

Wenn Hayek außerdem, daß er den Grundgedanken meiner, über 60 Seiten entwickelten pflanzengeographischen Auseinandersetzungen gänzlich falsch auffaßte, sich auch in den Details auffallende Irrtümer zu schulden kommen läßt: z. B. *Rindera umbellata* für eine der südrussischen Steppen angehörende, östliche Pflanze hält, oder von trockenem diluvialem Schotter und Sande „nach dem Zurückweichen des Pliocänmeeres“ spricht etc., so wird man es begreifen, daß ich es lebhaft bedauere, daß er sich zur Abfassung dieses Referates bestimmt fühlte, welches die Leser dieser Zeitschrift geradezu irreführte.

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.)

(Schluß.¹⁾)

Semele.

Fassen wir vorerst zusammen, was Daněk über das Phyllokladium sagt: Daněk betont vor allem das Vorhandensein eines kurzen Stieles, mit welchem die Phyllokladien den Stengeln aufsitzen und verweist auf die Analogie mit *Danaë*. „Die Verschmälerung, durch welche das Phyllokladium aufsitzt, ist abgeplattet und äußerlich im ganzen vollständig dem gliedförmigen Brachyblast des Phyllokladiums von *Danaë* ähnlich. Auch im Querschnitte sind die anatomischen Verhältnisse der basalen Partien der Phyllokladien bei den beiden Gattungen gleich . . . Je höher hinauf, desto mehr verflacht sich der Zentralzylinder der Gefäßbündel, und in dem ganzen, stielartig verschmälerten Teile des Phyllokladiums tritt zugleich eine Verbreiterung desselben in transversaler Richtung ein. In einer bestimmten Höhe erfolgt aber eine so plötzliche Erweiterung des Phyllokladiums, daß es in ein laubartiges Gebilde übergeht. Die ursprünglich in einem zusammenhängenden Zylinder orientierten Gefäßbündel verteilen und zerlegen sich gleichmäßig in der ganzen Breite des Phyllokladiums und verlaufen parallel seiner ganzen Länge nach. Es handelt sich hier also um den theoretisch aus der Analogie der Gattung *Ruscus* vorausgesetzten Übergang des axillaren Kurztriebes in ein flaches, terminales Blatt.“ Im Widerspruch hiezu gesteht Daněk weiter unten, daß der Übergang des stielartig verschmälerten Unterteiles des Phyllokladiums von *Semele androgyna* in eine breite Blattspreite nicht so genau charakterisiert sei, wie bei der Gattung *Danaë*. „Dieser Übergang ist ein ganz allmählicher, und wenn die Gattung *Danaë* nicht existierte, so müßten wir die Phyllokladien von *Semele androgyna* für anatomisch homogene Gebilde halten.“ Ganz unerwartet heißt es weiter unten: „Durch Vergleichung

¹⁾ Vgl. Nr. 8/9, S. 313—335.

mit den anatomischen Verhältnissen bei den Phyllokladien von *Danaë racemosa* gelangen wir aber zu der Erkenntnis, daß in den anatomischen Strukturen der Phyllokladien beider Gattungen eine auffallende Analogie herrscht. Der untere, stielartig verschmälerte Teil des sterilen Phyllokladiums von *Semele androgyna* ist ganz homolog und auch anatomisch gleich mit dem selbständigen Gliede, mit welchem das Phyllokladium von *Danaë racemosa* dem Stengel aufsitzt.... Dasselbe gilt auch von der blattartigen Fortsetzung des Phyllokladiums bei beiden genannten Gattungen. Beide Elemente, nämlich der axillare Brachyblast und das einzelne terminale Blatt, schließen sich hier zu einem einzigen, dem Anscheine nach einfachen Organe zusammen. Die Verteilung des Zentralzylinders der Gefäßbündel in der gelenkartig verschmälerten unteren Partie des Phyllokladiums der Gattung *Semele* in einzelne, parallel verlaufende Gefäßbündel in der blattartig erweiterten Spreite des Phyllokladiums erfolgt in einem unbedeutenden Längsteile ($\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$ der ganzen Länge des Phyllokladiums).“ Daněk hält also das sterile Phyllokladium für ein echtes Blatt, das terminal einen Kurztrieb abschließt, ohne uns freilich in die Anatomie Einblick nehmen zu lassen und ohne irgendwelche Angaben über das blütentragende Phyllokladium zu machen. Weiter wirft Daněk die Frage auf: „Warum sind die echten Stengelblätter von *Semele androgyna* verschwunden, wenn sie durch Organe, die mit ihnen bis auf die kleinsten anatomischen Details übereinstimmen, ersetzt worden sind, durch Organe, deren Entstehen durch Abplattung der axillären kleinen Zweige erfolgte? Dieser Vorgang wäre ja doch für die Existenz der Pflanze absolut zwecklos, etwa so, wie wenn z. B. die Laubblätter auf der Eiche durch ein anderes, ganz übereinstimmendes, infolge des Abplattens der Zweige entstandenes Gebilde ersetzt werden sollten. Schon dieser Grund spricht dafür, daß die sterilen Phyllokladien auf den Stengeln der Gattung *Semele* echte Blätter sind....“ Hier versagt der Gedankengang und die Beweisführung Daněks vollkommen. Es ist ihm nicht gelungen, auch nur ein treffendes Moment für die Blattnatur anzuführen, und schließlich flüchtet er zu völlig vagen Vermutungen und meint, daß deshalb, weil wir nicht imstande sind, in die Zweckmäßigkeit solcher Umbildungen Einblick zu nehmen, daß deshalb die Assimilationsorgane echte Blätter sein müssen. Zu dem Satze: „Und da es die wissenschaftliche Methode verlangt, daß bei der Beweisführung mit den einfacheren und leichteren Beweismitteln begonnen und dann erst zu den komplizierteren und schwereren gegriffen werde, so halten wir unseren Vorgang für berechtigt“ [nämlich von *Danaë* auszugehen und danach die beiden anderen Gattungen zu erklären], möchte ich nur bemerken, daß es solche Regeln nirgends gibt und daß in vielen Fällen gerade die einfacheren Bilder schwerer zu durchschauen und zu erklären sind, als die komplizierten, da ja doch die Begriffe „einfach“ und „ursprünglich“ nicht identisch sind. Ich verweise auf die vergleichende Anatomie der Laubblätter von *Ophiopogon*, *Dracaena* und *Sansevieria* und die dort gefundene Tatsache, daß das einfachste Blatt (*Ophiopogon*) ohne die Kenntnis der komplizierteren in seinem Bau phylogenetisch unverständlich wäre, daß also das kompliziertere den Schlüssel zum Verständnis des einfachen bot. Ein gleiches gilt auch für *Danaë*, eine im Vergleiche zu *Ruscus* und *Semele* stark abgeleitete Form.

