

Zur Deutung der Monokotylenblätter als Phyllodien, unter besonderer Berücksichtigung der Arbeit von A. Arber; „The Phyllode Theory of the Monocotyledonous Leaf, with Special Reference to Anatomical Evidence“¹⁾.

Von E. von Gaisberg.

Mit Tafel I—III.

Solereder entdeckte 1913 das Vorkommen von inversen Leitbündeln in den Blättern verschiedener Hydrocharitaceen. A. Arber beschreibt in ihrer Arbeit: „The Phyllode Theory of the Monocotyledonous Leaf“ noch eine Reihe anderer monokotyler Formen mit inversen Leitbündeln in den Blättern, die teils von ihr, teils von anderen bemerkt worden waren. A. Arber betrachtet diese anatomische Eigentümlichkeit als eine weitere Stütze für die Theorie de Candolles, nach welcher die Monokotylenblätter Phyllodien darstellen, bzw. für die Weiterführung der Theorie durch Henslow, welche die Monokotylenblätter mit ausgeprägter Blattspreite betrifft. Derzufolge entspricht diese letztere dem verbreiterten oberen Teil des Blattstiels des Dikotylenblattes und ist also nicht der Blattspreite der Dikotylen homolog.

A. Arber sagt über die Bedeutung der inversen Leitbündel in Blättern für die Phyllodientheorie (a. a. O. p. 497): „The phyllode theory has hitherto been based entirely on external morphology, but, in the second part of this paper, reason is given — on the ground of a comparison of Dicotyledonous scale-leaves, petioles and phyllodes with the leaves of Monocotyledons — for the view that the occurrence of inverted vascular bundles towards the adaxial face of a leaf, may be an indication of phyllode morphology“.

Weshalb sprechen nun nach A. Arber diese inversen Leitbündel für die Phyllodiennatur der betreffenden Monokotylenblätter? Einer der in der Arbeit angeführten Gründe ist der, daß die bekannten Phyllodien der neuholländischen Acacia-Arten inverse Leitbündel zeigen.

Ist es berechtigt, auf Grund davon allgemein von „phyllodic anatomy“ zu sprechen (a. a. O. p. 476), wenn eine Blattspreite inverse Leitbündel enthält?

1) 1918.

Es scheint mir nicht so, weil es nicht zum Wesentlichen der Phyllodien gehört, daß sie inverse Leitbündel haben. Wie Goebel in der Org. I, 2. Aufl. p. 288¹⁾ gezeigt hat, sind die Phyllodien der australischen Acacia-Arten unifazial, d. h. die Unterseite hat sich sehr stark entwickelt, während die Oberseite im Wachstum stark gehemmt ist, so daß sie schließlich ganz verschwindet. Dadurch kommen natürlich die -- ursprünglich normalen -- Leitbündel in scheinbar inverse Lage. Nun gibt es aber viele nicht als Phyllodien ausgebildete Blattstiele, die unifazial sind — wie man deutlich beim Übergang von Scheide in Stiel verfolgen kann. Andererseits gibt es auch viele deutlich bifazial ausgebildete Blattstiele, und dementsprechend kommen auch Phyllodien ohne inverse Leitbündel vor, so das von A. Arber selbst angeführte von *Oxalis bupleurifolia*, das eben einen bifazialen Blattstiel darstellt bzw. aus ihm hervorging.

Es scheint mir daher, daß der Vergleich mit den Phyllodien der Dikotylen eine überzeugende Stütze für die Theorie der Phyllodien-Natur der Monokotylenblätter nicht liefert.

Es soll nun in folgendem die Frage besprochen werden, ob die Phyllodientheorie wirklich die einfachste und am meisten befriedigende Erklärung für die Parallelnervigkeit der Monokotylenblätter und die inverse Stellung der Leitbündel bei vielen derselben ist, oder ob das Monokotylenblatt — und zwar speziell dasjenige mit ausgeprägter Spreite — (die Typen, die A. Arber als Leaf-base phyllodes bezeichnet, habe ich nicht untersucht) nicht zwangloser als eine andersartige Modifikation eines dikotylenähnlichen Blattes sich darstellt.

Ich möchte hier zunächst die Entwicklungsgeschichte in Betracht ziehen. Diese gibt — soweit ich es untersucht habe und aus Abbildungen bei Goebel²⁾ und Deinema³⁾ entnehme, keinerlei Anhaltspunkte für die Phyllodientheorie. A. Arber hat sie in ihrer Arbeit nicht berücksichtigt, aber sie muß doch zur Beurteilung der Frage mindestens ebenso herangezogen werden wie die anatomischen Verhältnisse.

Wo bei Dikotylen typische Phyllodien bekannt geworden sind, kann man ihr Zustandekommen entwicklungsgeschichtlich nachweisen. Die Übergänge vom ausgebildeten Fiederblatt zum Phyllodium, die man bei den neuholländischen Akazien deutlich verfolgen kann, sind ja bekannt. Auch bei den typischen Niederblättern kann man das Oberblatt deutlich an ganz jungen Entwicklungsstadien noch nachweisen.

1) A. Arber sind diese Ausführungen, wie es scheint, nicht bekannt gewesen.

2) 1883.

3) 1898.

Vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus erscheint mir die Phyllodientheorie für Monokotylenblätter gekünstelt. Es muß freilich noch viel mehr Material entwicklungsgeschichtlich untersucht werden, als es in der vorliegenden kurzen Arbeit geschehen ist. Aber in der Entwicklungsgeschichte der Pontederiaceen, die ich vor allem untersuchte konnte ich nichts von einer verkümmerten Blattspreite sehen, die man, wenn, wie A. Arber annimmt, eine „Pseudo-lamina“ (a. a. O. p. 470) vorliegt, an der Spitze noch hätte finden müssen.

Bei *Heteranthera reniformis* z. B. kann man bei den jungen Blättern schon eine deutlich ausgebildete Lamina erkennen, wenn die beginnende Entwicklung des Stiels sich erst als Einbuchtung zwischen Lamina und Blattgrund zu erkennen gibt. (Fig. 1 u. 2). Dasselbe gilt für *Heteranthera zosterifolia*. Die bandförmigen Wasserblätter dieser Art sind in den ersten Entwicklungsstadien den Blättern von *Het. reniformis* sehr ähnlich, wie die Fig. 3 u. 4 zeigen. Sie haben ursprünglich eine breite Lamina, die sich dann stark in die Länge streckt. Auch bei *Eichhornia azurea*, *Pontederia crassipes* und *cordata* konnte ich nichts von einer verkümmerten Spreite sehen. Auch Deinema¹⁾ findet keine Besonderheit in der Entwicklung des Blattes von *Eichhornia*, die er folgendermaßen schildert (p. 448): „Dieses Primordialblatt fängt an, sich in das verbreiterte Oberblatt und den Blattgrund zu differenzieren, wobei der verschmälerte Teil zwischen beiden sich später als Blattstiel entwickelt“.

Auf das „Anhängsel“ der Pontederiaceen komme ich später noch zu sprechen.

Auch bei *Sagittaria platyphylla* und *sagittifolia* und bei *Limnobium* zeigte die Blattentwicklung nichts, was zugunsten der Phyllodientheorie sprechen könnte.

Eine Anzahl der von A. Arber angeführten Formen mit inversen Leitbündeln fällt unter die von Goebel in der Org. I, 2, p. 278 als unifazial bezeichneten Blätter, so die „isobilateral equitant leaves“ (a. a. O. p. 482) und *Allium* und *Juncus*. Goebel führt in seinem Kapitel „Unifaziale Blätter“ noch andere dieser Art an, so *Scirpus*, (nicht ganz unifazial, aber mit starker Exotrophie), dann *Leptotes bicolor*, *Angraecum distichum*, *Vanda teres* und *Sansevieria cylindrica*. Es ist hier nach Goebel überall die inverse Stellung der Leitbündel eine notwendige Folge des starken Wachstums der Unterseite. Bei dem von Goebel in der „vergleichenden Entwicklungsgeschichte“ (p. 218ff.) unter-

1) 1898.

suchten *Allium Schoenoprasum* und *Iris variegatum* ist entwicklungsgeschichtlich nichts von einer rudimentären Blattspreite zu sehen, sondern eine deutliche Gliederung in Ober- und Unterblatt. Es erscheint mir die Erklärung, die Goebel für diese anatomisch merkwürdigen Blätter gibt, die zwanglosere und bessere zu sein, und ich kann keinen Grund dafür sehen, diese Blätter als Phyllodien aufzufassen.

Schwieriger sind die Verhältnisse bei den Monokotylen mit dünner, flacher Lamina und inversen Leitbündeln, so bei den Pontederiaceen, für welche A. Arber eigentümliche anatomische Strukturen nachgewiesen hat, die ich nachuntersuchte. Die Pontederiaceen besitzen einen radiären Blattstiel (Fig. 7). Diesen trifft man ja häufig auch bei Dikotylen an. Ich möchte zum Vergleich die Schilderung Schrödingers heranziehen, die dieser in seiner Arbeit: „Das Laubblatt der Ranunculaceen“ von den anatomischen Verhältnissen in den Blattstielen und Spreiten dieser Familie gibt. Es besteht zunächst eine große Ähnlichkeit zwischen *Heteranthera reniformis* und *Trollius europaeus* in der anatomischen Struktur von Blattscheide bzw. Blattstiel. Der Blattstiel von *Trollius* ist nach Schrödinger unifazial, doch treten schon in der Scheide kleine inverse Leitbündel auf, die aber im Blattstiel an eines der Hauptleitbündel anlaufen. Diese beiden inversen Leitbündel sind auch bei den *Heterantheren* vorhanden, so bei *Heteranthera reniformis* (s. Fig. 5 a, b)¹⁾ und den Luftblättern von *Heteranthera zosterifolia* und *graminifolia*. Sie zweigen sich, wie — nach Schrödinger — die beiden inversen Leitbündel von *Trollius*, unter gleichzeitiger Drehung von zwei der größeren sämtlich normal orientierten Leitbündeln der Scheide ab, bei *Het. reniformis* z. B. ziemlich früh von den beiden großen Leitbündeln rechts und links vom medianen (s. Fig. 5 β , t). Sie stehen dann, wie die Abbildung zeigt, dem Gefäßbündelhalbkreis gegenüber. — Nebenbei erwähnen möchte ich hier die Eigentümlichkeit, daß bei den Wasserblättern von *Heteranthera zosterifolia* in der Scheide keine inversen Leitbündel vorkommen, daß also — wie es scheint beim Übergang von Scheide in Oberblatt — die beiden Leitbündel rechts und links vom medianen sich drehen, bis sie schließlich invers sind. Es finden sich dann in der Lamina nur diese beiden Leitbündel invers orientiert, alle übrigen des Leitbündelkreises haben die normale Lage (s. Fig. 8 a, b und c).

