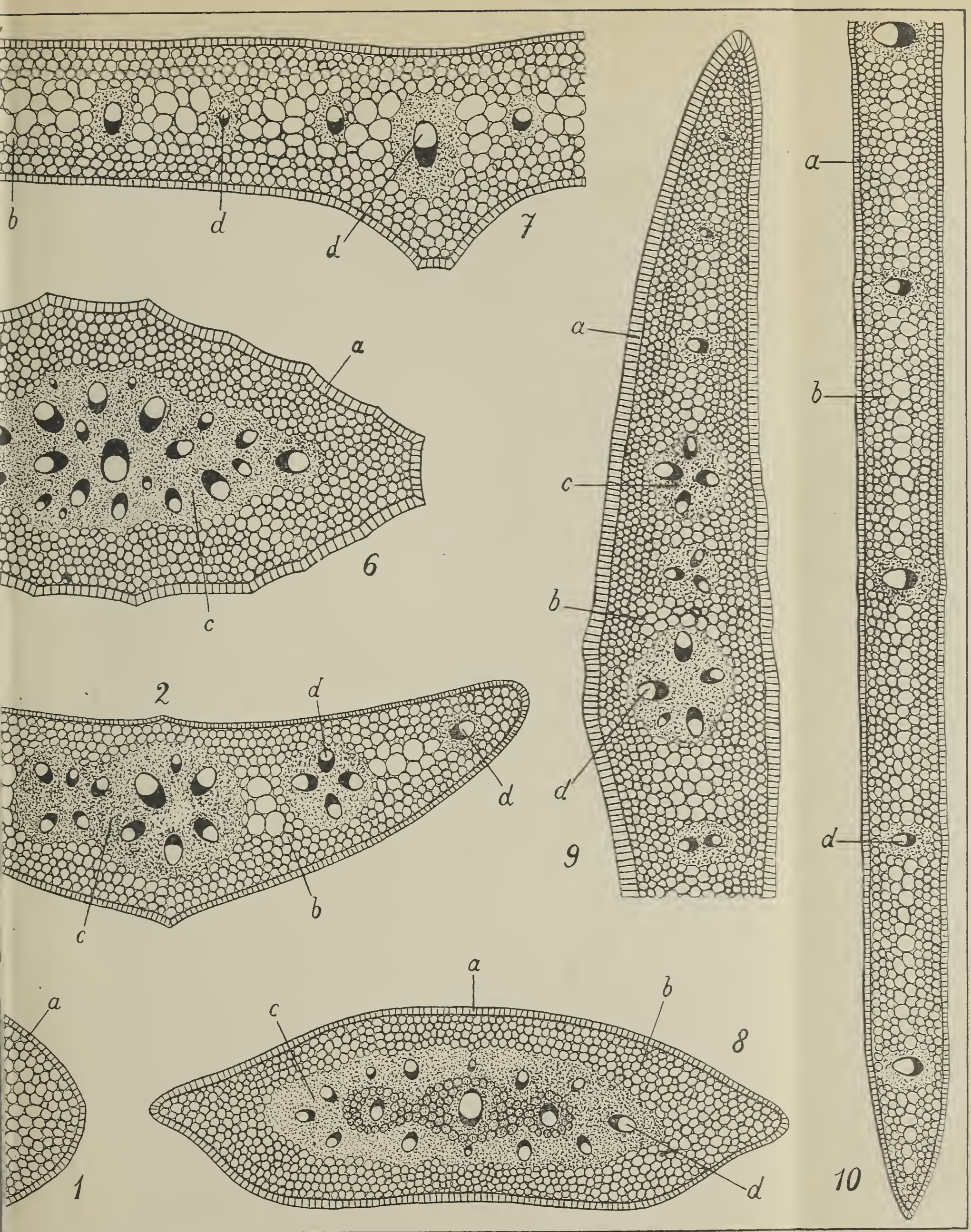
Fig. 4. Ein Querschnitt durch die flache Blattspreite des Phyllokladiums gerade oberhalb des basalen Gliedes. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- uud Wassergewebe. *c* Die sklerenchymatische Scheide, welche das Gefäßbündel umhüllt.

Fig. 5. Ein Querschnitt durch die Blattspreite des Phyllokladiums in seiner oberen Hälfte. Die Erklärung ist dieselbe wie bei Fig. 4.

