

Was sind die Phyllokladien der Asparageen?

(Kritische Bemerkungen zu G. Daněk, Morphologische und anatomische Studien über die *Ruscus*-, *Danaë*- und *Semele*-Phyllokladien.)

Von Dr. Fritz Zweigelt (Botanisches Laboratorium der Höheren Lehranstalt für Wein- und Obstbau in Klosterneuburg).

(Mit 15 Textabbildungen.)

Einleitung.

Wer aufmerksam die Literatur über dieses unstrittig schwierige Thema verfolgt hat, wird sich des Eindruckes nicht erwehren können, daß im Kampfe um die Erkenntnis der wahren Natur der Asparageen-Phyllokladien die Phyllo- und Caulomtheoretiker einander deshalb so schroff gegenüberstehen, weil die einen vornehmlich als Morphologen, die anderen als Anatomen ihre Auffassungen verteidigen und weniger Einzeltatsachen in Diskussion stehen als vielmehr die Frage, ob der Morphologie oder der Anatomie das Recht der Entscheidung zukomme. Während so Velenovský¹⁾ und Daněk²⁾ der äußeren Morphologie das Wort reden, haben Bernátsky³⁾ und Szafer⁴⁾ vor allem anatomische Momente ins Treffen geführt und auch ich⁵⁾ habe in meiner vergleichenden Anatomie, soweit ich zu dem Thema Stellung nehmen mußte, in erster Linie anatomische Merkmale verwendet. Der unmittelbare Anlaß zu den hier niedergelegten Gedanken über das Verhältnis zwischen Morphologie und Anatomie sind Stellen in Daněks Abhandlung, die eine völlige Verkennung der Tatsachen dokumentieren. Daněk sagt unter anderem, daß in allen Fragen morphologischer und pflanzen-systematischer Natur die Morphologie das ausschließliche Recht der Entscheidung hätte, und daß die Anatomie erst zweitlinig, jedoch nie

¹⁾ Velenovský J., Zur Deutung der Phyllokladien der Asparageen (Beihefte zum Botan. Zentralbl., XV., 1903, p. 257).

²⁾ Daněk G., Morphologische und anatomische Studien über die *Ruscus*-, *Danaë*- und *Semele*-Phyllokladien. (Beihefte z. Botan. Zentralbl., Bd. XXIX, Abt. I, p. 357 ff.)

³⁾ Bernátsky J., Das *Ruscus*-Phyllokladium. Bot. Jahrb. f. System., XXXIV., p. 161.

⁴⁾ Szafer W., Zur Kenntnis des Assimilationsorgane von *Danaë racemosa* Mönch. (Österr. bot. Zeitschr., LX., Juli 1910, p. 254).

⁵⁾ Zweigelt F., Vergleichende Anatomie der *Asparagoideae*, *Ophiopogonoideae*, *Aletroideae*, *Luzuriagoideae* und *Smilacoidae*, nebst Bemerkungen über die Beziehungen zwischen *Ophiopogonoideae* und *Dracaenoideae*. (Denkschr. d. k. Akad. d. Wissenschaften, Wien, Mathem.-naturw. Klasse, Bd. LXXXVIII, 1912.)

ausschlaggebend, herangezogen werden dürfe. In dieser Auffassung zeigt sich ein bedauernswerter Unterschied zwischen Zoologen und Botanikern. Die Zoologen haben von Anfang an eine ganz andere Vorstellung von der Bedeutung der Anatomie (die allerdings hier einen etwas anderen Sinn hat) und Histologie, und haben sich zwecks systematischer Gruppierungen niemals mit der äußeren Betrachtung und Beschreibung der Tiere begnügt; wer das Tiersystem aufmerksam studiert, wird allenthalben anatomische und ontogenetische Merkmale als maßgebende Einteilungsprinzipien wahrnehmen. Die Anatomie und Ontogenie sind es heute mehr denn je, aus denen — ich erinnere an geniale Einteilungen, wie in Coelenteraten und Coelomaten — phylogenetische Kriterien geschöpft werden. Die Zoologen sind hierin gewiß äußerst exakt vorgegangen. Das Studium sämtlicher Gewebesysteme des Tierkörpers vom anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte, wie der Vergleich gleichwertiger Organe an verschieden hoch organisierten Tieren haben aber außer der Schaffung eines möglichst natürlichen Systemes vor allen Dingen auch eine richtige morphologische Deutung sämtlicher Organe ermöglicht. Wer würde heute über die Provenienz der Kehlkopfknorpel und bestimmter Gehörknöchelchen wissen, wer würde sie ihrem Wesen nach richtig verstehen, wenn nicht die ununterbrochene Kette von Zwischenformen in Verbindung mit der Individualentwicklungsgeschichte jeden Zweifel ausschließende Schlüsse gestattete. Es scheint ja gewiß völlig überflüssig, vor Naturhistorikern auf solche Tatsachen, die den Wert der Anatomie und Ontogenie illustrieren, hinzuweisen; trotzdem erklärt Daněk, daß die Entwicklungsgeschichte über den morphologischen Wert von Organen überhaupt nicht zu entscheiden hätte (z. B. in der Frage der terminalen Lage von Blättern), und weiters läßt er durchblicken, daß die anatomischen Untersuchungen ziemlich überflüssig seien, wenn Fragen morphologischen oder systematischen Inhaltes in Diskussion stehen. Es ist leider richtig, daß die Pflanzensystematiker viel zu sehr die äußere Morphologie als Grundlage für die Aufstellung eines natürlichen Systems verwendet haben und daß ihnen die Blütenmorphologie — anfänglich nach rein äußerlichen Merkmalen, später allerdings unter Zugrundelegung des feineren Baues der Samenanlagen, Entwicklung des Nährgewebes etc. — als das einzig maßgebende erschienen war. Ich will hier nicht untersuchen, inwieweit die äußere Betrachtung der fertigen Pflanze selbst unter Zuhilfenahme von Lupe und Mikroskop, die Frage nach der Entstehung und Bedeutung des Nährgewebes, das z. B. im Monokotylensystem eine so große Rolle spielt, zu lösen vermochte, und ob nicht die von Daněk für überflüssig erklärte Entwicklungsgeschichte den Ausschlag gegeben hat; in diesem Zusammenhange sei vielmehr noch der kolossalen Bedeutung des anatomischen Baues für phylogenetische Fragen gedacht. Zwar behauptet Daněk, daß der anatomische Bau lediglich der Ausdruck der Anpassung der Pflanze an ihre Umgebung sei, und daß wir ihn nur physiologisch, nicht aber phylogenetisch studieren können. Wer jedoch die Arbeiten eines Porsch, eines Schwendener, eines Palla und vieler anderer kennt, der dürfte alsbald die Überzeugung gewinnen, daß gewisse Gewebesysteme eine auffallende Konservativität bewahren, mit den anpassungsfähigeren anderen nicht gleichen Schritt halten und so in

erhöhtem Maße ihre Verwendbarkeit für systematische Untersuchungen dokumentieren. Meine oben genannten Untersuchungen haben z. B. ergeben, daß der feinere Bau der Wurzel für phylogenetische Studien absolut unbrauchbar ist, daß dagegen die Anatomie des Stengels und vor allem des Blattes Kennzeichen enthält, die wir systematisch nicht nur verwerten dürfen, sondern vielmehr verwerten müssen! Assimilationsgewebe und Spaltöffnungsapparat, im Stengel ferner die Beschaffenheit eines die Gefäßbündel umfassenden, mechanischen Ringes, sind lauter Momente, die wir bei Aufstellung eines auf möglichst natürlicher Grundlage aufgebauten Systemes verwenden müssen.

Porsch¹⁾ hat mit genialem Scharfblicke erkannt, daß der Spaltöffnungsapparat in großen, verwandtlich nahestehenden Gruppen außerordentlich konstant ist; auf Grund ähnlicher Beobachtungstatsachen habe ich erkennen können, daß unter den Liliaceen, die Smilacoideen und Parideen, denen gegenüber der rein morphologisch arbeitende Botaniker schon lange Mißtrauen hegte, ohne allerdings eine Klärung herbeiführen zu können, höchstwahrscheinlich gar nicht in den engeren Verwandtschaftskreis der Liliaceen gehören; S. Schwendener²⁾ hat in seinem „mechanischen Prinzip“ den außerordentlich wichtigen Satz ausgesprochen: „In meinen Augen sind die fraglichen Abweichungen der naturgemäße, wenn auch unvollkommene Ausdruck der Schwankungen, welche meist beim Übergange von den Cyperaceen zu den lilienartigen Gewächsen (oder umgekehrt) stattgefunden haben; es wäre dies einer der Fälle, wo die Metamorphosen des mechanischen Systemes in der gegenwärtigen Vegetation vollständiger vertreten sind als diejenigen der Blüte und Frucht.“ In Übereinstimmung hiemit hat auch neben dem Spaltöffnungsapparate das mechanische System die Smilacoideen als eine abseits stehende Gruppe erkennen lassen, da in ihren Stengeln kein geschlossener Bastring auftritt. Diese Streiflichter sollen genügen. Es gibt also tatsächlich Gewebesysteme, die phylogenetisch von hoher Bedeutung sind und deren Verwendung als zweitlinig zu betrachten, schon deshalb eine völlige Verkennung der Tatsachen ist, weil solche Merkmale immer dann als Schiedsrichter angerufen werden, wenn die Morphologen mit dem Blütenbau oder anderen, mehr weniger äußerlich wahrgenommenen Kriterien nicht mehr ihr Auslangen finden, weil solche Merkmale in Wahrheit also ausschlaggebend sind. Von den zahlreichen Beispielen erwähne ich die äußerst gründlichen Arbeiten von E. Palla³⁾, die eine weitgehende Berücksichtigung der Anatomie gelegentlich der Revision des Systems der Cyperaceen bekunden, ferner in den letzten Jahren die von K. Fritsch veranlaßten Arbeiten seiner Schüler, die alle ein beredtes Zeugnis dafür abgeben, daß die Anatomie allmählich auch bei den Morphologen die wünschenswerte Berücksichtigung findet. Solchermaßen richten sich die Auffassungen Daněks selbst.

In folgendem werde ich mich, soweit dies möglich, in der Reihenfolge an den Gedankengang Daněks halten und hauptsächlich am

1) Porsch O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie, Jena 1905.