Ähnlich wie bei *Trollius* laufen auch die inversen Leitbündel der Scheide von *Het. reniformis* mit von der Scheide in den radiär werdenden Blattstiel hereinziehenden Leitbündeln zusammen. Aber während

1) In allen Figuren, in die Gefäßbündel eingezeichnet sind, ist das Xylem schwarz gehalten (bzw. gestrichelt), das Phloëm weiß.

bei *Trollius* der geschlossene Leitbündelkreis nach Schrödinger beim Übergang in die Blattspreite sich öffnet, geht er bei den *Heterantheren* und anderen *Pontederiaceen* geschlossen in die Blattspreite über. Wenn man nur die anatomischen Verhältnisse in Betracht zöge, so könnte man, wie der Querschnitt durch den Blattstiel und die Lamina von *Pontederia crassipes* (Fig. 9 a—d) zeigt, die Lamina wohl als einen verbreiterten Blattstiel auffassen. Aber die eigentümlichen anatomischen Verhältnisse lassen sich durch den Vergleich mit einigen Gruppen von Dikotylen, auf den ich jetzt besonders eingehen möchte, auch auf eine Art deuten, die mit der Entwicklungsgeschichte in besserem Einklang steht wie die Phyllodientheorie.

Wenn A. Arber schreibt (a. a. O. p. 487) „The anatomical argument in the present paper is based upon the assumption that the occurrence of inverted bundles which characterizes the leaves of a large number of Monocotyledons is a feature which is normally absent from the laminae of Dicotyledons (excluding the principal ribs)“, so gibt es doch unter den Umbelliferen einige Formen mit inversen Leitbündeln in den Blättern, deren Untersuchung für unsere Frage von großer Bedeutung ist.

Wie Möbius¹⁾ und dann Solereder²⁾ feststellen, gibt es unter den Eryngien eine Anzahl von Arten, die regelmäßig die inversen Leitbündel in den Blättern zeigen. Ich verweise hier auf die beiden ausführlichen Arbeiten von Möbius in Pringsheims Jahrbüchern, Bd. XIV und XVII: „Untersuchungen über die Morphologie und Anatomie der monokotylenähnlichen Eryngien“ und bilde nur einige Querschnitte durch die Blätter von parallelnervigen monokotylenähnlichen Eryngien ab. Die Abbildungen (Fig. 10 u. 11) zeigen die inversen Leitbündel, die namentlich bei *Eryngium bromeliaefolium* jeweils einem normal orientierten gegenüberstehen. Der Querschnitt ist in der Mitte kaum dicker als an den Seiten, eine eigentliche Mittelpartie ist also nicht mehr vorhanden³⁾. Man kann nun, wie Bitter dies in seiner Arbeit: „Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen“ tut, diese schmalblättrigen monokotylenähnlichen Eryngien ableiten von der handnervigen Lamina von *Eryngium planum* und *alpinum* (s. a. a. O. p. 251 ff.), wenn man sich vorstellt, daß diese sich stark in die Länge gestreckt hat, so daß die Nerven mehr und mehr parallel wurden und Formen wie *Er. foetidum* und *Er. ebracteatum* entstanden, die nach Möbius (a. a. O. p. 386)

1) Pringsheims Jahrb. Bd. 14 u. 17.

2) 1899.

3) Bei *Er. floribundum* kommen auch in den stärkeren Blattsähen inverse Leitbündel vor (Möbius a. a. O. XIV, p. 400.)

„noch dem netzartigen Typus angehören, aber langgestreckt und schmal sind“. An sie schließen sich nach Bitter die monokotylenähnlichen Eryngien an.

Man kann aber auch mit Möbius annehmen, daß die Blätter dieser Formen der verbreiterten Mittelrippe fiederspaltiger Eryngiumblätter entsprechen. Möbius sagt in oben angeführter Arbeit: „Da die Umbelliferen meist gefiederte oder, wie viele Eryngien, fiederspaltige Blätter besitzen, lassen sich die Blattorgane der schmalblättrigen Eryngiene aus denselben jedenfalls am einfachsten ableiten, wenn man sie als den Blattspindeln bzw. Mittelrippen analoge Gebilde auffaßt. . . Wir werden annehmen, daß sich die Blattspindel verbreitert hat, während die Fiederlappen reduziert sind und bei den extremsten Formen nur noch als Zähnen auftreten“.