In meiner „Vergleichenden Anatomie...“ habe ich mit Rücksicht auf den Umfang des Stoffes nicht mit der wünschenswerten Genauigkeit und Gründlichkeit auf das Studium der Phyllokladien eingehen können und werde nun sowohl für die fertilen als auch für die sterilen Phyllokladien eine genaue Darstellung des Verlaufes und der Zusammensetzung der „Blattnerven“ geben. Die Untersuchung steriler und fertiler Phyllokladien zeigt zunächst eine auffallende Übereinstimmung in der Beschaffenheit der Nerven. Für die fertilen Phyllokladien ist es schon durch Reinke, l. c., bekannt geworden, daß die zu den einzelnen randständigen Blütenpunkten verlaufenden Nerven besonders kräftig sind und genau so wie der Mittelnerv des *Ruscus*-Phyllokladiums einen aus fünf und mehr Bündeln zusammengesetzten Zentralzylinder aufweisen. Die kleinen Gefäßbündel, die zwischen diesen Nerven und dem äußersten Rande verlaufen, zeigen keine definitive Orientierung, einzelne kehren das Hadrom einander zu, andere liegen ganz schräg im Mesocaul, was als Stütze für die Caulomnatur und interessante Parallelerscheinung zu *Ruscus* erwähnt sein mag. Alles übrige, namentlich die Zergliederung des Zentralzylinders der Basis, ist bisher noch nicht eingehend untersucht worden oder hat man es doch versäumt, die Bilder morphologisch und phylogenetisch richtig zu erklären. Verfolgen wir den Gefäßbündelverlauf in einem sterilen Phyllokladium (Abb. 6 und 7). Das

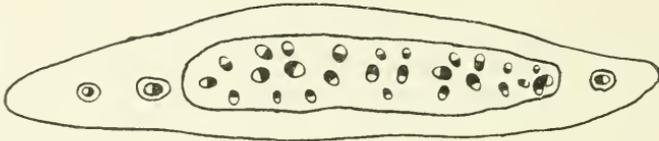


Abb. 6.

Phyllokladium läßt einen allmählichen Übergang vom Stengel zum Flachsproß erkennen. Die Abplattung des Zentralzylinders ist der bei *Danaë* ungemein ähnlich. Auf die äußerst wichtige Gruppierung der Gefäß-

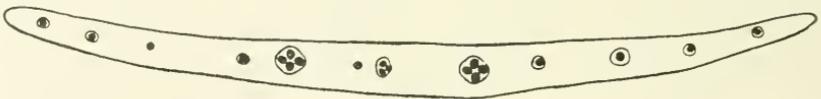


Abb. 7.

bündel innerhalb derselben kommen wir im Kapitel „Phylogenetische Betrachtungen“ zurück. Das Wesentliche für die Erforschung der morphologischen Natur liegt in der weiteren Auflösung des Zentralzylinders. Während die meisten Bündel einzeln verlaufen, treten in denjenigen Nerven, die schon makroskopisch stärker sind und, ohne den „Blatt“-rand zu erreichen, wie „Blattnerven“ spitzwärts laufen, die Bündel nicht einzeln, sondern zu dreien, vieren oder fünfem vereinigt als Zentralzylinder auf. Diese Erscheinung ist vollständig homolog der Auflösungs- methode bei *Ruscus hypoglossum* und *hypophyllum*, wo ebenfalls zunächst fünf, später nur mehr drei solcher Zylinder im Querschnitte zu beob-

achten waren¹⁾. In Abb. 7 sind die Gefäßbündel ohne Rücksicht auf ihre Orientierung zum Flachsprosse schwarz gehalten, die schwarzen Konturen um dieselben deuten das mechanische Gewebe an. Diese Bilder sind nicht etwa auf die unterste Partie beschränkt, wie Daněk meint, die Zylinderchen lassen sich vielmehr bis zum ersten Drittel, ja bis zur Hälfte des sterilen Phyllokladiums verfolgen und die Reduktionserscheinungen sind genau so allmählich, wie wir sie beim Übergange des mehr- in den einbündeligen Mittelnerven von *Ruscus* kennen gelernt haben. In dem Augenblicke, wo genau so wie bei *Ruscus* die Auflösung in eine bestimmte Anzahl von Zylinderchen erfolgt, ist die Homologisierung der terminalen sterilen Phyllokladien von *Ruscus* und *Semele* Naturnotwendigkeit, die Blattnatur der Phyllokladien von *Semele* also ein zweitesmal widerlegt. Es mag wohl sein, daß Daněk bei seinen Orientierungsschnitten durch die oberen Partien bereits einfache Nerven vorfand und so zur Vermutung kommen mußte, es mit Blättern zu tun zu haben. Serienschritte hätten ihm jedoch dieselben Bilder geben müssen, die ich hier ausführlich besprochen habe. Die Rückbildungen in den Zylinderchen sind allgemein die, daß zunächst das dem größten Bündel opponierte verschwindet, während zwei kleine seitliche das große noch eine Strecke begleiten und dann nacheinander zurückbleiben.

Und was sagen die blütentragenden Phyllokladien? Die Querschnittsbilder sind mit den eben beschriebenen der sterilen vollkommen gleich. Auch hier erfolgt zunächst eine Auflösung in einzelne Zylinder, von denen die seitlichen, da sie Blüten tragen, am stärksten entwickelt sind (Abb. 8). Aber auch hier sind die mittleren Zentral-

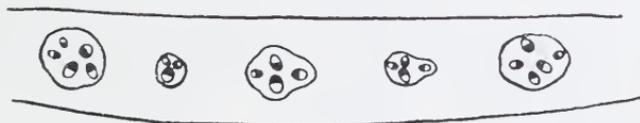


Abb. 8.

zylinder vorhanden und zeigen in Verlauf und Gruppierung dasselbe Bild, das wir bei den sterilen Phyllokladien kennen gelernt haben. Untersuchen wir die Stelle, wo nach dem Rande ein stärkerer Nerv abzweigt und Träger des Blütenbüschels wird, mit Bezug auf den Zusammenhang des starken Nerven mit seiner Fortsetzung nach oben, so ergibt sich die für uns theoretisch äußerst wichtige Tatsache, daß diese Fortsetzung, selbst wenn sie keine Blüten bildet, ebenfalls einen typischen Zentralzylinder darstellt, der allmählich sich in einen einbündeligen Nerv auflöst. Dieser Nerv ist es, der die direkte Fortsetzung des Randnerven repräsentiert, während das kurze Verbindungsstück zwischen Randnerven und Blütenpunkt eine Abzweigung darstellt. Hiefür spricht auch die Tatsache, daß sehr häufig auch makroskopisch der Verbindungs-