2) Schwendener S., Das mechanische Prinzip im Bau der Monokotylen, Leipzig

3) Mehrere Abhandlungen, ferner in Koch-Halliers „Synopsis“, p. 2515 ff.

Schlusse, in den Kapiteln „Anatomie“ und „Phylogenetische Betrachtungen“ neue Tatsachen und sich daran knüpfende Diskussionen bringen. Daněk bezieht sich in seiner Arbeit nur auf die Gattungen *Ruscus*, *Semele* und *Danaë*, es wird sich aber als notwendig erweisen, fallweise auch auf die von Velenovský und Daněk als echte Phyllokladien anerkannten Assimilationsorgane von *Asparagus* und *Myrsiphyllum* hinzuweisen, da in ihnen interessante Parallelerscheinungen vorliegen.

Das Untersuchungsergebnis der Phyllokladien von *Ruscus*, das Velenovský brachte und das von Daněk übersichtlich zusammengetragen und, wenn wir schärfer zusehen, ein wenig modifiziert wurde, ist kurz das, daß das Phyllokladium aus zwei morphologisch verschiedenwertigen Bestandteilen besteht, daß die Achse, welche in die Infloreszenz ausläuft, von zwei gegenständigen Brakteen gestützt wird, von denen die eine bedeutend größer ist und sich in die Fortsetzung der geflügelten Achse stellt, während die zweite beträchtlich kleinere Braktee den Blütenbüschel stützt. Auf die Bedenken, die sich dieser Auffassung entgegenstellen, habe ich schon in meiner Arbeit, wenngleich nur flüchtig, hingewiesen. Velenovský und Daněk behaupten, daß die obere Hälfte des Phyllokladiums dem Hochblatte, das nur bei *Ruscus hypoglossum* laubartig entwickelt ist, homolog sei, ein Ausdruck, der zum mindesten die morphologische Übereinstimmung zur Voraussetzung macht. Wir wollen hier nicht untersuchen, wo die Morphologie aufhört und die Anatomie anfängt, wo sich Berührungspunkte ergeben und wo beide Zweige einander zu ergänzen haben, ich will vorläufig auch nur jenen Morphologen Rechnung tragen, die sich zur Erfassung des morphologischen Wertes eines Organes mit der Lupenbetrachtung begnügen und das Mikroskop nur insoweit benützen, um auf einem flüchtigen Querschnitte die Orientierung der Gefäßbündel festzustellen zur Fixierung der morphologischen Oberseite. Bevor jedoch darauf eingegangen werden kann, mögen zwei Fragen erledigt werden: 1. Wo haben die *Ruscus*-Phyllokladien ihre morphologische Oberseite und 2. Inwieweit sind wir berechtigt, morphologische Begriffe von Blättern auf Phyllokladien herüberzunehmen.

In meiner Abhandlung habe ich festgelegt, daß Engler in seinen „Natürlichen Pflanzenfamilien“ und mit ihm alle, die seine Angaben stillschweigend übernommen haben, die Lage der Hochblätter an der Ober- oder Unterseite der Flachsprosse unrichtig angeben. Es ist falsch, daß auf der Mitte der durch Drehung häufig seitwärts oder nach unten gerichteten Oberseite in der Achsel eines Hochblattes die Blüten einzeln oder in Büscheln entstehen; sondern es ist die Lage der Phyllokladien am Stengel vielmehr konstant, und zwar so, daß die morphologische Unterseite, die allerdings sekundär Kennzeichen einer physiologischen Oberseite erhalten kann, nach oben gerichtet ist. Seitliche Verdrehungen kommen häufig vor, nie aber etwa um 180° . Bei *Ruscus hypoglossum* und *aculeatus* entstehen demnach Hochblätter und Blüten oben (also an der morphologischen Unterseite) bei *Ruscus hypophyllum* unten (an der morphologischen Oberseite). Von einem konstanten Auftreten an der Oberseite ist mithin keine Rede. Diese Feststellung wiederhole ich hier

deshalb, weil Daněk, p. 368, sagt, daß bei *Ruscus aculeatus* auf der Oberseite des blattartigen Gebildes in Fortsetzung eines starken Nerven die Blüten in der Achsel einer trockenhäutigen Braktee auftreten. Da Daněk auf jeder Seite unter nicht mißzuverstehenden Seitenhieben auf die Anatomie die Morphologie verherrlicht, erlaubte ich mir diese Richtigstellung.

Ich habe in meiner Abhandlung und auch in Vorträgen über dieses Thema¹⁾ wiederholt darauf hingewiesen, daß sich die Begriffe „physiologisch“ und „morphologisch“ keineswegs immer decken, daß vielmehr sehr häufig — und gerade die Asparageen scheinen einen größeren Prozentsatz zu stellen — die morphologische Oberseite zur physiologischen Unterseite geprägt wird. Zur Bestimmung der morphologischen Verhältnisse haben wir kein anderes Kriterium, als die Lage des Hadrom der Gefäßbündel in der „Blatt“spreite. Zu diesem Bestimmungsmittel müssen auch die Morphologen greifen, wollen sie anders nicht auf eine genaue und den Tatsachen entsprechende Festlegung verzichten.

Eine andere Frage ist nun die: Sind wir berechtigt, die Kriterien für die morphologische Ober- und Unterseite von den Blättern direkt auf die Phyllokladien anzuwenden? Demgegenüber existieren gleich zu erörternde, beachtenswerte Bedenken, jedoch verfügen wir auch bei den Phyllokladien über kein anderes Erkennungsmittel. Die morphologische Oberseite der Blätter ist gegeben durch den Teil der Außenfläche, der bei der Abspaltung des Blattes vom Stengel normalerweise zwischen Stengel und Blatt (mag dieses nun eine Scheide besitzen oder nicht) zu liegen kommt. Dieser Seite ist das Hadrom der Gefäßbündel zugekehrt. Bei Blättern, wie *Aspidistra*, die einen runden Stiel besitzen, dürfen wir zunächst von einer morphologischen Oberseite überhaupt nicht sprechen. (Siehe Fig. 19, pag. 51 meiner „Vergleichenden Anatomie...“.) Im anatomischen Bau ist die Stelle, an der sich die morphologische Oberseite mit der Entfaltung, d. h. mit dem Auseinanderlegen der beiden Blattspreitenhälften ausbildet, bereits durch die Anordnung der Gefäßbündel und das Auftreten eines Stranges mechanischer Zellen gekennzeichnet. (Ich bespreche hier nicht die Entwicklungsgeschichte, sondern lediglich die succedanen Querschnitte.) Alles aber, was wir am Blattstiele äußerlich sehen, entspricht der morphologischen Unterseite, denn alle nahezu im Kreise angeordneten Gefäßbündel kehren das Leptom nach außen. Die Oberseite legt sich zunächst als Rinne an, die immer tiefer und tiefer greift und schließlich die beiden Hälften der Blattspreite auseinanderlegt. Erst jetzt ist die Oberseite als solche deutlich erkennbar. Wesentlich anders liegen die Dinge bei den Phyllokladien. Jedes Phyllokladium unserer Pflanzen stellt im Augenblicke der Abzweigung vom Stengel, dem es angehört, einen

¹⁾ F. Zweigelt, „Über den morphologischen Wert der Asparageen-Phyllokladien“, Vortrag, gehalten am 17. Mai 1911 in der botanischen Sektion des Naturwissenschaftl. Vereines f. Steiermark. (Auszugsweise mitgeteilt in den Mitteilungen d. Naturw. Ver. f. Steiermark, Band 48, p. LXXII.

Ferner „Was sind die Phyllokladien der Asparageen?“ Vortrag, gehalten in der Sektion für Botanik der k. k. Zoolog.-botan. Gesellschaft in Wien. Ein kurzer Auszug befindet sich zur Zeit in Druck.

Zylinder von elliptischem Querschnitte dar. Mit Rücksicht darauf, daß in dem Basalteile, den Daněk für *Semele* und *Danaë* als echtes Kaulom betrachtet, alle Gefäßbündel das Leptom nach außen kehren und sich mit ihren Symmetrieebenen annähernd senkrecht zu den Tangentialebenen stellen, die wir uns in der Schnittlinie der Symmetrieebene mit der Epidermis denken müssen, haben wir zunächst gar kein Recht, von Ober- und Unterseite zu sprechen. Das Organ verhält sich absolut so wie ein Stengel. Erst Hand in Hand mit der Verbreiterung des Zylinders und dem Austreten einzelner Gefäßbündel aus dem Zylinderverbände bei bestimmter Orientierung haben wir ein Recht, jene Seite der Außenfläche, der die Bündel die Holzelemente zukehren, als Oberseite anzusprechen. Diese Umbildungen gehen jedoch nicht plötzlich vor sich. So muß betont werden, daß die den gemeinsamen Zylinder zunächst verlassenden Bündel dem Phyllokladiumrande zugewendet sind und daß diese Schrägstellung immer schwächer bemerkbar wird, je näher die Bündel dem Mittelnerv zu liegen kommen. Bündel, welche durch ihre Lage den einheitlichen „Blatt“-Typus stören, werden früher oder später unterdrückt. Diese Entwicklungsweise läßt klar erkennen, daß die morphologische Oberseite nicht ein a priori gegebener Begriff ist und daß derselbe nicht dem vollkommen entspricht, den wir von den Blättern her kennen; gleichwohl muß auch hier die schließliche Orientierung der Gefäßbündel zur Fixierung einer morphologischen Oberseite verwendet werden.

Morphologische Betrachtungen.