Eryngium campestre z. B. ist reich gefiedert und hat eine dicke, breite Mittelrippe, in der zahlreiche parallele Leitbündel verlaufen, die teilweise schon $\pm$ inverse Stellung aufweisen (s. Möbius a. a. O. p. 386). Aus Formen wie *Eryngium campestre* kann man sich leicht *Er. serra* und dann *Er. bromeliaefolium* und *pandanifolium* durch Reduktion der Fiederung und Verbreiterung der Mittelpartie entstanden denken. Das Vorkommen der invers orientierten Leitbündel bei diesen drei Formen wäre durch diese Ableitung verständlich gemacht, während ich bei *Er. planum* keine inversen Leitbündel feststellen konnte. Nach Möbius sind „die ersten Laubblätter von *Er. Lasseauxi*“ — die ganz parallelnervig ist — „mit breiten Zähnen versehen; die späteren Blätter werden immer schmaler und ihre Zähne immer mehr auf stachelähnliche Gebilde reduziert“, was auch für die eben angeführte Ableitung spricht. Die parallelnervigen Blätter der monokotylenähnlichen Eryngien weisen auch eine viel größere Anzahl von Nerven auf, als die bei *Eryngium planum* am Grund der Lamina entspringenden, während die Mittelpartie von *Er. campestre* von zahlreichen parallelen Nerven durchzogen ist. Wie dem auch sei — jedenfalls zeigen die verschiedenen Blattformen der Eryngien deutlich, wie ein Monokotylenblatt aus einem dikotylen hervorgehen kann durch Verbreiterung der Mittelpartie bzw. Streckung einer handnervigen Lamina. Interessant ist der Vergleich der Mittelpartie der Spreite von *Eryngium serra* mit der Hauptrippe von *Sagittaria montevidensis* durch die auffallende Ähnlichkeit der anatomischen Struktur (s. Fig. 12a u. 13).

Wie bekannt, kommt es häufig vor, daß die Struktur des Blattstiels sich in die Mittelrippe fortsetzt, auch wenn er radiär ist, so daß viele Mittelrippen einen geschlossenen Leitbündelkreis aufweisen. Ein Beispiel dafür ist, um nur eins zu nennen, *Taraxacum off.* (s. Fig. 14).

Dann kommt die radiäre Blattspindel häufig bei Umbelliferen vor, so z. B. bei *Foeniculum vulgare* und bei einer Reihe von Formen, die besonders interessant sind, weil sie noch schöner als die Eryngien zeigen, wie ein mit ausgeprägter Lamina versehenes Monokotylenblatt mit inversen Leitbündeln zustande gekommen sein kann. Es sind dies die Gattungen *Oenanthe*, *Ottoa* und *Crantzia*, deren Blätter eine hübsche Reduktionsreihe der Blattfiedern darstellen. Diese wurde von Bitter in der öfters erwähnten Arbeit 1897 beschrieben; ich untersuchte sie auf ihre anatomischen Verhältnisse.

Die Gattung *Oenanthe* hat Vertreter mit doppelt gefiederten Blättern, wie z. B. *Oe. Lachenalii*. (Die Hochblätter bestehen hier nur aus Scheide und Endfieder.)

Oenanthe fistulosa nun bringt zunächst — wie schon Bitter a. a. O., p. 242 anführt — auch doppelt gefiederte Blätter hervor, aber die späteren Blätter haben nur noch einfache Fiedern, die an den Leitbündelringen sitzen, die die Rhachis in einzelne Abschnitte teilt.

Bei *Oenanthe Hookeri* (Untersuchungsmaterial aus dem Münchener Herbar) sind diese Fiedern schon sehr klein geworden. Nach Bitter ist „schon bei einigen kapländischen *Oenanthe*-Arten (*Oe. filiformis*, *Dregeana*) der Schwund der Seitenfiedern ein vollständiger“ (a. a. O., p. 272).

Bei der Gattung *Ottoa* und bei *Crantzia* ist nur die drehrunde, durch Leitbündelringe segmentierte Rhachis noch zurückgeblieben. Interessant ist nun — wie dies Bitter in seiner Arbeit anführt und abbildet und ich mich an Münchener Herbarmaterial überzeugen konnte — daß bei *Crantzia* Formen vorkommen, wo die Rhachis sich flächenförmig verbreitert hat und nun ein parallelnerviges, monokotylenähnliches Blatt darstellt, das durch Leitbündelringe segmentiert ist. Es hat sich hier also ein ähnlicher Vorgang abgespielt, wie ihn nach der oben gemachten Annahme das Zustandekommen des Monokotylenblattes mit inversen Leitbündeln verursacht hat.

Die Anordnung der Leitbündel im flächenförmig gewordenen *Crantziablatt* entspricht dem, was zu erwarten war.

Der Blattstiel von *Oenanthe fistulosa* ist unifazial. Es ist deutlich zu verfolgen (Fig. 15—19d), wie beim Übergang der Scheide in den Stiel die Exotrophie immer stärker wird, so daß die Gewebsbrücke, deren äußerer Rand der Oberseite entspricht, schließlich verschwindet. Die Oberseite wird am Blattstiel nur noch durch den Punkt zwischen den beiden Sklerenchymteilen dargestellt, die sich am Grund der Scheidenflügel befinden; sie ist also eigentlich überhaupt verschwunden. Im Verlauf der Rhachis taucht sie dann wieder auf, indem sich zwischen den beiden

Sklerenchymteilen eine Rinne bildet. Die Rhachis ist aber immer noch sehr stark exotroph, wie die Abbildungen zeigen.

Das Blatt von *Ottoa*, das von der Spitze bis zur Scheide durch Leitbündelringe segmentiert ist, zeigt auch annähernd runden Querschnitt (s. Fig. 20).

Der Querschnitt des vorhin beschriebenen Blattes von *Crantzia* ist nun fast rechteckig. Die Leitbündel sind teils invers, teils normal orientiert (Fig. 21) und zwar genau in der Anordnung, wie man es erwarten muß, wenn man sich die Rhachis von *Oenanthe* oder *Ottoa* von oben und unten her zusammengedrückt denkt. Ein Blattstiel scheint wie bei *Ottoa* zu fehlen, die Leitbündelsegmente gehen bis zur Scheide durch.