¹⁾ Genauere Details und diesbezügliche Abbildungen im Kapitel „Phylogenetische Betrachtungen“.

unter scharfem Knie vom Randnerven abzweigt und so äußerlich das innere Verhalten andeutet. Mithin besteht zwischen sterilen und fertilen Phyllokladien überhaupt kein wesentlicher Unterschied. Die Entwicklung zeigt nur graduelle Abstufungen, und daß die Randnerven am blütentragenden Phyllokladium stärker sind als am sterilen, fällt unter dieselbe Beurteilung wie bei *Ruscus*. Nach diesen Erwägungen, die uns im letzten Kapitel noch beschäftigen werden, ist der Satz Velenovskýs: „Jede Infloreszenz von *Semele* mit ihren Zipfeln und Brakteen ist gleich einem blühenden Phyllokladium von *Ruscus* und alle diese Phyllokladien sind in der Fläche zusammengewachsen“, als eine vollständige Verkennung der Tatsachen abzulehnen, tatsächlich sind die beiden Gebilde einander gleichwertig und bezieht sich der Unterschied lediglich auf die Auswahl bestimmter Zentralzylinder, welche im einzelnen Falle zur Blütenbildung herangezogen werden.

Wenn Velenovský und Daněk zwischen fertilen und sterilen Phyllokladien so scharf unterscheiden, bloß deshalb, weil der äußere Anblick eine Verschiedenheit der Nervatur vortäuscht, so müssen die beiden Forscher konsequenterweise auch die blütentragenden Phyllokladien nach der Zahl der Randpunkte, an denen Blüten entstehen, in verschiedene Gruppen teilen, und vor allem müßte jener Fall eine gesonderte Besprechung erfahren, in dem, was in der Natur häufig zu beobachten ist, ein Phyllokladium nur auf einer Seite Blüten trägt (Abb. 9). Da Velenovský und Daněk auf dem Standpunkte stehen, daß die blütentragenden Phyllokladien echte Caulome, die sterilen echte Phyllome sind, so hätten wir hier den kuriosen Fall verwirklicht, daß die linke Hälfte Caulom, die rechte Phyllo wäre, wohl das Sonderbarste, was bis heute über die Natur der Phyllokladien geäußert wurde, eine Annahme aber, die sich aus der Auffassung der beiden Prager Forscher naturnotwendig ergibt. Weiters vermisste ich in Velenovskýs Abhandlung eine genauere Deutung der Phyllokladienspitze, also jenes Flächenteiles, der sich vom letzten Blütenbüschel bis zur Spitze erstreckt, denn in seiner Theorie wird nur von der unmittelbaren Umgebung der Randblüten gesprochen. Sollte auch hier wieder die Blattnatur Platz greifen? Zu so verworrenen Ansichten führt

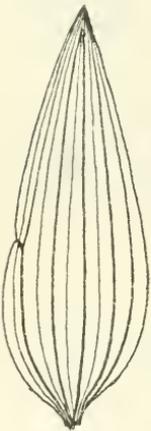


Abb. 9. Halbsteriles Phyllokladium von *Semele androgyna*.

eben die Verwertung des subjektiven Empfindens über den Wert der einzelnen Nerven. Deutlicher als irgendwo anders haben wir hier gesehen, daß die Anatomie, und zwar nicht etwa die feinere Untersuchung, sondern lediglich die Betrachtung der Bündelgruppierung, also, wenn wir wollen, eine exaktere Morphologie über die Natur der *Semele*-Phyllokladien entschieden hat.

Die Zahl der Randpunkte, an denen sich Blütenbüschel ausbilden, das Ausbleiben derselben auf der einen, das Auftreten eines solchen auf der anderen Seite des Phyllokladiums, alle diese Variationen sind nichts anderes als das Resultat der Wachstums- und Entwicklungsenergie im Individuum. In dem Augenblicke, wo sich eine Pflanze für immer

oder für eine bestimmte Vegetationsperiode mit der Entwicklung von Fortpflanzungsorganen gewissermaßen erschöpft hat, hat sie auch ihr vegetatives Wachstum eingestellt und wird, in unserem Falle am Phyllokladium, das bei höherer Entwicklungsenergie, also sagen wir, vielleicht in besseren Klimaten, noch zahlreiche Blüten zu tragen berufen gewesen wäre, aus sich selbst heraus auf die Bildung solcher verzichteten und damit zugleich alle jene Anlagen sistieren, die darauf hingezielt hätten. In äußerster Konsequenz des von Daněk betonten Gegensatzes zwischen sterilen und fertilen Phyllokladien müßte man schließlich so weit kommen, zu behaupten, daß verschiedene Individuen einer Pflanze, deren Blüten z. B. in Trauben stehen, schon deshalb verschieden zu bewerten seien, weil in dem einen Falle vielleicht fünf, in einem anderen etwa acht Blüten in der Traube auftreten. Und genau so wie hier die Entwicklungsenergie ein Ziel zu setzen vermochte und die Traube, die theoretisch unendlich viele Blüten hervorbringen könnte, in einem bestimmten Stadium zum Stillstand brachte, müssen wir auch die *Semele*-Phyllokladien bewerten, bei denen die sterilen und fertilen einander vollkommen gleichwertig sind. Der Unterschied ist nicht essentieller, sondern lediglich gradueller Natur, von Blattnatur ist in beiden Fällen keine Rede.

Danaë.

Danaë ist für Daněk der Ausgangspunkt und die Stütze seiner Phyllothorie geworden. Er untersuchte vor allen Dingen den Basalteil und verfolgte auf Querschnitten in gewissen Distanzen das Verhalten der Gefäßbündel. Er setzte theoretisch eine Grenze voraus zwischen Kurztrieb und Blatt und sagt: „Führen wir einen Schnitt dicht oberhalb der Stelle, wo die Blattspreite dem Gliede aufsitzt; der Verlauf der Gefäßbündel an dieser Stelle ist von dem, den wir am Gliede bemerkt haben, ganz verschieden. Von dem verflachten, charakteristischen, einheitlichen Zentralzylinder der Gefäßbündel ist gar keine Spur mehr. Alle Gefäßbündel, die diese Partie durchziehen, sind selbständig“. Diese Angaben sind, weil unvollständig, nicht ganz richtig. Nur Mikrotomschnitte können über das Verhalten der einzelnen Bündel Aufklärung geben. Über die weiteren Details des Zylinderbaues siehe das letzte Kapitel. Über die Auflösung des gemeinsamen Stereoms hat schon Szafer sehr ausführlich geschrieben und gezeigt, daß dieselbe erst erfolgt, wenn die Bündel in einer einzigen Ebene liegen und daß dann jedes Bündel seine eigene mechanische Scheide behält. Die ungleichmäßige Auflösung des Stereoms in den beiden Randpartien führt Szafer auf die verschiedene mechanische Inanspruchnahme der beiden Hälften des Basalteiles des Phyllokladiums zurück. Weiter sagt Daněk: „Es ist interessant, daß sich das ganze Phyllokladium samt dem Gliede niemals abreißen läßt, sondern daß die flache Blattspreite sich von dem Gliede, und zwar genau an der Stelle, welche durch einen dunkelgrünen Streifen gekennzeichnet ist, selbständig trennt. Auf diese Weise gewinnen wir die absolute Sicherheit, wo sich das Glied, welches am Stengel übrig bleibt, und wo sich die flache Blattspreite des Phyllokladiums befindet“. Ferner erfolgt nach Daněk auf derselben Stelle,