Daněk behauptet, daß die Hochblätter und oberen Phyllokladienhälften bei den drei *Ruscus*-Arten morphologisch identisch, also homolog seien. Abgesehen von den Bedenken, die wir noch in der „Anatomie“ erörtern werden, ist Daněk eine Tatsache entgangen, deren Erkenntnis ihn mindestens hätte nachdenklich stimmen müssen. Unter Hinweis auf Fig. 12 e, f, pag. 42 meiner Arbeit, unter Hinweis darauf, daß das Hochblatt seine morphologische Oberseite dem Phyllokladium zukehrt, sich also in bezug auf das Phyllokladium, dessen Caulomnatur wir aus dem Zentralzylinderchen erkennen, wie ein normal orientiertes Blatt verhält, gebe ich folgendes zu bedenken: Wenn der obere Teil des Phyllokladiums ein wirkliches Blatt ist, so können wir, da der Mittelnerv zunächst einen Zentralzylinder darstellt und eine Orientierung nicht gestattet, nur aus den neben ihm verlaufenden Gefäßbündeln und im Mittelnerv erst an der Spitze erfahren, wo dieses „Blatt“ seine morphologische Oberseite hat. Und da ergibt sich die für die Phyllontheoretiker gewiß sehr unangenehme Erscheinung, daß diese beiden „Blätter“ gleich orientiert sind, d. h., beide nebeneinander betrachtet, etwa links das Leptom, rechts das Hadrom haben. Es wäre also der in der Botanik gewiß einzig dastehende Fall, daß zwei Blätter, deren morphologische Gleichwertigkeit bereits für bewiesen gehalten wurde, in bezug auf die gemeinsame Achse, die im Sinne Velenovskýs durch die Blütenbüschel gegeben ist, verschieden orientiert sind, so daß das eine Blatt die morphologische Oberseite nach oben, das andere diese nach unten gekehrt

hätte. Oder kann mir Daněk ein Beispiel nennen, daß gleichwertige Blätter an einer Pflanze in gegenständiger Stellung in bezug auf die gemeinsame Achse entgegengesetzt orientiert sind?

p. 365 sagt Daněk, daß bei *Ruscus hypoglossum* auf dem blütentragenden Phyllokladium markant ein besonders stark hervortretender Nerv ins Auge fällt, der durch die Mitte der unteren Hälfte des Phyllokladiums verläuft und deutlich etwa in der Mitte desselben mit einem Blütenstande abschließt. „An dieser Stelle ändern sich plötzlich die Verhältnisse: Der erwähnte Mittelnerv ist aus einem Zentralzylinder der Gefäßbündel gebildet und mündet in den terminalen Blütenstand. In die weitere Fortsetzung des Phyllokladiums einer- und in die Stützbraktee anderseits entsendet er zwei viel schwächere Nerven.“ Alle diese Angaben sind auf Grund bloß äußerer Beobachtungen gemacht, also in keiner Weise stichhältig. Die Behauptung, daß der starke Nerv in die Blütenspitze ausgeht, wird uns noch später beschäftigen. Serienschritte anzufertigen, hat Daněk unterlassen, eine genaue Verfolgung des Verlaufes und der Gruppierung der Gefäßbündel liegt in seiner Arbeit nicht vor. Über die feinere Beschaffenheit des Mittelnervs in der oberen Phyllokladiumhälfte sagt Daněk nichts aus, seine Angabe, die beiden Nerven (des Phyllokladiums und der Braktee) seien beide schwach, beweisen für deren Natur nichts. Die von Daněk mitgeteilten eigentümlichen Verhältnisse des Nervenverlaufes sind gewiß sehr interessant und scheinen für die Blattnatur zu sprechen. Wenn Daněk jedoch in Besprechung der Untersuchungsergebnisse von Bernátsky behauptet, es sei ein Fehler, die Beobachtungen an jungen, noch nicht entwickelten Phyllokladien anzustellen, da erst das erwachsene Phyllokladium durch seine so charakteristische Anordnung des Nervensystems eine vollkommen klare Einsicht biete, so spricht sich hierin wiederum die schon einleitend betonte, unbegründete Unterschätzung der Entwicklungsgeschichte aus.

Die Art und Weise des Zusammenschlusses der Mittel- und Seitennerven in der Phyllokladienspitze wie in der des Deckblattes hat meines Erachtens wohl eine geringere Bedeutung für die Entscheidung über die morphologische Natur. Daněk meint, wenn ich ihn recht verstehe, bloß ein sich Zusammenschließen, soweit sich ein solches makroskopisch feststellen läßt, während Bernátsky die Wiedervereinigung der Bündel in einen Zylinder vor Augen hat und hierin einen Unterschied zwischen dem Hochblatte und der oberen Phyllokladiumhälfte konstatiert. Diese Beobachtung scheint mir, wie gesagt, von geringerer Bedeutung; denn abgesehen davon, daß sich diese Verhältnisse nur bei *Ruscus hypoglossum* genauer studieren lassen, während *Ruscus aculeatus* infolge der Dornenbildung in der Phyllokladiumspitze und *Ruscus hypophyllum* infolge einer eigentümlichen Veränderung der Elemente der Gefäßbündel in den Hochblättern (p. 61 meiner Arbeit) einen direkten Vergleich zwischen Phyllokladiumspitze und Hochblatt erschwert, habe ich z. B. bei *Sansevieria*, welche Pflanze unbestritten Blätter trägt, sehr schön sehen können, daß die Gefäßbündel in der Blattspitze zu einem Kreise zusammentreten und daß, da alle Bündel ihr Leptom nach außen kehren, die Oberseite des Blattes schließlich vollkommen verschwindet.

Ich erachte den Verlauf der Bündel und ihre Gruppierung in der Spitze für weniger wesentlich und möchte einzig und allein auf die Art und Weise, wie die Bündel die Mutterachse verlassen und sich nachträglich in Flachsprosse gruppieren, als Caulommerkmal hinweisen.

Die p. 368 ff. gebrachte Mitteilung über den vereinzelt beobachteten eigentümlichen Nervenverlauf ist gewiß sehr interessant, und wenn auch die in Abb. 3 wiedergegebene Nervatur die Blattnatur der oberen Hälfte verständlich zu machen scheint, so befriedigt die Erklärung des unteren Teiles und der Flügelbildung keineswegs. Daß von der oberen Phyllokladiumhälfte lediglich der innere Teil ein veritables Blatt sei, ist vollkommen unverständlich und unnatürlich. Wenn ein terminal stehendes Blatt einen Brachyblast abschließt, dann sollte man doch meinen, daß damit das Wachstum des Cauloms abgeschlossen ist; nun ist aber, wie Daněk meint, dieses Blatt von den Flügeln der Achse, aus der es hervorwächst, vollständig umfaßt, wir hätten mithin in unserem Phyllokladium ein Organ vor uns, das in der Mitte Blatt, unten, auf beiden Seiten und, da die Nerven des „Flügels“ bis in die Spitze laufen, auch oben Caulom wäre. Diese Auslegung, deren Unmöglichkeit wir noch im anatomischen Teile beweisen werden, ist wohl der Gipfelpunkt aller Unwahrscheinlichkeit. Wo im Pflanzenreiche gibt es Blätter, die förmlich in das Gewebe eines Stengels eingebettet sind, was hindert uns schließlich zu erklären, irgend ein Laubblatt sei trotz des Mangels ihm aufsitender Hochblätter ein ähnlich wie oben zusammengesetztes Organ, da ja die terminalen *Ruscus*-Phyllokladien auch keine Hochblätter tragen?!

Auf derselben Seite sagt Daněk mit Bezug auf *Ruscus hypophyllum*: „Ein starker Mittelnerv tritt in dem unteren Teile des Phyllokladiums 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 auslaufen.“ Auch diese makroskopischen Angaben über die Stärke der einzelnen Nerven sagen über ihre Natur nichts aus. Es ist ja doch der äußere Anblick nicht in unmittelbarem Zusammenhang damit, ob ein Nerv ein- oder mehrbündelig ist und wie die Bündel in ihm gruppiert sind, sehr häufig und in der Mehrzahl der Fälle ist seine Stärke lediglich durch die Zahl der Gefäßbündelelemente bedingt! Und überdies werden wir in der Anatomie sehen, daß ein solcher Vergleich schon deshalb die Phyllotheorie nicht zu stützen vermag, weil gerade bei *Ruscus hypoglossum* auch die beiden Seitennerven ein gutes Stück über die Ansatzstelle der Blüten hinaus Zylindernatur erkennen lassen. Diese und alle für *Ruscus aculeatus* gemachten Angaben über die „Stärke“ der Nerven entbehren selbstverständlich jeglicher Beweiskraft; denn wäre der äußere Anblick für die Beschaffenheit der Gefäßbündel hinsichtlich Zahl und Orientierung maßgebend, dann müßten die Morphologen konsequenterweise den sukkulenten Blättern, denen äußerlich keine Nerven angesehen werden können, auch den Besitz von Gefäßbündeln absprechen!

Daněk verweist zur Stütze seiner Theorie vom Kurztrieb, der in ein terminales Blatt übergehe, auf die Erscheinung, daß bei *Ruscus aculeatus* und in einem abnormen Falle auch bei *Ruscus hypoglossum*

der starke Mittelnerv plötzlich im ersten Drittel der ganzen Phyllokladienlänge aufhöre und sich an dieser Stelle in einige schwächere, selbständig werdende Nerven spalte. Demgegenüber stelle ich fest, daß 1. dieser Nerv tatsächlich gar nicht aufhört, sondern, allmählich schwächer werdend, in seine eigene Fortsetzung, also in das, was Daněk für den Mittelnerv des „Blattes“ ansieht, übergeht, und 2. müssen wir bei diesen sterilen Phyllokladien doch daran festhalten, daß sie im wesentlichen doch nichts anderes sind als die blüentragenden, und daß das Unterbleiben der Entwicklung von Hochblättern und Blüten lediglich auf dieselben Ursachen zurückzuführen ist, die überhaupt bei allen Pflanzen und Tieren das Wachstum sistieren; der Unterschied ist nur ein gradueller.

Der Hinweis darauf, daß die Nervatur des als Blatt aufgefaßten oberen Teiles des Phyllokladiums vollkommen dem Nervenverlauf in der stengelständigen Stützbraktee entspräche, aus deren Achsel die Phyllokladien entspringen, die jedoch später häutig werden und abfallen, berechtigt eine Homologisierung dieser beiden Organe gar nicht. Ich habe übrigens in meiner Arbeit die Anatomie dieser rudimentären Laubblätter untersucht und gefunden, daß sich gar keine Anhaltspunkte für eine Homologisierung finden lassen. Die Spaltöffnungen, auf deren Reduktionserscheinungen schon Porsch hingewiesen hat, sind größtenteils außer Funktion gesetzt und verbieten, ebenso wie die übrigen Gewebesysteme, einen Vergleich mit dem „Blatte“. Es ist klar, daß diese Blätter tatsächlich die Stätten ehemaliger lebhafter Assimilationstätigkeit gewesen sind und daß gleichzeitig mit ihrer Rückbildung die Phyllokladien ihre Rolle übernommen haben. Der Satz: „Es ist also eine Übereinstimmung mit den Organen, an deren Phyllomcharakter kein Zweifel obwalten kann“, muß daher als unrichtig zurückgewiesen werden.