Wenn man nur das Blatt von *Crantzia* kannte, so läge auch hier die Vermutung nahe, man habe ein Phyllodium vor sich. Aber das gefiederte *Oenanthe*-Blatt mit der drehrunden Rhachis zeigt uns den Weg, auf dem sich die eigentümliche anatomische Struktur des *Crantzia*-blattes ausgebildet haben wird. Auf Grund dieses Vergleichs läßt sich für die Pontederiaceen eine ähnliche phylogenetische Ableitung denken.

Der Einwand, den A. Arber gegen diese „Mittelrippentheorie“ anführt (a. a. O. p. 476): „the lack of any indication of external lateral appendages“ kann, wie schon erwähnt, ebenso stark gegen die Phylloidientheorie erhoben werden, da sich eben entwicklungsgeschichtlich bis jetzt nirgends eine verkümmerte Spreite bei den betreffenden Monokotylen nachweisen ließ.

Die Pontederiaceenblätter sind so reichlich innerviert, daß man sie sich schwerlich aus einem Blatt mit Handnervatur abgeleitet denken kann, da bei einem solchen sich doch nur eine beschränkte Zahl von Hauptnerven findet. Auch sind die Spreiten der Pontederiaceen nicht langgestreckt, sondern gedrungen. Doch sind vielleicht solche Monokotylenblätter, die weniger Nerven aufweisen, aus Blättern mit Handnervatur durch Streckung der Spreite entstanden. Es ist ja gut denkbar, daß auch hier, wie so oft im Pflanzenreich, gleiche Ziele auf verschiedene Weise erreicht werden.

So wäre z. B. auch möglich, daß die Struktur gewisser Monokotylenblätter dadurch zustande gekommen ist, daß ein unifazial ausgebildetes Blatt sich flächenförmig verbreitert hat, so wie dies Goebel in der Org. p. 278 für *Allium Schoenoprasum* u. a. angibt.

Die Zusammenstellung der Blattformen der Plantagineen gibt uns auch ein anschauliches Bild dafür, wie ein Blatt, das einer Monokotylen angehören könnte, aus einem gefiederten Blatt hervorgegangen ist (s. die Fig. 24a—r, 25, 26, deren Originale sämtlich aus dem Münchener Herbar stammen); es sind dort, wie man an den Figuren sieht, Typen mit

verschiedenen Blattformen unter dem Sammelnamen *Pl. coronopus* zusammengefaßt. Inverse Leitbündel sind hier nicht vorhanden, da der Stiel bifazial ist.

Unsere einheimischen *Plantago*-Arten haben ja bekanntlich ein einfaches Blatt mit paralleler Nervatur. Die Sektion *Coronopus* und andere aber besitzen gefiederte Blätter. Wie die Figuren zeigen, gibt es Blätter mit ganz schmaler Rhachis und doppelter Fiederung (s. *Pl. Cupani* Fig. 24 l und *Pl. coronopus* Fig. 24 f). Die parallelnervige Rhachis wird nun immer breiter, die Fiedern immer kleiner und spärlicher, bei *Pl. Loefflingii* (Fig. 24 p) z. B. sind sie nur noch als kleine Spitzchen an der stark verbreiterten mittleren Partie zu sehen. *Pl. media* und *lan-ceolata* haben ja auch noch entfernt gezähnte Blätter.

Ein Dikotylenblatt von anderem Typus als *Pl. coronopus* besitzt *Pl. palmata*; es ist gelappt (s. Fig. 25) und handnervig. Vielleicht ist aus ihm das Blatt von *Pl. major* (Fig. 26) durch Streckung und Verlust der Lappen hervorgegangen; Reste der letzteren wären dann noch dargestellt durch die beiden kleinen Lappen am Grund des Blattes von *Pl. major* (Fig. 26). Es ist ja wohl denkbar, daß auch innerhalb einer Familie das gleiche Ziel durch Umbildung zweier verschiedener Typen gleichsam angestrebt wird.

Die angeführten Tatsachen zeigen, wie wichtig der Vergleich der monokotylenähnlichen Blätter dikotyler Formen mit verwandten Arten vom Dikotylenblatt-Typus ist für die Frage nach der Ableitung des Monokotylenblattes mit ausgeprägter Lamina. Es liegt nahe, sich dessen Entstehung analog zu denken der von *Crantzia*, von den monokotylenähnlichen Eryngien und Plantagineen. Die Phyllodientheorie erscheint mir, wie schon gesagt, deshalb bis jetzt hier nicht als das Gegebene, weil kein Fall bekannt ist, wo das Monokotylenblatt mit ausgeprägter Lamina sich nicht ebenso anlegt wie dasjenige der Dikotylen. Das Vorkommen der inversen Leitbündel, das nach A. Arber eine solch starke Stütze für die Phyllodientheorie darstellt, kann, wie ich im vorstehenden zu zeigen versuchte, auch anders erklärt werden, und die durch die geschilderten Dikotylen nahegelegte Auffassung erscheint mir deshalb als die einfachere, weil sie den Teil des Blattes, der sich entwicklungsgeschichtlich genau wie die Spreite dikotyler Blätter anlegt, auch als dieser Spreite homolog ansieht.