also an der Grenze zwischen Glied und Spreite, die Abtrennung beim Abfallen der Phyllokladien. „Die alten, trocken gewordenen Phyllokladien fallen nämlich bei ganz schwacher Berührung an der Stelle, die wir eben angedeutet haben, ab. Das ist ein sehr wichtiger Umstand, denn er liefert den besten Beweis dafür, daß das Phyllokladium von *Danaë* kein homogenes Gebilde vorstellt.“ Mit der Deutung der Zusammensetzung des Phyllokladiums aus Kurztrieb und terminalem Laubblatte stimmen nach Daněk alle anatomischen Merkmale überein. Hiezu möchte ich fragen, ob die Abtrennungszone notwendig die Grenze zwischen zwei morphologisch verschiedenwertigen Organen darstellen muß? Das Aufhören des mechanischen Zylinders und in Verbindung damit die hier geringste Breite des Organs machen es sehr wahrscheinlich, daß beim Abreißen gerade hier die Trennung einsetzen wird. Ich habe diese Zerreißungsversuche wiederholt und gesehen, daß durchaus nicht immer die Trennung an dieser Grenze stattfindet; in einem Viertel aller Fälle habe ich konstatieren können, daß eher die „Blattspreite“ in Stücke ging und unter zehn Malen war dreimal das ganze Phyllokladium mitsamt der Ansatzstelle losgerissen worden. Dieses Verhalten zeigt einmal, daß auch andere Trennungsflächen auftreten, und dann läßt es erkennen, daß wir durch Zerreißungsversuche allein keineswegs die Doppelnatur der Phyllokladien für bewiesen halten dürfen. Überdies wäre die Frage näher zu untersuchen, ob nicht auch das „Abfallen der Blätter“ ein Kriterium ist, das auch die Phyllokladien anstreben. Auch bei *Myrsiphyllum* lassen sich die Phyllokladien verhältnismäßig leicht von der Ansatzstelle loszureißen, und doch zweifelt niemand an der Caulomnatur dieser Assimilationsorgane. Und wenn Daněk behauptet, daß mit der morphologischen Deutung auch alle anatomischen Merkmale übereinstimmen, so erinnere ich ihn vor allem an die von Szafer so ausführlich behandelten und von mir nachgeprüften Reduktionserscheinungen im Spaltöffnungsapparat der morphologischen Oberseite. Mit vollem Nachdrucke weist Szafer darauf hin, daß wir es hier mit einem der wichtigsten Kriterien zu tun haben. Wer das Buch von Porsch über den „Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie“ kennt, wird sich der Überzeugung nicht verschließen dürfen, daß solche Rückbildungen für phylogenetische Studien von ungeahnter Bedeutung sind. Mit Recht sagt Szafer: „Da dieses Verhalten des Spaltöffnungsapparates einen der wichtigsten Beweise für die Caulomnatur des Phyllokladiums von *Danaë* und zugleich einen nicht unwichtigen Beitrag zur Geschichte der Rückbildung des Spaltöffnungsapparates überhaupt bildet, so . . .“. Das sind Momente, an denen wir nicht stumm vorübergehen dürfen und die die Beweisführung Daněks schwer erschüttern. Dazu kommt noch als Parallelerscheinung der anatomische Bau der Schuppenblätter, in deren Achseln die Phyllokladien entspringen, und die als die Stätten ehemalig lebhafter Assimilationstätigkeit gelten müssen. Einmal fällt die große Zahl der Spaltöffnungen ins Auge und zweitens die Tatsache, daß sie teilweise rückgebildet sind, sei es, daß sie auf einem frühen Stadium der Entwicklung stehen geblieben, sei es, daß sie nachträglich außer Funktion gesetzt sind. Auch *Danaë* läßt erkennen, daß einmal in der phylogenetischen Entwicklung jener gewaltige Umbildungsprozeß eingesetzt hat, demzufolge die primären Blätter außer

Dienst gestellt und durch andere blattartige Organe ersetzt wurden. Diesen Tatsachen kann sich kein ernst denkender Forscher verschließen, sie müssen ihm vielmehr die Grundlage für weitere Schlüsse werden. *Danaë* und, wie ich an rudimentären Spaltöffnungen sehen konnte, auch *Semele* zeigen uns den Weg, auf welchem die Blattnatur angestrebt wird, und die ehemaligen Laubblätter zu Rudimenten herabgedrückt werden. Dazu kommt, wie Szafer zeigen konnte, daß solche Erscheinungen den grundständigen Laubblättern fehlen. Alle Stomata der damit schwächer ausgebildeten Oberseite sind funktionstüchtig, ein Faktum, das in Verbindung mit der scharfen Gliederung der Laubblätter in Blattspreite und Blattstiel, mit der scheidigen Ansatzstelle des Blattstieles an der Achse und der dütenförmigen Zusammenrollung im jungen Zustande die morphologische Verschiedenwertigkeit der Laubblätter und der Phyllokladien von *Danaë* zur Genüge illustriert. Über die Ursache des Auftretens von Phyllokladien wissen wir selbstverständlich nichts; der von Bernátsky aufgestellte Wechsel des monopodialen mit dem sympodialen Aufbau als Ursache des Verschwindens der ursprünglichen Laubblätter ist lediglich eine plausible Hypothese. Als wichtiges Caulomerkmal mag die zuweilen zu beobachtende Schrägorientierung einzelner Gefäßbündel gelten. Alles in allem erwogen, müssen wir auch in den Phyllokladien von *Danaë* echte Caulome erblicken.

Asparagus.