Daněk sucht p. 370 aus rein morphologischen Momenten eine Übereinstimmung zwischen den grundständigen Laubblättern von *Danaë* mit den stengelständigen Phyllokladien derselben Pflanze abzuleiten, jedoch sind seine Argumentationen auf die Untersuchung eines einzigen abnormalen Phyllokladiums begründet, an dem für die äußere Betrachtung die Nerven verschieden stark waren, während alle übrigen Exemplare normal waren. Auffallend ist jedenfalls, daß er die von Szafer gebrachten, äußerst wertvollen morphologischen Unterscheidungsmerkmale nicht nur nicht widerlegt, sondern überhaupt ganz unberücksichtigt läßt, obwohl sie de facto über die Blatt- oder Stengelnatur zu entscheiden vermöchten, die äußerliche Beschaffenheit der Blattnerven jedoch niemals. Die scharfe Gliederung der grundständigen Laubblätter in Blattstiel und Blattspreite, die scheidige Ansatzstelle des Stieles, die dütenförmige Zusammenrollung der Laubblätter in der Jugend, das sind so typische Merkmale von Blättern, daß ihr Fehlen an den Phyllokladien von vornherein eine Homologisierung dieser mit den grundständigen Laubblättern, mithin die Inanspruchnahme der Blattnatur für die Phyllokladien verbietet. *Danaë* wird uns übrigens noch später ausführlich beschäftigen.

Daněk muß in Konsequenz seiner Auffassung vom *Ruscus*-Phyllokladium auch für *Semele* in dem Augenblicke, wo Blüten fehlen und die Nerven, die am fertilen Flachsproß Blüten tragen und demgemäß mäch-

tiger entwickelt waren, ohne den Rand zu erreichen, gleich der Spitze zustreben und sich äußerlich betrachtet, von den anderen wenig unterscheiden, eine scharfe Trennung vornehmen und die Assimilationsorgane in einem Falle für Stengel und im anderen für Blätter erklären. Diese häufig auf der Spitze der Zweige stehenden blütenlosen Phyllokladien, deren Sterilität ich oben auf die einfache Tatsache zurückgeführt habe, daß sich die Pflanze in der Ausbildung von Fortpflanzungsorganen gewissermaßen erschöpft, haben Velenovský veranlaßt, zu erklären, daß es ganz begreiflich sei, daß ein Blatt, das auf der ganzen Pflanze zur Schuppe reduziert wurde, wenn es eine terminale Stellung auf einer Achse einnehme, sich mächtig in seiner ursprünglichen Form entwickle. Da der Gedankengang Daněks im wesentlichen derselbe ist, muß ich hier nochmals auf die Bedenken hinweisen, die ich schon in meiner Arbeit niedergelegt habe.

Eine solche Auffassung ist erstens mit Rücksicht darauf, daß wir von der ursprünglichen Form der Laubblätter gar nichts wissen, weder vom Bau noch von der Größe und Gestalt dieser primären Laubblätter eine Ahnung haben können, ungemein kühn, und zweitens muß uns die innere Veranlassung rätselhaft und unbegreiflich erscheinen, warum ein solches terminales Laubblatt in anatomischer Beziehung mit dem fertilen Phyllokladium vollständig übereinstimmt; schließlich müßten vergleichend anatomische Untersuchungen zwischen den reduzierten und den „terminalen“ Laubblätter irgendwelche Übereinstimmungen ergeben, die jedoch hier ebenso wie es bei *Ruscus* der Fall war, ausbleiben. Bloß äußerliche Vergleiche der Laubblätter einiger Liliaceen (*Smilax*, *Convallaria*, *Majanthemum*, *Streptopus*, *Polygonatum* u. a.) mit unseren Phyllokladien können über den morphologischen Wert der letzteren nicht entscheiden. Es liegt hier dieselbe Überschätzung äußerlicher Ähnlichkeit vor, die wir schon bei Velenovský gefunden haben, wenn er erklärt: Die Blätter von *Convallaria* sind den Phyllokladien von *Danaë* so ähnlich, daß wir schon aus dieser Ähnlichkeit auf ihre Homologie urteilen müssen. Die anatomischen Details, die die Unstichhältigkeit solcher Äußerungen dartun, sind in meiner Arbeit nachzulesen.

Abnormitäten.

Die von Daněk mitgeteilte, in Abb. 6 wiedergegebene erste Abnormität ist jedenfalls sehr interessant und scheint tatsächlich für die Phyllotheorie zu sprechen. Obwohl der in der Abbildung mit *c* bezeichnete Teil „die blütentragende, durch Blütenknospen abgeschlossene, primäre Achse“ nicht ganz verständlich ist und auch im Texte, wo von einem ovalen Gebilde gesprochen wird, die nötige Klarheit fehlt, wäre doch immerhin die Auffassung Daněks von der Doppelnatur der Phyllokladien verständlich und möglich. Warum aber hat Daněk nicht gerade hier den Gefäßbündelverlauf und ihre Gruppierung genauer untersucht? Warum begnügte er sich mit der Wiedergabe der makroskopisch wahrnehmbaren Tatsachen? Solche Untersuchungen wären um so wichtiger gewesen, als es sich um *Ruscus hypoglossum* handelte. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, daß hier deutlicher als wo anders die obere Phyllokladiumhälfte ein Zentralzylinderchen enthält, dessen das Hochblatt

entbehrt. Und diese Abnormität wurde gerade an der Pflanze beobachtet, für welche die Orientierung der „beiden Hochblätter“ zur gemeinsamen Achse absolut nicht übereinstimmt. Solange so schwerwiegende Bedenken nicht widerlegt sind, können Abnormitäten, deren feineren Bau wir gar nicht kennen, die Richtigkeit der Ansicht Daněks nicht beweisen und die Caulomtheoretiker nicht von ihrer Auffassung abbringen. Und wenn je in den Hochblättern Kriterien gefunden werden sollten, die eine Übereinstimmung mit der oberen Phyllokladienhälfte vermuten ließen, so kann das nur unsere Auffassung von der Natur der Hochblätter von *Ruscus*, nie aber die von der Caulomnatur der Phyllokladien ändern.

Was die Abnormität in Abb. 9 anbelangt und die hierüber gemachte Mitteilung, daß im unteren Teile der Mittelnerv von einem Zentralzylinderchen repräsentiert wird, der obere Teil dagegen einen einfachen, einbündeligen Nerv hat, muß gesagt sein, daß zu solchen Entscheidungen einige wenige Orientierungsschnitte nicht genügen. Serienschnitte sind unerlässlich. Doch kann hier den anatomischen Erörterungen nicht vorgegriffen werden. Schließlich glaube ich, daß Abnormitäten, die eine gewisse Selbständigkeit des unteren Teiles des Phyllokladiums darzutun scheinen, nicht unbedingt im Sinne der Blattnatur des oberen ausgelegt zu werden brauchen. Meines Erachtens wäre es doch ganz gut möglich, daß ein Stengel erst hinter der Ansatzstelle des letzten Blattes, in dessen Achsel er die Blüten entwickelt, sich zum Phyllokladium entwickelt, während seine untere Partie von flügelartigen Verbreiterungen freibleibt. Ich erblicke hierin ebensowenig wie im Falle Abb. 11 einen zwingenden Beweis dafür, daß ein echtes Blatt überdies von flügelartigen Fortsetzungen des Kurztriebes umschlossen sei.

Die größten Bedenken erwecken die Abnormitäten in Abb. 12. Daněk fand ein Phyllokladium, dessen Mittelnerv auf der Unterseite einen kräftigen, auf die Achse herablaufenden Kiel trägt. Daněk sagt nun, daß sich infolge der Anwesenheit zweier gegenständiger Phyllokladien die normalen „Flügel“, welche das „terminale Blatt“ zu beiden Seiten einschließen, nicht hätten ausbilden können, welche gewissermaßen nach hinten gewandert wären und sich dort zu einem Kiel vereinigt hätten; dieser Kiel, der also ein Stengelorgan ist, sei hernach mit dem Blatt zu einem einheitlichen Organe verwachsen. Diese Auffassung müssen wir rundweg ablehnen. Wo in der ganzen Pflanzenwelt kommt es vor, daß ein Blatt einem Stengel aufgewachsen ist; und warum ist nicht bloß das Phyllokladium, sondern auch das, was Daněk als Blatt anspricht, gekielt, gehören also im Blatte einige Gefäßbündel nicht zum Blatte?

Es hieße denn doch die Grundbegriffe Caulom und Phyllo vollständig durcheinanderwerfen und an Stelle der bisher festgehaltenen Grundtatsachen ein Chaos willkürlicher Beurteilungen setzen, wollte man solche Erklärungsversuche kritiklos hinnehmen! Und warum verwehrte uns Daněk den Einblick in den Gefäßbündelverlauf? Wäre es nicht mehr als verlockend gewesen, auf flüchtigen Querschnitten nach weiteren Beweismomenten zu suchen? Und erinnert diese Abnormität nicht an das, was Bernátsky über sternförmig entwickelte Phyllokladien von *Ruscus aculeatus* mitteilt? Bernátsky, der mit vollem Rechte an der Caulom-

theorie festhält, erklärte die Abnormität dahin, daß im Gegensatze zur Flächenbildung in einer Ebene hier eine solche in mehreren Ebenen vorliegt, was einen sternförmigen Querschnitt gibt. Und was liegt näher, als die Kielbildung an der von Daněk aufgefundenen Abnormität ebenfalls als ein Wachstum in einer dritten Richtung zu erklären? Der Umstand, daß der Kiel über das Phyllokladium hinab auf die Achse übergreift, ändert an dieser Erklärung nichts. Alle übrigen von Daněk gebrachten abnormalen Fälle sind für die Theorie nur von bedingtem Werte, da uns ein Einblick in die Gefäßbündelgruppierung fehlt. Vor allem vermischen wir eine genauere Untersuchung des in Fig. 8 mit *d* bezeichneten starken Nerven; da er möglicherweise den zur Seite gedrängten Mittelnerve des Phyllokladiums darstellt, ferner eine genaue Verfolgung des Nervenverlaufes im rechten Teile des Phyllokladiums. Die äußerlich wahrnehmbare Erscheinung, daß die untere Hälfte des rechten Flügels mit dem Hochblatte verschmilzt und daß auch die Gefäßbündel in dasselbe hineinziehen, zieht noch nicht eine Identität der entsprechenden Bündel notwendig nach sich. Ich verweise auf die lange Zeit gebrachte Behauptung, daß bei *Polygonatum officinale* die in den Stengelkanten auftretenden Gefäßbündel die Blattsprungstränge darstellen, da sie äußerlich direkt in die Nerven der Blätter überzugehen scheinen. Mikrotomschnittrien ließen jedoch unzweifelhaft erkennen, daß die Rindestränge mit Blattspursträngen absolut nichts zu tun haben.