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

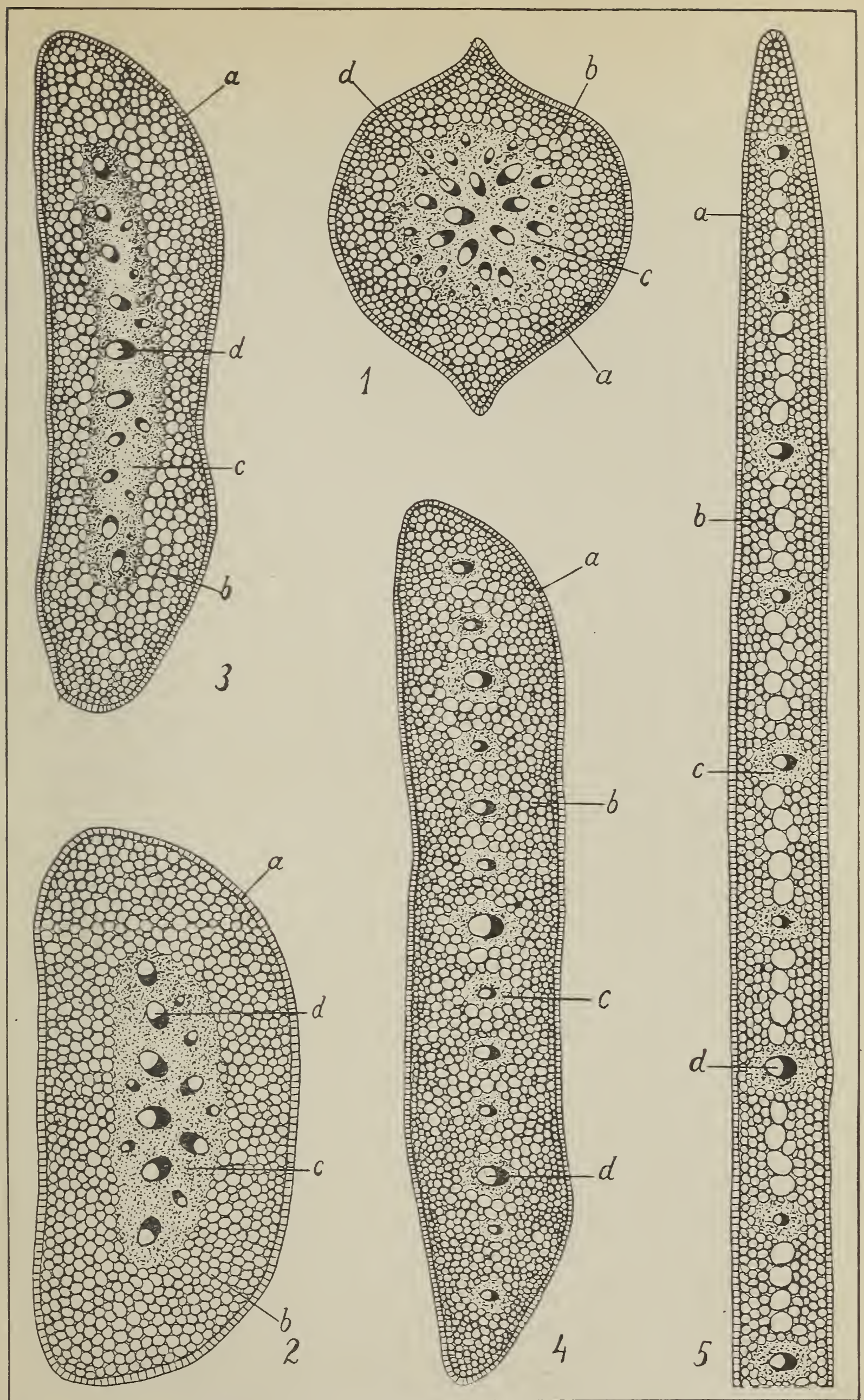


G. Daněk ad nat. del.



Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY



G. Daněk ad nat. del.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: BH_29_1

Autor(en)/Author(s): Danek Gustav

Artikel/Article: Morphologische und anatomische Studien über die Ruscus-, Danae- und Semele- Phyllokladien. 357-408