Die Phyllokladien von *Asparagus* (*Euasparagus*), die ich in meiner „Vergleichenden Anatomie...“ ausführlich beschrieben habe, sind durchwegs sehr einfach gebaut. Der Zentralzylinder geht direkt in das Phyllokladium über. Die Zahl der den einzigen Nerv zusammensetzenden Bündel, die stets mit dem Hadrom einander zugekehrt sind, schwankt zwischen vier und eins; die Vereinfachung des zunächst stets mehrbündeligen Zylinders geht ganz in derselben Weise vor sich, wie wir sie an den einzelnen Zentralzylindern von *Ruscus* und *Semele* kennen gelernt haben. Die Blattnatur ist, vom Assimilationsgewebe abgesehen, hier am schwächsten ausgeprägt. Und selbst in den Fällen, wo eine deutliche Abflachung stattfindet (*A. Sprengeri*), ist die Zahl der Nerven nicht vermehrt; ein einziger vierbündeliger Mittelnerv durchzieht das Kladodium. Ein direkter Vergleich mit den komplizierten Phyllokladien von *Ruscus* und *Semele* ist hier nicht möglich, das ganze Phyllokladium entspricht einem einzigen Zentralzylinder, deren zahlreiche, dort nach Art einer Verbänderung zu einem einheitlichen Organ verschmolzen sind. Ein Vergleich mit den morphologisch gleichwertigen Blütenstielen gibt keine Anhaltspunkte; anatomisch stimmen die letzteren mit typischen Stengeln überein.

Myrsiphyllum.

Von *Asparagus* total verschieden sind die Assimilationsorgane von *Myrsiphyllum*. Während dort der primitivste Typus vorlag, ist hier die weitestgehende Blattähnlichkeit realisiert. Wie bei *Danaë* ist auch hier

der stielartige Ansatzteil sehr deutlich abgehoben und geht unvermittelt in die vielnervige, breite Spreite des Flachssprosses über. Auf Querschnitten durch die Ansatzstelle (Abb. 10) zeigt sich, daß die Gefäßbündel, zu einem unregelmäßigen Komplex vereinigt, aus dem Stengel heraustreten. Während aber *Danaë* den Zylinder sehr deutlich zeigt und alle Übergangsstadien zur Flächenentwicklung erkennen läßt, liegt hier die Mehrzahl der Bündel in einer Ebene; nur einige entgegengesetzt orientierte sind denselben vorgelagert. Das ist der letzte Rest eines Zentralzylinders. Die Gruppe löst sich rasch auf und alle Bündel ziehen, in einer Ebene angeordnet, in den Flachsproß, mit ihren Symmetrieebenen um so mehr gegen die Fläche geneigt, je näher sie dem Rande zu liegen kommen. Das Interessanteste aber ist die Tatsache, daß es viele Phyllokladien gibt, deren Bündel bereits in einer Ebene angeordnet, den Verband mit dem Stengel verlassen und außer der schrägen Orientierung vom ehemaligen Zentralzylinder gar nichts mehr erkennen lassen. Hätten wir an derselben Pflanze nicht Flachssprosse, an denen

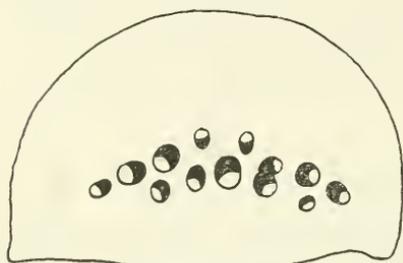


Abb. 10.

einen stark abgeleiteten Typus dar und hat sich von *Asparagus* schon sehr früh abgespalten.

sichere Kriterium der Caulomnatur verwischt. Dazu kommt eine scharfe physiologische Differenzierung: Die Spaltöffnungen sind streng auf die eine Seite beschränkt, während sie der physiologischen Oberseite (= morphologische Unterseite) vollkommen fehlen; die morphologische Unterseite zeigt ein typisches Assimilationsgewebe, wie es schöner bei Blättern kaum in die Erscheinung tritt. Jedenfalls stellt *Myrsiphyllum*

Phylogenetische Betrachtungen.

Die Phyllokladien der Asparageen sind schon lange Gegenstand lebhafter Kontroverse; und bis heute betrachtete man es als eine sonderbare Erscheinung, daß in einem Falle die Blüten auf der Fläche, in einem anderen am Rande des Flachssprosses stehen, eine Tatsache, die durch keine intermediäre Form überbrückt und verständlich wird. Die Auffassungen hierüber sind sehr heterogen, wie wir gesehen haben, und besonders erwähne ich die Ansicht Velenovskýs, daß das *Semele*-Phyllokladium ein sehr kompliziertes Gebilde sei und so vielen *Ruscus*-Phyllokladien entspreche, als Blütenpunkte am Rande auftreten; seine vor Jahren aufgestellte Hypothese ist bis heute nicht ernstlich widerlegt worden und auch ich habe es in meiner ersten Publikation versäumt, der Frage näherzutreten. Im Kapitel „Anatomie“ haben wir aber gesehen, daß die Phyllokladien von *Ruscus* und *Semele* tatsächlich im wesentlichen übereinstimmen und in beiden Fällen derselbe Grundtypus realisiert ist. Die Abb. 6, 7, 8 sind bezogen auf fertile und sterile Sprosse von *Semele*, die nebenstehenden Abbildungen 11 und 12 auf

das Phyllokladium von *Ruscus hypoglossum* und *Ruscus hypophyllum*. In beiden Fällen liegen fertile Flachsprosse vor. Das Auflösungsergebnis des Zentralzylinders an der Basis des Phyllokladiums von *Semele* waren fünf einzelne, verschieden starke Zylinder, die im Sterilen schwächer, im Fertilen stärker ausgebildet waren. Unter ihnen sind die beiden seitlichen am stärksten, an Bündelzahl steht ihnen der mittlere nach, während die zwischenliegenden bloß zwei- und dreibündelig waren und sich im weiteren Verlaufe am frühesten auflösten.

Bei den beiden *Ruscus*-Arten ist das Auflösungsergebnis des Zylinders ebenfalls die Fünffzahl getrennt verlaufender Zylinder. (Abb. 12.) Von diesen fünf Zylindern sind die beiden seitlichen meist nur zweibündelig, also am schwächsten, die beiden sich mittenwärts anschließenden bedeutend stärker und bis zwei Drittel der ganzen Phyllokladiumlänge als solche erhalten, der mittlere am stärksten, aus zahlreichen Gefäßbündeln zusammengesetzt, und besonders dort sehr mächtig, wo er Blüten zu tragen berufen ist. Fragen wir uns nun nach der Bedeutung der Zylinder bei *Semele* und *Ruscus*. Die stärksten Randzylinder von *Semele* sind funktionell dasselbe, was der Mittelnerv für *Ruscus* bedeutet.