Als weitere Abnormität erwähne ich ein in Brünn gefundenes *Ruscus*- (vermutlich *hypoglossum*) Phyllokladium, das an der Ober- und an der Unterseite Blüten trug. Leider wurde meinem Ansuchen, das Objekt zur genaueren Untersuchung zugesandt zu erhalten nicht entsprochen, weshalb mir der Einblick in die feineren Details fehlt. Die Tatsache aber an und für sich, daß oben und unten Blüten auftreten, daß also das Phyllokladium selbst die Spitze des ganzen Sprosses repräsentiert, scheint mir ein ungemein wichtiges Argument zur Stützung der Caulumtheorie.

Weitere Abnormitäten: 1. Fall. Abb. 1a. Im Grazer botanischen Garten fand ich eine Abnormität, die ich zunächst makroskopisch beschreibe: An einem Exemplare, das sich von den übrigen durch auffallende Größe seiner Phyllokladien auszeichnete und dessen Phyllokladien durchwegs steril waren, trat am terminalen eine eigentümliche Kielbildung auf. In nahezu gleicher Höhe unter dem terminalen entspringen drei weitere Phyllokladien, von denen das in der Zeichnung links liegende, dunkel schattierte am höchsten ansetzte, also nach dem terminalen das jüngste war. Diesem wandte das terminale jene Fläche zu, auf der an dem fertilen Hochblatt und Blüten entspringen. Diese Fläche war indessen vollkommen frei von solchen Bildungen, auf der entgegengesetzten (also der morphologischen Oberseite) dagegen entsprang mit breitflügelartigem Ansatz ein Kiel, der bis ungefähr in die Mitte des Phyllokladiums den Zusammenhang mit demselben bewahrte und sich dann in eine sichelförmige Spitze fortsetzte. Die Ansatzstelle des Kieles oder Flügels hielt sich fast die ganze Länge des Verlaufes an den Mittelnerve und wich erst das letzte Stück ein wenig von demselben ab. Den Flügel durchzog neben einigen schwächeren vor allem ein starker Nerve, der indessen nicht in der Spitze desselben endete, sondern kurz vor derselben umbog,

sich auf das Phyllokladien fortsetzte und auf demselben spitzwärts noch ein Stück verfolgen ließ. Die anatomische Untersuchung ergab, daß in diesem flügelartigen Ansatz nichts anderes als eine Flächenentwicklung in einer dritten Richtung vorlag; der starke Nerv war, was für die Caulomnatur auch des Flügels äußerst wichtig ist, weithin als Zylinder nachweisbar. Die Gefäßbündel waren in auffallender Übereinstimmung mit den Bildern eines terminalen Phyllokladiums von *Ruscus aculeatus* (siehe Anatomie!) in den untersten Phyllokladienpartien unregelmäßig orientiert, so daß vorderhand eine sichere Entscheidung über die Lage der morphologischen Oberseite nicht möglich war. Diese Unregelmäßigkeit in der Orientierung der Gefäßbündel wies auch die dritte flügelartige Fläche auf. Erst im späteren Verlaufe orientierten sich sämtliche Bündel so, daß sich feststellen ließ: Der Flügel tritt an einer morphologischen

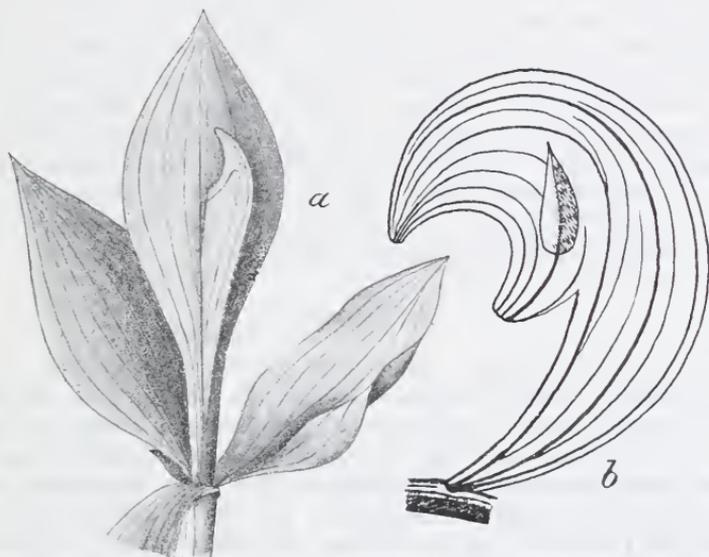


Abb. 1.

Oberseite auf. Die Fortsetzung des Mittelnervs über den Flügel hinaus, also in jene Partie, die nach Daněk bereits das Blatt darstellen soll, bewahrte ebenso wie die Seitennerven noch eine lange Strecke den typischen Charakter eines Zentralzylinders. Die Annahme, der Flügel repräsentiere ein Blatt, ist selbstverständlich ausgeschlossen, vielmehr beweist die ganze Erscheinung, daß die Möglichkeit der Flächenbildung nach mehr als zwei Richtungen tatsächlich gegeben ist, was für *Ruscus aculeatus* bereits Bernátsky nachgewiesen und welche Tatsache durch die von Daněk freilich ganz falsch erklärte Abnormität (Abb. 12) eine weitere Illustration erhält.

2. Fall. Abb. 1b. Auf einem fertilen Phyllokladium von *Ruscus hypoglossum*, das sichelartig verdreht war, entsprang das Hochblatt auf einem kleinen, lose herabhängenden Teile und machte den Eindruck, als ob der dasselbe tragende Nerv mit der Mutterachse gar keinen Zusammenhang hätte. Eine genaue Untersuchung des Verhaltens der ein-

zelenen Nerven in bezug auf ihre Zylindernatur lehrte jedoch, daß der Nerv, an dem das Hochblatt sitzt, der eigentliche Mittelnerv ist, und daß die linke Hälfte des Phyllokladiums beim Längenwachstum stationär geblieben ist und, weil sich die rechte Hälfte normal entwickelte, von der Mutterachse losgerissen wurde. Neben dem Zentralzylinder des Mittelnervs treten nämlich beiderseits je zwei schwächere Zylinder (siehe die beiden späteren Kapitel) auf, die, wengleich verschieden stark ausgebildet, als solche doch erkennbar waren. Die Vermutung, daß hier ein anderer als der Mittelnerv zur Blütenbildung herangezogen worden sei, trifft nicht zu.

Man sieht aus allen diesen und den von Velenovský und Daněk bekanntgemachten Abnormitäten, wie schier unerschöpflich die Natur mit abweichenden Entwicklungen spielt, und ich glaube, daß solche Erscheinungen, die wir nirgends im Pflanzenreiche in solcher Fülle und Variabilität auftreten sehen, zu nicht geringem Teile in dem „Unfertigen“ der Phyllokladien ihre Ursachen haben. Alles ist in Entwicklung und Weiterbildung, die Pflanze versucht sich in den sonderbarsten Formenbildungen, die mehr oder weniger ihrem „Zwecke“ entsprechen. Wir haben genau so wie in den von Szafer betrachteten Rückbildungserscheinungen an den Phyllokladienspaltöffnungen von *Danaë* auch hier einen Entwicklungsprozeß vor uns, die Abnormitäten gestatten uns einigen Einblick in die Werkstätte der Natur, die aus Caulomen möglichst funktionstüchtige Assimilationsorgane schafft.

Anatomic.

Wenn Daněk behauptet, daß der Hauptfehler der Arbeiten Szafer's und Bernátskys darin gelegen sei, daß die beiden Autoren die vollständige Übereinstimmung der morphologischen und anatomischen Verhältnisse voraussetzen, so liegt in diesem Satze zunächst ein Widerspruch mit dem Untersuchungsergebnisse Daněks, der selbst eine vollständige Übereinstimmung der Anatomie mit der Auslegung der Phyllokladien durch Velenovský gefunden zu haben wähnt, und dann hat der Begriff „vollständige Übereinstimmung“ keinen rechten Sinn. Ich habe doch schon einleitend hervorgehoben, daß nur gewisse Gewebesysteme in Betracht gezogen werden dürfen, daß anderseits aber Blatt und Stengel in der Orientierung und Gruppierung der Gefäßbündel sehr gut gekennzeichnet sind, und es ist selbstverständlich, daß wir die oberflächlich-morphologische Beweisführung in dem Augenblicke korrigieren zu sollen uns für verpflichtet halten, wenn z. B. ein blattartiges Organ im inneren Bau die Annahme der Blattnatur absolut verbietet. Es bedeutet ein solches Vorgehen keinen Widerspruch zwischen morphologischen und anatomischen Befunden, als ja doch die Untersuchung solcher Tatsachen einen integrierenden Bestandteil der morphologischen Arbeitsmethode darstellen muß. Die beiden genannten Autoren gingen übrigens nicht kritiklos über bereits „bewiesene morphologische Tatsachen“ hinweg, ebensowenig als ich in der vorliegenden Arbeit die interessanten morphologischen Beobachtungen Daněks ignorierte, sondern mich vielmehr bemühte, dieselben mit meiner Auffassung von der Natur der Phyllokladien in Einklang zu bringen.