Freilich — nimmt man ein gegliedertes Blatt zum Ausgangspunkt für das Monokotylenblatt, so käme dann auch hier in der Einzelentwicklung nicht mehr die phylogenetische Entwicklung zum Ausdruck. Es ist mir aber, wie schon gesagt, kein Fall bekannt, wo in einer Familie

Phyllodien auftreten, die entwicklungsgeschichtlich überhaupt nicht mehr als Phyllodien nachweisbar sind. Bei den Plantagineen mit parallelnervigen Blättern aber konnte ich auch in frühen Stadien der Entwicklung keine Andeutung von Fiederung mehr nachweisen, obwohl der Vergleich der einzelnen Formen, wie gezeigt wurde, deutlich den phylogenetischen Zusammenhang der einfachen mit den gefiederten Arten zeigt. Denkt man sich die gefiederten Formen verschwunden, so bleiben die monokotylenähnlichen Blätter unserer einheimischen Arten ohne Andeutung ihrer phylogenetischen Abstammung zurück. — Bei den in Frage kommenden Eryngien sind nach Möbius — wie schon angeführt — die ersten Blätter noch tiefer eingeschnitten wie die später angelegten.

Die Zusammenstellung noch anderer, einfacher, parallelnerviger Dikotylenblätter mit ihnen verwandten Blättern von netzartiger Nervatur und geteilter, gefiederter oder gelappter Blattspreite — ich erinnere nur an die grasblättrigen Ranunculaceen — wird wohl am besten noch weiterhin deutlich machen, wie man sich das Monokotylenblatt mit ausgeprägter Lamina — auch das mit inversen Leitbündeln — aus dem Dikotylenblatt entstanden denken kann, ohne die Phyllodientheorie zu Hilfe zu nehmen.

Zum Schluß möchte ich noch auf die merkwürdigen „Anhängsel“ hinweisen, die sich bald in stärkerer, bald in schwächerer Ausbildung an der Spitze der Pontederiaceenblätter finden. Sie als verkümmerte Blattspreite aufzufassen, dazu liegt, soviel ich sehen kann, kein Grund vor; sie erscheinen erst, nachdem die Lamina am jungen Blatt sich schon deutlich differenziert hat (s. Fig. 1, 2 u. 2a). Sie entsprechen wohl den Vorläuferspitzen anderer Monokotylen, z. B. der von *Sagittaria montevidensis*, die Gentner 1905 beschrieben hat. Es sind drüsenähnliche, $\pm$ langgestreckte Gewebekomplexe, die dicht mit oft — nach Schilling¹⁾ — myriophyllinhaltigen hyalinen Papillen besetzt sind. Ihre Funktion habe ich nicht untersucht, es sind wohl wasserausscheidende Organe (s. auch Deinema, Flora 1898, p. 449), denn es münden reichlich Tracheen hinein (s. Fig. 27).

Bei *Het. reniformis*, wo das Anhängsel auch an verhältnismäßig alten Blättern noch deutlich ist, waren mir die Niederblätter interessant, die die jungen Achselsprosse umschließen. Schilling beschreibt 1894, p. 331 die „intrapetiolären Stipeln“ folgendermaßen: „Die letzteren sind als häutige Blattgebilde, welche den Stengel, mit dem sie am Grund etwas verwachsen sind, rings umfassen, ausgebildet. An ihrem Ende befindet sich eine gestielte Drüse, deren Zellen mit

1) 1894.

Myriophyllin gefüllt sind; zu beiden Seiten derselben ist der Blattrand der Stipel in je zwei Lappen zerteilt, welche als die schleimabsondernden Organe der Pflanze zu betrachten sind.“

Die „gestielte Drüse“ ist das Oberblatt, das von der Stipularscheide ¹⁾ + Ligula zur Seite gedrängt worden ist. Hier, an den Niederblättern, ist die Drüse viel länger als an den Laubblättern und an den Seiten und auf dem Rücken dicht mit myriophyllinhaltigen großen Papillen besetzt. Die Oberseite ist frei davon. An der Spitze befindet sich noch ein nach vorn gebogenes kleines Anhängsel, das kleinere Papillen aufweist. Es scheint mir, daß dies Anhängsel dem ganzen Anhängsel des Laubblattes entspricht, und daß hier beim Niederblatt die Papillen sich auch auf der Blattspreite, die hier relativ sehr schmal geblieben ist, gebildet haben. Dafür spricht auch die Entwicklungsgeschichte. Das Oberblatt (s. Fig. 28 u. 29) ist als deutlich verbreiterte, mit einer Spitze versehene kleine Lamina ausgebildet und wird in seiner ganzen Länge von den Papillen besetzt mit Ausnahme des Stiels, der sich später einschiebt. Die Hochblätter zeigen auch das Anhängsel, das dem der Laubblätter entspricht und kein Spitzchen trägt.

Bei *Pontederia crassipes* sind am Niederblatt die Papillen, die hier sehr spärlich auftreten, auf die Spitze beschränkt, die in jungen Stadien deutlich verbreiterte Lamina ist frei davon.

Eine Verschiebung der Papillen nach unten tritt auch bei dem sehr merkwürdigen als Niederblatt ausgebildeten Vorblatt von *Pontederia cordata* ein. Das Anhängsel ist hier sehr lang. Das Vorblatt zeigt mächtige Ligulalappen, die sich fast an der Spitze des ganzen Blattes befinden. Das Oberblatt ist also wenig ausgebildet, aber bis zu dem langen Anhängsel dicht mit Papillen besetzt. Der Papillenüberzug geht aber noch weit an der Blattscheide hinunter. Die Papillen sind groß und prall mit wasserklarem Inhalt angefüllt.