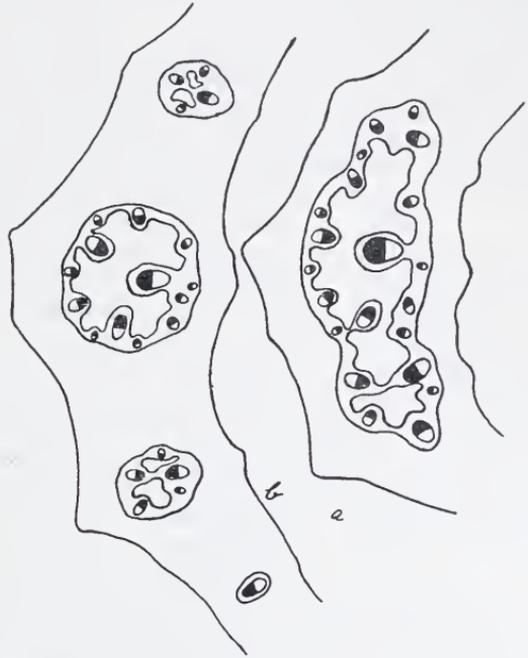


Abb. 11.

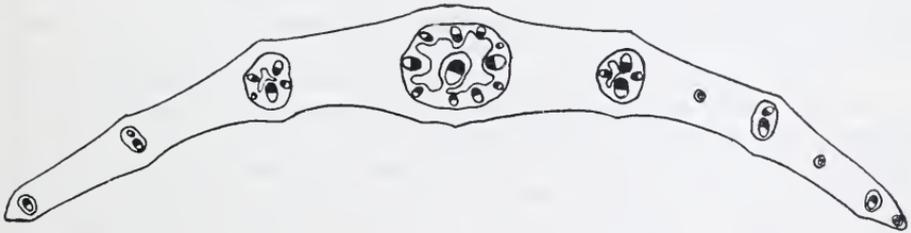


Abb. 12.

Und die übrigen? Die spielen an den Phyllokladien der Gegenwart normalerweise keine Rolle mehr, sie sind vielmehr die Schlüssel zu phylogenetischen Betrachtungen. Wir müssen annehmen, daß es als Vorfahren von *Ruscus* und *Semele* Pflanzen gegeben hat, deren Phyllokladien alle fünf Zylinder gleichmäßig stark

ausgebildet hatten und von denen wahrscheinlich jeder in seinem Verlaufe Blüten zu tragen hatte. (Abb. 13.) Eine solche theoretisch anzunehmende Urpflanze muß sonach Phyllokladien besessen haben, die nicht nur auf der Fläche, sondern auch am Rande mit Blüten besetzt waren. Um uns die Vorstellung über das vermutliche Aussehen solcher Urphyllokladien zu erleichtern, müssen wir von folgenden Voraussetzungen ausgehen: 1. Jeder der fünf Zentralzylinder, die durch Verzweigung eines einheitlichen Kauloms hervorgegangen sind und nach Art einer Fasziation in einem einheitlichen Flachsproß verbunden bleiben, mag zur Bildung von Blütenbüschel befähigt gewesen sein. 2. Da die Ausbreitung der Zentralzylinder vorzugsweise in einer Ebene erfolgt, muß

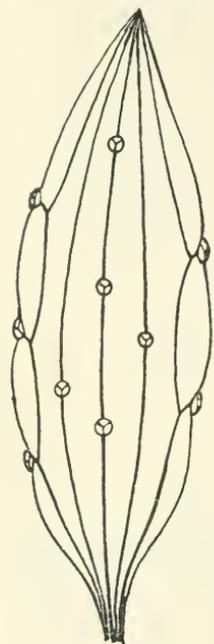


Abb. 13. Hypothetisches Urphyllokladium.

die Anheftung der Blütenbüschel eine verschiedene sein, je nachdem der Nerv nahe dem Rande oder von demselben entfernt verläuft. 3. Weder bei *Semele* noch bei *Ruscus* traten Blüten an der Phyllokladienspitze auf. Verläuft ein Nerv am Rande, so sendet er in bestimmten Intervallen kurze Zweige dem äußersten Rande zu, wo sich die Blütenbüschel entwickeln. Verläuft der Nerv vom Rande fern, so ist die Bildung kurzer Seitennerven überflüssig, die Blüten stehen unmittelbar auf der Fläche des Phyllokladiums. Dieses Verhalten möchte ich für das ursprünglichere halten und die Bildung von Verbindungsnerven und die Verwachsung der Phyllokladiumränder mit denselben für eine sekundäre Erscheinung erklären. Es ist wahrscheinlich anzunehmen, daß 1. nicht nur die Mittel- und die Randnerven, sondern auch die dazwischenlaufenden stärkeren Nerven einst zur Blütenbildung herangezogen worden sein mögen und daß 2. der Mittelnerv ursprünglich wahrscheinlich in mehreren, übereinanderliegenden Punkten Blüten entwickelte. Daß auch bei *Semele* der Mittelnerv Blüten tragen kann, zeigt eine von Velenovský abgebildete und auch von mir nachher des öfteren beobachtete Abnormität eines Phyllokladiums, das an der Spitze geteilt war und in der Einbuchtung sitzende Blüten trug.

Weiter glaube ich, daß bei der Entwicklung flächenständiger Blüten die Beschränkung derselben auf die Ober- oder Unterseite (*Ruscus*-Arten) eine sekundäre Erscheinung darstellt. Wir müssen vielmehr annehmen, daß ursprünglich beide Seiten gleichzeitig und gleichmäßig mit Blüten besetzt waren und hierauf wirkt die in Brünn gefundene Abnormität ein besonders grelles Licht, an welcher an der Ober- und Unterseite Blüten zur Entwicklung kamen. Ich glaube auch, daß zwischen Rand- und Flächenblüten kein wesentlicher Unterschied besteht, denn die Möglichkeit der Entwicklung mehrerer Flächen wurde schon bei den Abnormitäten ausführlich besprochen und es ist sehr leicht möglich, daß unter Umständen bei Flügel- und Kielbildungen auch die Flächenblüten den Charakter von Randblüten bekommen. Ein wertvolles Bindeglied zwischen *Ruscus* und *Semele* bilden die von Engler in seinen

„natürlichen Pflanzenfamilien“ mitgeteilten Fälle, wo bei *Semele* die Blüten auf der Fläche auftreten.

Vom Urphyllokladium haben sich die heute lebenden Formen nach zwei Richtungen abgespalten, bei der einen Form blieben die Randblüten, bei der anderen die Flächenblüten erhalten; nach der einen Seite entstand *Semele*, nach der anderen *Ruscus*. Das sagen uns diejenigen Zentralzylinder, die heute nur mehr als Vererbungsmerkmale mitgeführt werden, als Blütenträger aber jede Bedeutung verloren haben. Nunmehr ist uns auch die verschiedene Stärke der einzelnen Zylinder verständlich; die Bündelzylinder, die heute noch Blüten tragen, haben ihre ehemalige Stärke beibehalten, die anderen dagegen sind rudimentär geworden, jedoch als solche noch heute erkennbar.