Bevor ich auf die genaue Besprechung der einzelnen Gattungen eingehe, seien einige Bemerkungen über *Danaë* vorausgeschickt. In der Achsel der schuppenartigen Blätter wachsen im unteren Teile des Stengels Seitenzweige, im oberen Phyllokladien, eine Tatsache, die von vorneherein die Caulomnatur der letzteren erwarten läßt. Daněk sagt weiter: „Der ganze Stengel ist mit einem einzigen Phyllokladium abgeschlossen, das an der Basis von einer Braktee geschützt wird. Der Vegetations-scheitel 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.“ Ob Daněk selbst entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen angestellt hat, ist aus diesen kurzen Angaben nicht ersichtlich. Ich erwähne diese Mitteilung deshalb, weil sie zu Velenovský in Widerspruch zu stehen scheint, der hier immer von terminalen Laubblättern spricht. Bernátzky betont, daß jeder Sproß mit einem Caulom abschließt und daß nach seinen ontogenetischen Untersuchungen an *Ruscus* neben dem Phyllokladium keine Spur eines Vegetationskegels zu finden ist, daß also das Phyllokladium selbst die Spitze darstellt. Über *Danaë* wissen wir derzeit nichts Näheres. Das Auftreten einer Braktee am Grunde des letzten Phyllokladiums spricht für die Daněksche Annahme, daß dieses Endphyllokladium selbst nicht die Vegetationsspitze repräsentiert, sondern daß wenigstens in der Entwicklungsgeschichte neben ihm ein Vegetationskegel auftritt. Längsschnitte an zwar jungen, aber über die Embryonalentwicklung bereits hinausgekommenen terminalen Phyllokladien, zeigten an der Basis gegenüber der Insertionsstelle der Braktee eine rinnenförmige Einschnürung, die auch anatomisch gekennzeichnet war. Bis dahin war der Zentralzylinder des Stengels gleichmäßig weit und von dort zog er in kegelförmiger Verjüngung in das Phyllokladium hinein. Die sklerenchymatischen Zellen des mechanischen Gewebes, die sich sonst in die Längsachse stellen, sind an dieser Stelle quergestreckt und der Rinne zugekehrt. Über die Entwicklungsgeschichte wissen wir heute noch nichts.

Hinsichtlich *Danaë* sei noch erwähnt, daß die Behauptung Daněks, die Xyleme aller Bündel sind der morphologischen Oberseite des Phyllokladiums und hiemit zugleich der Achse zugewendet, die Phloëme von der Achse abgewendet, unrichtig ist; selbst wenn Daněk als Ultramorphologe sich auf den Standpunkt stellt, auch auf die Orientierung der Gefäßbündel zur Fixierung der morphologischen Ober- und Unterseite zu verzichten und immer die Seite als morphologische Oberseite anzusprechen, die jeweils der Achse zugewendet ist, enthält seine Mitteilung einen Fehler. Im Gegensatz zu *Semele* ist bei *Danaë* die dem Stengel zugekehrte, wenn auch schwach verdrehte Seite unter allen Umständen die morphologische Unterseite, die abgekehrte, der das Hadrom der Gefäßbündel zugewendet ist, die morphologische Oberseite. Die Angaben Szafer's¹⁾ sind nur richtig, wenn er unter Ober- und Unterseite die morphologischen meint, die hier von den physiologischen kopiert werden. An der morphologischen Oberseite, also am Phyllokladium

¹⁾ Die von Szafer gezeichnete Fig. 8 ist mindestens ungünstig, als an der Oberseite die Stomata sehr selten auftraten. Ich konnte noch so viele „Blätter“ unter Berücksichtigung ihrer Lage zum Stengel untersuchen, immer war das Hadrom nach unten gekehrt, während die Stomata vorzugsweise oben entwickelt waren.

unten treten die Stomata in sehr geringen Mengen auf, während an der Unterseite, also oben, der Spaltöffnungsapparat normal gebaut ist. Es liegt die deutliche Tendenz vor, den Bau eines typischen Blattes zu kopieren. Es ist allerdings nicht ganz verständlich, warum hier die Begriffe „morphologisch“ und „physiologisch“ übereinstimmen. Denn in der Mehrzahl der Fälle konnten wir bei Blättern und blattartig entwickelten Caulomen, falls die morphologische Oberseite nach unten gerichtet war, sehen, daß die morphologische Unterseite sich zur physiologischen Oberseite umbildete, was im Bau des Assimilations- und Durchlüftungssystemes zum Ausdruck kam. Da Szafer zwischen morphologischer und physiologischer Oberseite nicht scharf unterscheidet, kann ich aus seinen Angaben nicht klug werden — oder sollten verschiedene Pflanzen ein verschiedenes Verhalten zeigen? In die Ursachen dieser eigentümlichen Erscheinung Einblick zu nehmen, ist äußerst schwer. Vielleicht spielt der Umstand, daß die Phyllokladien meist aufrecht stehen, daß sie sich in der Jugend dem Stengel anschmiegen und sich zum Teile gegenseitig decken, eine Rolle in dem Sinne, daß die Außen-, also Oberseite stärkere Transpirationsverluste erleidet und auch dem Lichte mehr ausgesetzt ist. Die weiteren Details über Gefäßbündelverlauf und die Bedeutung der reduzierten Stomata sollen im Anschlusse an die Besprechung der Verhältnisse von *Ruscus* und *Semele* gebracht werden, weil ich der Ansicht bin, daß *Danaë* keinen einfachen, primären, sondern vielmehr einen abgeleiteten Typus darstellt, den wir erst nach dem Einblick in die Verhältnisse von *Ruscus* und *Semele* verstehen können.

Ruscus.

Auf pag. 396 ff. sagt Daněk, daß sich beim sterilen wie beim fertilen Phyllokladium von *Ruscus hypoglossum* der zunächst einheitliche Zylinder in drei Zylinder zerlegt, von denen der mittlere am kräftigsten ist, daß ferner hin und wieder dem Rande zu noch zwei sehr schwache, mit ihren Gefäßbündeln gleichartig orientierte Zylinderchen auftreten; daß sich diese Zylinder gleichmäßig in einzelne selbständige Gefäßbündel spalten, welche durchwegs annähernd eine bilaterale Orientierung ihrer Komponenten aufweisen. „An den Rändern des sterilen, sowie auch des blütentragenden Phyllokladiums finden wir aber auch Gefäßbündel, welche von der auf der Fläche des Organes vertikalen Lage abweichen.“ „Es verhält sich also die obere Hälfte des Phyllokladiums von *R. hypoglossum* in dieser Hinsicht ebenso wie die Blattspreite des Phyllokladiums von *Danaë racemosa* und *Semele androgyna*. Die einzelnen Abweichungen äußern 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.“ Für *Danaë* ist diese Feststellung unrichtig; und meinte Daněk also, daß das Xylem bei *R. hypoglossum* an der (morphologischen?) Unterseite sei? p. 362 übernimmt Daněk eine Mitteilung von Reinke¹⁾, wonach im

¹⁾ Reinke, „Die Assimilationsorgane der Asparageen“, 1897.

unteren Teile des Phyllokladiums, im charakteristischen Mittelnerv, ein Zentralzylinder aufträte, während ein Schnitt oberhalb der Braktee bzw. des Blütenstandes nur einfache Gefäßbündel ergebe, deren Phloëm der morphologischen Unterseite, deren Xylem der Oberseite des Kladodiums zugekehrt sei. Daněk folgerte aus diesen Angaben Reinke's: „Der obere Teil des Phyllokladiums stellt sich also im Durchschnitte ebenso wie ein Blatt dar. Die etwa in der Mitte des Organes aufwachsende Braktee hat nach Reinke dieselbe anatomische Struktur wie der obere Teil des Phyllokladiums, sie ist demnach in dieser anatomischen Hinsicht mit ihm gleichwertig.“ Diesbezüglich verweise ich abermals auf Fig. 12, *e* und *f*, meiner „Vergl. Anatomie...“, die diese Verhältnisse für das fertile Phyllokladium von *Ruscus hypoglossum* darstellt. Ein Blick auf diese Bilder lehrt, daß der Mittelnerv im oberen Teile des Phyllokladiums als Zentralzylinder erhalten bleibt und spitzwärts zieht, während im Hochblatte vom ersten Augenblicke an, wo sich dasselbe vom gemeinsamen Bündelkomplexe losmacht, die wenigen Bündel des Mittelnervs nicht im Kreise, sondern wie in den Blättern von *Smilax* nebeneinander liegen, so daß ein großes Bündel von zwei kleinen, aber gleich orientierten begleitet wird.

Daněk behauptet, daß sich die obere Hälfte eines sterilen Phyllokladiums genau so verhalte, wie ein Blatt. An anderer Stelle weist er darauf hin, daß bei sterilen Phyllokladien von *Ruscus aculeatus* ein Mittelnerv aufträte, etwa von der Stärke wie an den blütentragenden Phyllokladien unter der Blüte, und daß dieser Mittelnerv zuweilen plötzlich aufhöre, bzw. in einen dünnen Nerv sich fortsetze. Diese Tatsache in Verbindung mit einem einmal beobachteten eigentümlichen Verlauf von Gefäßbündeln, von dem „Ende des Mittelnervens“ angefaßt, veranlassen ihn, alles innerhalb dieser „charakteristischen Nerven“ für ein echtes Blatt zu erklären. Sehen wir zu, was die Anatomie terminaler steriler Blätter von *Ruscus aculeatus* hierzu sagt. Das besagte Phyllokladium, das in Abb. 2 dargestellt ist, zeichnet sich überdies durch besonders starke Flügelbildungen aus, so daß sich die Flügel über die



Abb. 2.