Eine Querschnittsserie zeigt nun — wenn man von oben nach unten fortschreitet — zunächst nur den mit Papillen besetzten Teil des Vorblattes. Weiter unten erscheint dann die gewöhnliche zweikielige Struktur des Monokotylenvorblattes, und die Papillen verschwinden. Die offenbar geförderte Hälfte des Vorblattes ist in ihrem oberen Teil, der die Papillen trägt, auch dadurch ausgezeichnet, daß sie dort aus dichtgefügtem Gewebe besteht, während sie im unteren Teil die normale, interzellularreiche Scheidenstruktur aufweist. Sie unterscheidet sich dann durch nichts mehr von dem erst weiter unten auftretenden zweiten Kiel.

1) Über Stipularscheiden s. Glück 1901.

Zum Schluß möchte ich Herrn Geheimrat v. Goebel, auf dessen Anregung hin die Untersuchung gemacht wurde, meinen herzlichen Dank aussprechen für das freundliche Interesse, daß er der Arbeit stets entgegenbrachte.

Zusammenfassung.

1. Die von A. Arber zur Deutung bestimmter Monokotylenblätter als „Phyllodien“ angeführten anatomischen Verhältnisse sind nicht geeignet, diese schon von A. P. de Candolle aufgestellte Ansicht zu beweisen.

2. Wie die ungegliederten, parallelnervigen Monokotylenblätter sich von den meist reicher gegliederten Dikotylenblättern ableiten lassen, zeigen am deutlichsten die monokotylenähnlichen Blätter einer Anzahl amerikanischer Eryngium-Arten. Diese sind zweifelsohne zustande gekommen dadurch, daß das „Oberblatt“ sich stark streckte — bzw. der Mittelteil sich verbreiterte — und die Fiederung ganz unterdrückt wurde. Ähnlich verhalten sich andere Umbelliferen-Gattungen wie Crantzia und Ottoa. Auch in diesen Blättern finden sich „inverse Leitbündel“, auf deren Vorhandensein A. Arber ihre Deutung hauptsächlich stützte. Auch in anderen Fällen (Plantago- und Ranunculaceen-Arten), in denen inverse Leitbündel nicht vorkommen, ist durch den Vergleich eine Reduktion in der Gliederung des Blattes anzunehmen.

Literaturverzeichnis.

- 1) Arber, Agnes, „The Phyllode Theory of the Monocotyledonous Leaf, with Special Reference to Anatomical Evidence“, Annals of Botany, Vol. XXXII, No. CXXVIII, Oktober, 1918.
- 2) Bitter, Georg, Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Blattformen der Ranunculaceen und Umbelliferen, Flora 1897.
- 3) Deinema, V., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbündel, Flora 1898.
- 4) Gentner, G., Über die Vorläuferspitzen der Monokotyledonen Flora 1905, Ergänzungsband.
- 5) Glück, H., Die Stipulargebilde der Monokotyledonen. Heidelberg 1901.
- 6) Goebel, K., Organographie I, 2. Aufl. 1913.
 „ Pflanzenbiologische Schilderungen II, 1893, p. 284 ff.
 „ Vergleichende Entwicklungsgeschichte, Berlin 1883, p. 201.
- 7) Möbius, M., Untersuchungen über die Morphologie und Anatomie der monokotylenähnlichen Eryngien, Pringsheims Jahrb., Bd. XIV u. XVII.
- 8) Schilling A. J., Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen, Flora 1894.
- 9) Schrödinger, Das Laubblatt der Ranunculaceen, Abhandlungen der K. K. Zool. Bot. Gesellschaft in Wien, Bd. VIII, Heft 2. Wien 1914.
- 10) Solereder, H., Systematische Anatomie. Stuttgart 1899.
 „ Systematisch-anatomische Untersuchung des Blattes der Hydrocharitaceen, Beiheft zum Bot. Zentralblatt, Bd. XXX, Abt. I, 1913.

Erläuterung der Abbildungen.

Tafel I.

- Fig. 1. Junges Blatt von *Heteranthera reniformis*, Umriß von der Seite.
 Fig. 2. Umriß eines jungen Blattes von *Het. reniformis* von der abaxialen Seite.
 a Lamina, *b* Blattgrund, *st* Stiel. Anhängsel noch nicht angelegt.
 Fig. 2a. Umriß eines etwas älteren Blattes von *Het. reniformis*. Das Anhängsel an der Spitze ist angelegt.
 Fig. 3. *Het. zosterifolia*. Vegetationspunkt *v* mit jungen Blättern 1—4.
 Fig. 4. Ebenso (man sieht, daß eine Lamina bei 1 angelegt ist, die nachher durch Streckung bandförmig wird).
 Fig. 5. *Het. reniformis*. Scheide mit den beiden inversen Leitbündeln *a* und *b*, die sich von den größeren Leitbündeln *β* und *ε* abgezweigt haben.
 Fig. 6. *Het. reniformis*. Blattstiel nahe der Scheide, *a* und *b* die beiden inversen Leitbündel, die mit je einem seitlichen zusammengelaufen sind.
 Fig. 7. *Het. reniformis*. Blattstiel weiter oben, ganz radiär geworden. Mit // sind die fünf Hauptleitbündel bezeichnet.
 Fig. 8a, b, c. *Het. zosterifolia*. Querschnitt durch ein Wasserblatt in verschiedener Höhe. *a* und *b* Die sich drehenden Leitbündel.
 Fig. 9a. Querschnitt durch den Blattstiel von *Pontederia crassipes*.
 Fig. 9b. Desgl. näher der Spreite.
 Fig. 9c. Querschnitt durch den Mittelteil der Spreite.
 Fig. 9d. Querschnitt durch den Mittelteil der Spreite weiter oben, //B Hauptleitbündel (Oberseite nach unten gekehrt).
 Fig. 10. Querschnitt durch die Lamina von *Eryngium pandanifolium*.
 Fig. 11. *Eryngium bromeliaefolium*, Blattquerschnitt. Palisadenparenchym schraffiert.