Gewiß ist es kein Zufall, daß von den drei funktionslosen Zylindern im *Semele*-Phyllokladium der mittlere relativ am stärksten ist; an von der Spitze her gespaltenen Phyllokladien, die in der Einbuchtung Blüten trugen, war er so stark entwickelt, wie etwa am fertilen *Ruscus*-Phyllokladium. Allerdings war die Zahl der Zylinder in diesem auffallend breiten Phyllokladium auf sieben vermehrt, gleichwohl mußte man den Mittelnerv mit Rücksicht auf den einheitlichen Ursprung des ganzen Gebildes mit dem der schwächeren nicht gespaltenen identifizieren. Ebenso sind bei *Ruscus* die seitlichen Zylinder schwächer geblieben und Aufgabe der Zukunft wird es sein, beim Suchen nach Abnormitäten vor allem zu achten, ob nicht statt des Mittelnerfs andere Nerven als Blütenträger herangezogen werden.

Ruscus aculeatus weicht von diesen äußerst durchsichtigen Bildern am meisten ab. Die Bildung seitlicher Zylinder ist unterblieben, nur der Mittelnerv ist als solcher erhalten, alle übrigen sind gewissermaßen schon vor der Auflösung des gemeinsamen Stereoms in Einzelbündel zerlegt worden, die nun die zahlreichen Nerven des Phyllokladiums repräsentieren. (Vergl. Abb. 3 a—d.) *Ruscus aculeatus* stellt also einen abgeleiteten Typus dar und dokumentiert eine geringere Verwandtschaft zu *R. hypoglossum* und *hypophyllum*, welche beide Arten einander sehr nahe stehen. Diese Tatsache steht kaum in Widerspruch damit, daß die Rückbildungserscheinungen im Spaltöffnungsapparat an den rudimentären Laubblättern und an den Rhizomen *Ruscus aculeatus* als die jüngste Form erkennen lassen, während *R. hypoglossum* älter, *R. hypophyllum* das älteste Glied der ganzen Reihe darstellt.

Und an *Ruscus aculeatus* schließt sich für unsere Betrachtung *Danaë* an, jene Pflanze, die Daněk als Ausgangsobjekt wählte und für welche er die Blattnatur der Assimilationsorgane für bewiesen hielt. Daß dieser Vorgang unrichtig war, wurde schon im Kapitel „Anatomie“ gezeigt und wird hier noch vom phylogenetischen Standpunkte beleuchtet werden.

Durchschneiden wir (Abb. 14) die Basis des Phyllokladiums, so haben wir zunächst allerdings den Eindruck, als wären die Gefäßbündel genau so wie in einem Stengel orientiert. Genauer betrachtet zeigt sich, daß durchaus nicht alle Gefäßbündel, die für den monokotylen Stengel charakteristische Orientierung aufweisen und nicht mit ihren Symmetrieebenen in den Radius der betreffenden Stelle einstellen; solche

Abweichungen, die ich in Stengeln von *Danaë* nirgends gefunden habe, zeigt zum Beispiel das mit *d* bezeichnete Bündel in Abb. 15; es gruppiert sich mit den beiden benachbarten zu einem Spezialzylinder zusammen, und wenn wir schärfer zusehen, ist auch die mit *e* bezeichnete Stelle ein Zentrum von Sondergruppierungen; also untrüglich letzte Reste jener Zylinderbildungen, die wir als Ausgangspunkt für den phylogenetischen Vergleich der Gattungen *Ruscus* und *Semele* verwendet haben. Auch in den Abb. 6 (für *Semele*) und 11a (für *Ruscus*) sind in dem noch einheitlichen Zylinder jene Sondergruppierungen sehr deutlich durchgeführt und während sie dort erhalten bleiben und in dem Zentralzylinder ihren weiteren Ausdruck finden, spielen sie bei *Danaë* keine Rolle mehr. Wohl läßt der Querschnitt durch den Zentralzylinder (Abb. 15) vor Auflösung des gemeinsamen Stereoms einige der Zylindergruppierung zuwiderlaufende Bündel (*a* und *b*)

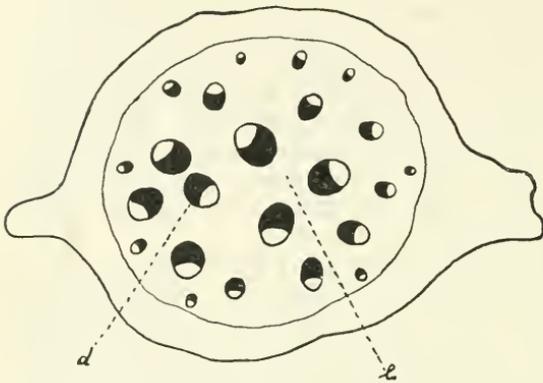


Abb. 14.

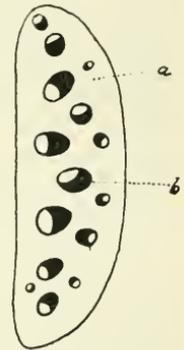
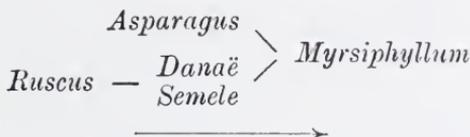


Abb. 15.

erkennen, sie stellen sich jedoch schließlich in die definitive Orientierung oder werden rückgebildet und die letzten Reste jenes phylogenetisch so ungemein wichtigen Kriteriums sind damit verschwunden.