Ansatzstelle des vorletzten Phyllokladiums fortsetzen, was den Anschein erweckt, als würde das ältere Phyllokladium auf dem jüngeren entspringen. Auf succedanen Querschnitten (Abb. 3, *a-i*) ergibt sich zunächst ein seitlich komprimierter Zylinder von Bündeln, die nach Maßgabe der Abflachung des ganzen Sprosses allmählich aus dem Verbande heraustreten und selbständig in der Phyllokladiumfläche verlaufen. Verfolgen wir zunächst das Verhalten des Mittelnervs, der als Zentralzylinder unser Interesse vor allen Dingen in Anspruch nehmen muß. Die Orientierung der Bündel innerhalb desselben wies zunächst wenig Regelmäßigkeit auf, eines der größten war schräg zur Längsachse des Phyllokladiums gestellt. Je weiter der Spitze zu, umso mehr Bündel treten aus dem Zylinder aus, bzw. bleiben, immer kleiner werdend, schließlich ganz zurück oder verschmelzen mit anderen, ihnen gleich oder ähnlich gelagerten. Schließlich bestand der Zentralzylinder bloß

mehr aus drei Bündeln, von denen das stärkste etwa um 50° zur Vertikalen des Flachssprosses verdreht war, während die anderen bedeutend schwächeren ihr Hadrom diesem zuekehrten. Schließlich blieben nach-

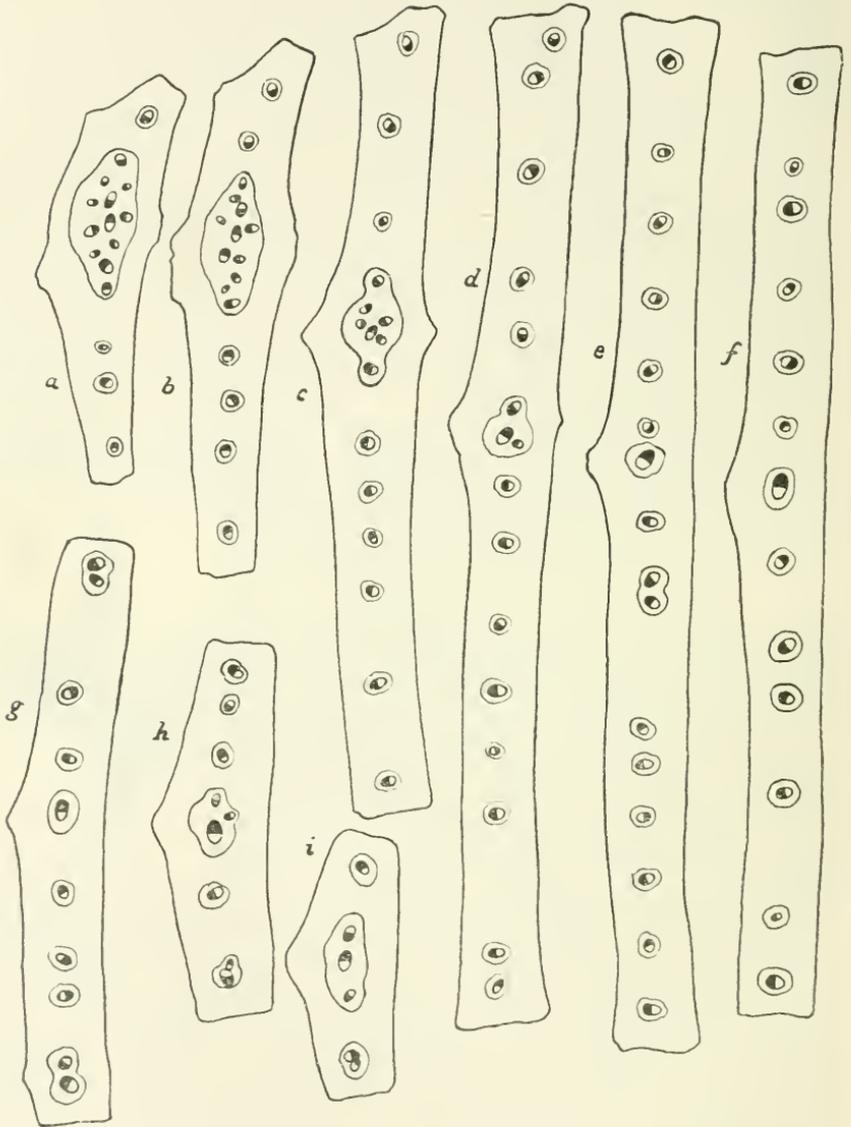


Abb. 3.

einander auch die beiden kleinen Bündel zurück und der Mittelnerv war einbündelig. Die Lage dieses einen Bündels war allmählich aus der normalen in die zur Fläche parallele übergegangen. Die Auflösung des

Zentralzylinders, bzw. sein Übergang in einen einbündeligen Nerv ist ein allmählicher, die Annahme Daněks von einem plötzlichen Übergange durch diese Beobachtung endgültig widerlegt. Von größtem Interesse sind nun die übrigen Nerven, die Einzelbündel repräsentieren und eine bestimmte Orientierung nirgends erkennen lassen. Die ersten aus dem Verbände heraustretenden Gefäßbündel (Abb. 3) sind ungefähr parallel zur Fläche mit ihren Symmetrieebenen orientiert. Die weiter austretenden zeigen nun die größte Mannigfaltigkeit: Während (*c*) die eine Seite ein Vorwiegen des Hadroms auf der linken Seite aufweist, sind auf der anderen Seite, die übrigens schmaler ist, nur ein Bündel nach links, die anderen nach rechts orientiert. Das interessanteste ist aber, daß schließlich auch auf der zuerst betrachteten Hälfte Schwankungen auftreten und ein Teil der Bündel die linke, ein anderer die rechte als Oberseite anzusprechen berechnen würde. Ja, es zeigt sich sogar, daß einzelne Bündel im Weiterverlaufe durchaus nicht konstant sind. Es treten vielmehr Drehungen auf, die eine einheitliche Orientierung absolut unmöglich machen. Diese Tatsache ist vom Standpunkte der Caulomnatur vollkommen verständlich. Das terminale Phyllokladium hat trotz seiner Flächenbildung noch am ehesten Gelegenheit, seinen Caulomcharakter in allen Phasen der Entwicklung zu bewahren, und seine Gefäßbündel zeigen weiter nichts als eine Auseinanderlegung des Zylinders in seine Bündelemente unter annähernder Beibehaltung der ursprünglichen, unregelmäßigen Orientierung. Von Blattartigkeit oder -ähnlichkeit ist hier keine Rede. Die Hoffnung, daß von dem Augenblicke an, wo der Mittelnerv einbündelig wird, wenigstens wenige Bündel in seiner Nähe eine konstante, eben dem Blattbau entsprechende Orientierung aufweisen würden, erfüllt sich ebenfalls nicht. Links und rechts sind die Bilder verschieden, nach oben und nach unten orientierte Bündel wechseln miteinander ab, die dem Mittelnerv zunächststehenden sind ebenso inkonstant wie die fernerliegenden, mit anderen Worten: Das ganze Phyllokladium ist auch im oberen Teile ein vollkommen einheitliches Gebilde, ein echtes Caulom. Und wollte man dagegen einwenden: es wäre möglich, daß die von Daněk theoretisch geforderte Blattpartie hier vielleicht auf den Mittelnerv selbst reduziert ist, so verbietet die Betrachtung des Mittelnervs eine solche Annahme sofort. Wo gibt es echte Blätter, deren Mittelnerv nicht senkrecht zur Blattfläche orientiert wäre, so daß seine Symmetrieebene nicht zugleich eine solche für das ganze Blatt wäre? Diese Beobachtung hat uns gelehrt, wie vorsichtig man mit der Aufstellung neuer Theorien bloß auf Grund makroskopischer Betrachtungen sein muß! Gegen die Spitze zu wird der Mittelnerv wieder mehrbündelig, die Orientierung der Gefäßbündel ist dieselbe wie unmittelbar vor Auflösung des Zentralzylinders. Die Orientierung des Mittelnervs läßt vermuten, daß die Ebene, in welcher ein terminales Phyllokladium sich entwickelt, nicht a priori gegeben ist.

Nach diesen Darlegungen genügt wohl der Hinweis darauf, daß auch *Ruscus hypophyllum* und *hypoglossum* in den sterilen Phyllokladien ebenso eine allmähliche Auflösung des Zentralzylinders aufweisen und so die Auffassung Daněks widerlegen. In Abb. 4 (Fig. 2 und 3) habe ich

für die beiden Arten den Nervenverlauf in sterilen Phyllokladien skizzenhaft wiedergegeben. In keinem Falle konnte auch makroskopisch eine Andeutung jener hypothetisch geforderten Grenze zwischen Caulom und Phyllo gefunden werden. Bei *R. hypoglossum* habe ich an sterilen Phyllokladien gesehen, daß der Mittelnerv bis $\frac{3}{4}$ der ganzen Länge als Zentralzylinder bestand, so daß von dem etwa 8 cm langen Phyllokladium nur die letzten zwei Zentimeter einen einbündeligen Mittelnerv aufwiesen. Der Übergang war, wie überall, ein allmählicher.

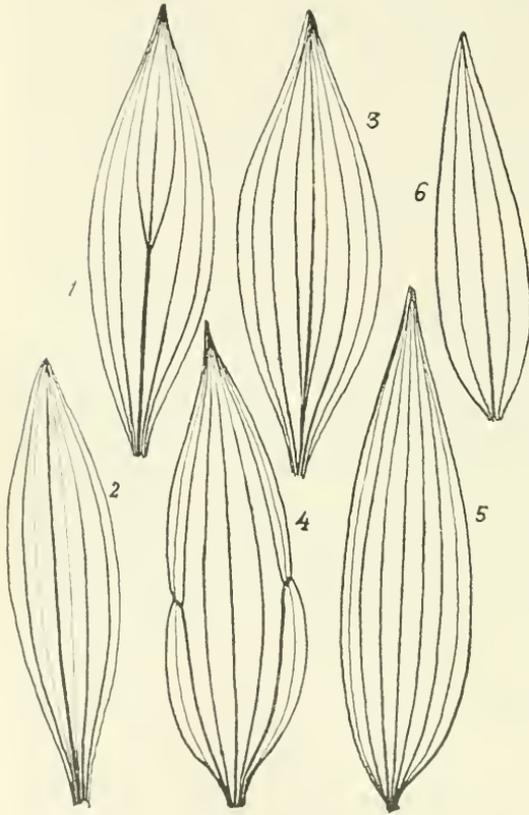


Abb. 4.

1 fertiles, 2 steriles (terminales) Phyllokladium v. *R. hypophyllum*, 3 steriles (terminales) v. *R. hypoglossum*, 4 fertiles, 5 steriles von *Semele androgyna*, 6 Phyllokladium von *Danaë Laurus*.