Tafel II.

- Fig. 12a. Querschnitt durch die Mittelpartie der Spreite von *Eryngium serra*. Schraffiert: Palisadenparenchym.
 Fig. 12b. Querschnitt durch den seitlichen Teil der Spreite.
 Fig. 13. *Sagittaria mondevicensis*. Querschnitt durch die Mittelpartie der Lamina.
 Fig. 14. *Taraxacum officinale*. Querschnitt durch die Mittelrippe.
 Fig. 15. *Oenanthe fistulosa*. Querschnitt durch die Scheide. / Interzellularraum. An den Ecken: Sklerenchym. Gestrichelt: Palisadenparenchym.
 Fig. 16. Desgl. Scheide etwas weiter oben. / Interzellularraum.
 Fig. 17. Desgl. Scheide, der Interzellularraum wird größer. *g* Ölgang.
 Fig. 18. Desgl. Scheide, noch weiter oben; die Oberseite wird kleiner.
 Fig. 19a. Desgl. Querschnitt durch die Scheide nahe dem Stiel. Gestrichelt: Palisadenparenchym.
 Fig. 19b. Desgl. Querschnitt durch die Scheide beim Übergang zum Stiel.
 Fig. 19c. Querschnitt durch den Stiel; die beiden Sklerenchymkomplexe *K—K* ganz zusammengedrückt.
 Fig. 19d. Querschnitt durch die Rhachis. Zwischen den beiden Sklerenchymkomplexen entsteht als eine Einbuchtung wieder die Oberseite.

Fig. 19e. Querschnitt durch die Rhachis weiter oben; die Rinne zwischen $K-K'$, die der Oberseite entspricht, wird breiter.

Tafel III.

Fig. 20. *Ottoa oenanthioides*. Querschnitt durch ein Blatt. Schraffiert: Palisadenparenchym.

Fig. 21. *Crantzia lineata*. Querschnitt eines flächenförmig verbreiterten Blattes.

Fig. 22. Flächenförmig verbreitertes Blatt von *Crantzia lineata*. Nat. Größe.

Fig. 23. Junges, oben verbreitertes Blatt von *Crantzia lineata*, stark vergrößert.

Fig. 24a. *Plantago Hamiltoni*. Nat. Größe. Sämtliche hier abgebildeten *Plantago*-Blätter aus dem Münchener Herbar.

Fig. 24b. *Plantago Serraria*. Nat. Größe.

Fig. 24c. *Plantago tomentosa*. Nat. Größe.

Fig. 24d. *Plantago Loefflingii*. Nat. Größe.

Fig. 24e. *Plantago coronopus*. Herbarium Schreberianum. Nat. Größe.

Fig. 24f. *Plantago coronopus* L. Nat. Größe.

Fig. 24g. *Plantago spec.* Nat. Größe.

Fig. 24h. *Plantago spec.* Nat. Größe.

Fig. 24i. *Plantago coronopus*. Herb. Schreberianum. Nat. Größe.

Fig. 24k. *Plantago spec.* Nat. Größe.

Fig. 24l. *Plantago Cupani*. Nat. Größe.

Fig. 24m. *Plantago ceratophyllum*. Nat. Größe.

Fig. 24n. *Plantago coronopus*. Nat. Größe.

Fig. 24o. *Plantago coronopus*. Nat. Größe.

Fig. 24p. *Plantago Loefflingii*. Oberer Teil des Blattes. Nat. Größe.

Fig. 24q, r. *Plantago coronopus*. Teile des Blattes. Nat. Größe.

Fig. 25. *Plantago palmata*, Blatt. R. Endl. Plant. Afr. or. Kilimanjaro. Gürtelwald 2700 m. $\frac{1}{2}$ Nat. Größe.

Fig. 26. *Plantago major*, Blatt. Santa Rosa, alt. 3000 pp. $\frac{1}{2}$ Nat. Größe.

Fig. 27. *Heteranthera reniformis*. Querschnitt durch ein Blattanhängsel; Tracheiden stärker ausgezogen; die großen Zellen sind Papillen.

Fig. 28. Junges Niederblatt, ein Laubblatt (schraffiert) umhüllend. α Anhängsel, L Ligularlappen.

Fig. 29. Älteres Niederblatt, ein Laubblatt (schraffiert) umhüllend; die Schleimzellen am Anhängsel α sind schon differenziert. L Ligularlappen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [115](#)

Autor(en)/Author(s): Gaisberg Freiin Elisabeth von

Artikel/Article: [Zur Deutung der Monokotylenblätter als Phyllodien 177-190](#)