Danaë schließt sich also noch am ehesten an *Ruscus aculeatus* an, hat aber durch die Ausbildung der Anlage von wahrscheinlich zwei Zentralzylinderchen unverkennbare Beziehungen zu den anderen *Ruscus*-Arten und zu *Semele*, wiewohl letztere Tatsache auch im Spaltöffnungsapparat eine weitere Stütze erfährt. Es ist wohl möglich, daß die Verfahren von *Danaë*, wie die Zylinderreste erkennen lassen, ebenfalls blütenträgende Phyllokladien besessen haben, daß diese jedoch schon sehr früh steril geworden sind, sei es daß die Abzweigung der Blütenachsen stengelabwärts rückte, sei es daß das Phyllokladium seine Flächenbildung auf eine kurze Strecke beschränkte. Nicht uninteressant ist ein Vergleich in der Entwicklung des Spaltöffnungsapparates an den Phyllokladien der drei Gattungen. Alle drei *Ruscus*-Arten tragen in annähernd gleicher Verteilung die Spaltöffnungen an der Ober- und Unterseite, Rückbildungen sind keine wahrnehmbar. *Danaë* zeigt schon viel mehr und viel stärkere Veränderungen und auch bei

Semele sind die Stomata an der Oberseite nur mehr sehr spärlich nachweisbar. So sehr *Semele* im Bündelbau die ursprünglichen Verhältnisse bewahrt hat, hat der Spaltöffnungsapparat viel rascher den Weg zum „Blattbau“ zurückgelegt, als *Ruscus* und in dieser Hinsicht sogar *Danaë* überholt. Nichtsdestoweniger dürfen wir diese Verhältnisse nicht phylogenetisch verwerten, sondern in ihnen nur Parallelerscheinungen erblicken. In diesem Sinne war auch das Schema gemeint, das ich in meiner „Vergleichenden Anatomie...“ über den „Blattbau“ der Phyllokladien aufgestellt habe:



(Der Pfeil bedeutet die Richtung, in der die Blattnatur am ehestens erreicht wurde.)

Auch Szafer erblickte in *Danaë* keinen ursprünglichen, sondern einen abgeleiteten Typus:

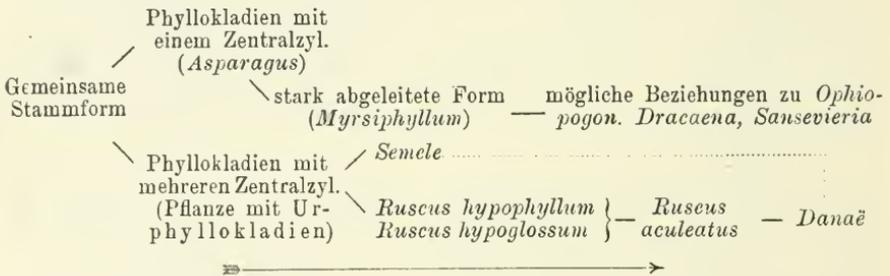
„Es erscheint also die Annahme berechtigt, daß bei den xerophytisch stärker gebauten Phyllokladien der Gattung *Ruscus* gerade deshalb weil sie xerophytisch mehr in Anspruch genommen werden, der zentrale Bau der Gefäßbündel samt dem gemeinsamen Stereomgewebe, und viele andere, den zentral gebauten Organen eigenartige Charaktere erhalten geblieben sind, während sie im *Danaë*-Phyllokladium eine Veränderung erfahren haben, die dieses Organ dem „Blatttypus“ so auffallend annähern.“

Völlig verschieden und schwer verständlich sind die Phyllokladien von *Asparagus* und *Myrsiphyllum*. Jedenfalls ist es interessant, daß einem Doppelwickel nicht bloß Blüten, sondern auch Kladodien angehören. Engler bildet zwei Schemen hiefür ab, aus denen ersichtlich ist, daß in jedem Wickel der Primansproß mit einer Blüte abschließt, während die weiteren Verzweigungen echte Kladodien darstellen. Nachdem die Anatomie der Blütenstiele gar keine Uebereinstimmung mit den Kladodien erkennen läßt, haben wir kein Recht anzunehmen, daß einmal alle Kladodien mit Blüten abgeschlossen hätten, sondern müssen an der wohl schon sehr früh eingetretenen Differenzierung festhalten. Da auch *Myrsiphyllum* morphologisch und, wengleich stark verwischt, auch anatomisch in den Phyllokladien Kaulome erkennen läßt, müssen wir sie denen von *Asparagus* an die Seite stellen.

Nicht verschweigen will ich eine Tatsache, die höchst merkwürdig ist und vielleicht später einmal Licht zu verbreiten berufen sein wird: Die eigenartige Gruppierung der Gefäßbündel im Kladodium von *Myrsiphyllum*, vor allem die schräge Orientierung derselben und das Auftreten einiger opponierter Bündel erinnert auffallend stark an die Querschnittsbilder aus den Blättern von *Dracaena*, *Sansevieria* und *Ophiopogon*. Auf Grund dieses höchst charakteristischen Verhaltens bin ich in meiner „Vergleichenden Anatomie“ für die systematische Zusammengehörigkeit dieser drei Gattungen eingetreten und habe ihre Angliede-

rung an die *Dracaenoideae*, wohin bisher nur *Sansevieria* gestellt worden war. *Ophiopogon* und einige weitere Gattungen jedoch nicht, befürwortet. Es mag vielleicht kein Zufall sein, daß die *Dracaenoideae* im System den *Asparagoideae* vorgehen. Wir haben heute gewiß keinen morphologischen Grund, an der Blattnatur der Assimilationsorgane von *Dracaena*, *Ophiopogon* und *Sansevieria* zu zweifeln; wohl aber löst der Vergleich mit *Myrsiphyllum* weitere Erwägungen aus: wir müssen zugeben, daß wir hier auf einem Grenzgebiete stehen, auf dem die Entscheidung über die morphologische Bedeutung der Assimilationsorgane äußerst schwer geworden ist. Bei den Phyllokladien der Asparageen haben wir noch die Kaulomnatur nachweisen können, bei *Dracaena*, *Ophiopogon*, *Sansevieria* sind jedoch diese Bildungen schon morphologisch so sehr verwischt, daß wir keine Anhaltspunkte mehr finden, die Assimilationsorgane anders als für Blätter zu erklären, wengleich die vergleichende Anatomie auf eine andere Auffassung hinzuweisen scheint. Auf weitere Erörterungen wollen wir vorläufig verzichten. Jedenfalls ist der Bau der Assimilationsorgane von *Myrsiphyllum* ein wertvoller Anhaltspunkt für die Beziehungen zur vorhergehenden Unterfamilie.

Folgendes Schema soll die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Gattungen der Asparageen veranschaulichen, soweit sich der Nervenbau hatte verwenden lassen.



Verzeichnis der von mir gemachten Angaben zur Systematik und Synonymie der Pilze.

Von Prof. Dr. Franz von Höhnelt (Wien).

(Fortsetzung.¹⁾)

790. *Ophiodothella tarda* (Harkn.) v. H. (XLIV, 941) = *Ophiodothis tarda* Harkn.
791. *Ophiodothella Ulei* (Rehm) v. H. (XLIV, 940) = *Ophiodothis Ulei* Rehm.
792. *Ophiodictyon* Sacc. et Syd. (XLVIII, 418) ist eine Hypocreaceen-Gattung.

¹⁾ Vgl. Nr. 4, S. 167—171, Nr. 6, S. 232—240, Nr. 7, S. 293—302 und Nr. 8/9, S. 374—389.

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 Phylloklaiden der Asparageen? 408-422](#)