Daněks Behauptung, daß sich an den blütentragenden Phyllokladien von *Ruscus hypoglossum* die zwei seitlichen Zylinder sehr bald in einfache parallele Bündel auflösen, so daß unterhalb der Hälfte, manchmal auch im Drittel des ganzen Phyllokladiums häufig nur der mittlere Zylinder erhalten ist, möchte ich dahin korrigieren, daß nach meinen Untersuchungen an *R. hypoglossum* und *hypophyllum* die beiden seitlichen Zylinder, wengleich arm an Bündeln, doch noch ein gutes Stück über die Ansatzstelle des Hochblattes hinaus als solche erhalten bleiben und sich erst dann allmählich auflösen. Was oben über das Verhalten des Mittelnervs in der oberen Phyllokladienhälfte von *Ruscus hypoglossum* gesagt wurde, sei hier für alle drei *Ruscus*-Arten verallgemeinert. In die obere Hälfte der fertilen Phyllokladien aller drei *Ruscus*-Arten tritt der Mittelnerv als Zentralzylinder ein. Ergänzend zu den in meiner „Vergleichenden Anatomie“

festgelegten Verhältnissen sei hier in Abb. 5 auf *Ruscus aculeatus* Bezug genommen. eine Pflanze, die alle diese Verhältnisse undeutlicher zeigt und deshalb für uns von besonderer Wichtigkeit ist.

Hier geht der Mittelnerv ebenso allmählich vom Zylinder in einen einbündeligen Nerv über, wie wir das bei *hypoglossum* gesehen haben; bei allen drei Arten bleibt er als Zentralzylinder etwa über die Hälfte

des oberen Phyllokladienteiles erhalten, ein Faktum, das die Annahme der Blattnatur von vornherein ausschließt.

Daněk sagt weiter: „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 die ‚Achse‘ nur bis zum Blütenstande reicht.“ Dazu möchte ich bemerken, daß, wie ich zum Beispiel bei *Ruscus hypophyllum* gesehen habe, die Zone, in welcher sich die Gefäßbündel des Mittel-

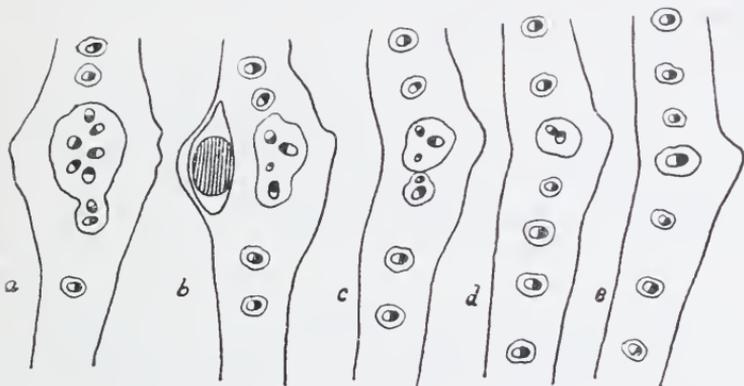


Abb. 5.

nervs von den Bündeln der Blütenachse trennen, zwei nebeneinander liegende, hinsichtlich Zahl und Stärke der Bündel vollkommen gleichwertige Stereomzylinder aufweist, von einer Unterordnung des Mittelnervs unter die Blütenachse also gar keine Rede ist. Seine Elemente gehen vielmehr direkt in die obere Phyllokladienpartie über. Überdies beweist ein solches Experiment Daněks gar nichts; ferner fehlt eine nachträgliche anatomische Feststellung, ob der ganze Zylinder herausgerissen wurde, oder nicht vielleicht, wie mir wahrscheinlich scheint, eine Spaltung derselben stattgefunden hat. Auf Grund solcher und ähnlicher Argumentationen kommt Daněk zur Überzeugung von der Doppelnatur der *Ruscus*-Phyllokladien. Sein Satz: „... während bei den Formen mit den großen Brakteen, wie nach den Nerven geschlossen werden kann, auch eine große Anzahl von Gefäßbündeln vorhanden ist“, ist für seine Arbeitsmethode bezeichnend. Welchen Wert ein solches „Schließen“ für die wissenschaftliche Erforschung so wichtiger Probleme hat, bedarf wohl keiner Diskussion. Erwähnen möchte ich noch, daß nicht selten auch die stärkeren Seitennerven, die von der Ansatzstelle des Hochblattes

entspringen, Zylindernatur aufweisen, was man auf ungefähr ein Viertel ihrer Länge verfolgen kann.

Wenn daher Daněk resumierend als Untersuchungsergebnis der Anatomie von *Ruscus* behauptet, daß sich der Teil, der sich auf Grund der morphologischen Fakten als Phyllo-*lom* behauptet hat, auch in anatomischer Hinsicht wie ein Blatt verhält, daß die Stützbraktee in anatomischer Hinsicht der vergrößerten, von Achsenflügeln gesäumten Braktee gleicht, so stelle ich dem das Verhalten des Mittelnervs im oberen Teile des Phyllokladiums, den einfachen Nervenbau im Hochblatte, ferner die Tatsache entgegen, daß bei *Ruscus hypoglossum* sich die „beiden Brakteen“ Daněks hinsichtlich ihrer Orientierung zur „gemeinsamen Achse“ gerade entgegengesetzt verhalten, was ihre Homologisierung und mit-*hin* den Versuch, an blütentragenden Phyllokladien bestimmte Teile als Blätter anzusprechen ausschließt und nur verständlich ist, wenn wir das ganze Phyllokladium als einheitliches Caulom auffassen.

Was Daněks Auslegung der sterilen Phyllokladien von *Ruscus* anbelangt, von denen er behauptet, daß sie im wesentlichen dasselbe seien, wie die stets steril bleibenden von *Danaë* und die sterilen von *Semele androgyna*: daß es in den unteren Stengel- und Seitenästenpartien axilläre Brachyblaste (Kurztriebe) und terminale bei den den Stengel und die Seitenzweige abschließenden Phyllokladien seien, daß diese Kurztriebe ein einziges Blatt trügen, das sich in seine Fortsetzung stelle, und daß hier nur darin eine Komplikation vorliege, daß die flügelartigen Äste des Phyllokladiums mit dem terminalen Blatte zusammenfließen, so sei auf das Unwahrscheinliche vom morphologischen Standpunkte, ferner auf das Untersuchungsergebnis terminaler Phyllokladien von *Ruscus aculeatus* hingewiesen; schließlich auf den vollständig allmählichen Übergang des Zentralzylinders in einen einbündeligen Nerv, lauter Momente, die die Auffassung Daněks zur Unmöglichkeit stempeln. Inwieweit die Zitierung von *Danaë* und *Semele* auf falscher Vorstellung beruht, werde ich in den beiden nächsten Kapiteln erörtern.

Die von Bernátsky mitgeteilten Beobachtungen über das Auftreten von Spaltöffnungen am Phyllokladienrande, über die Orientierung der dem Rande naheliegenden Bündel war zur Bekämpfung der Auffassung Velenovskýs notwendig, da aus seiner Arbeit von jenen Spezifizierungen, die Daněk bringt, absolut nichts zu erkennen war.

Infolgedessen muß der Schlußsatz: „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“, zunächst für *Ruscus* zurückgewiesen werden, denn hätte Daněk, wie er in seinen einleitenden Sätzen zum Kapitel „Resultate der ana-

tomischen Untersuchung“ in Aussicht stellt, die anatomischen Verhältnisse tatsächlich dem sorgfältigsten Studium unterzogen, dann hätte er zu einem wesentlich anderen Urteile kommen und sich überzeugen müssen, daß die *Ruscus-Phyllokladien* nur als einheitliche Caulome erklärt werden können.

(Fortsetzung folgt.)

Adnotationes lichenographicae.

Von Julius Steiner (Wien).

II.¹⁾

10. *Arthopyrenia Carintiaca* Stnr.

Planta mere aquatilis, a speciebus consimilibus p. p. forma et colore thalli, p. p. sporis minoribus, p. p. paraphysibus diversa.

Thallus pertenuis, vel contracte et saepe confluentem maculiformis vel late expansus, pallide vel rufule argillaceus, continue obducens et laevis, serius in part. adult. circa apothecia paullo rimosus, in forma *dispersa* autem nusquam distincte emergens, late expansus, superficiem saxi ceraceo denitens.

Stratum corticale h. i. distinctius adest ad 9—12 μ crassum et extus fuscensens sed saepe indistinctum manet. Gonidia contentu dilute colorata, succedaneae septata (Pleurococcea) sed nucleo nullo, hic inde, ubi thallus melius evolutus, subperpendiculariter seriata, 11—16 (18) μ lt., orbicularia v. elliptica. Increbre gonidia chroolepea, angustiosa, 11—15 μ lata et seriata instrata sunt.

Apothecia ubique crebre dispersa, orbicularia ad 0·25 mm lt., subglobose emergentia et subimpressa sedentia, in parte basali h. i. thallo obducta, ceterum atra, opaca v. subnitentia, madef. h. i. in fuscum v. sanguineo-fuscum vergentia, tandem poro simplici, ad 25 μ lt. (s. micr. visa) pertusa.

Involucrum nigrofuscum, ca 50—70 μ crassum, excipulum tenue sordidum usque ad basin adpresso circumdat ibique fere abrupte in chlamydem sordide fusculam, basi excipuli adpressam transit. Paraphyses tenues, parum supra 1 μ lt., laxae, simplices v. saepius divaricate ramosae, ascis longiores. Ascis ca. 40—50 μ lg. et 11—14 μ lt., potius elongate elliptici quam clavati (infra tamen attenuati), membrana apicalis, et in parte superiore etiam lateralis, incrassata. Sporae octonae v. pauciores, irregulariter biseriales, incolores, ellipticae v. cuneatae, in medio non constrictae, 1-septatae, cellulis aequalibus vel cellula angustiore etiam brevior, 9—12 (13) μ lg. et 4·5—6 μ lt. J ope contentus tantum ascorum et paraphysium lutescit. Pycnides frustra quaesitae.

F. *dispersa* Stnr.

Thallus late expansus sed rare h. i. spurie emergens, ceterum superficiem saxi ceraceae laevigans. Apothecia crebre dispersa, h. i. magis gregatim vel 2—paucis arctius congesta.

¹⁾ Vergl. diese Zeitschrift, LXI. Jahrg., 1911, S. 177—183 und 223—225.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [063](#)

Autor(en)/Author(s): Zweigelt Fritz

Artikel/Article: [Was sind die Phyllokladien der Asparageen? 313-335](#)