

Vorläufige Mitteilung über die organphylogenetischen Zusammenhänge der wichtigsten Grundgestalten bei den Monokoty- ledonen mit spezieller Berücksichtigung der Liliaceen und einigen Bemerkungen zu deren Systematik

Von

J. SCHLITTLER

Oberassistent am Botanischen Garten und Museum der Universität Zürich

Herausgegeben mit Unterstützung der «Georges- und Antoine-Claraz-Schenkung»

Serie Botanik, Nr. 45

Eine beträchtliche Zahl von Monokotyledonen weist ein ästiges, reich verzweigtes Achsensystem auf, an dem die Blätter in mehr oder weniger gleicher Verteilung über alle Achsen vorkommen. Ob die Blätter in alternierend zweizeiliger (disticher) oder in drei- und mehrzeiliger Stellung an den Achsen auftreten ist, im Gesamtrahmen betrachtet, von untergeordneter Bedeutung, jedoch im speziellen für kleinere systematische Einheiten sehr bezeichnend. Monokotyledonen, welche diesem Wuchstypus angehören, treffen wir z. B. in den Familien beziehungsweise Unterfamilien und Gattungen der Commelinaceen (*Tradescantia*, *Zebrina*, *Commelina*), der Liliaceen (Melanthioideen, Asparagoideen, Luzuriagoideen, Smilacoideen), der Stemonaceen, der Dioscoreaceen und andern. Verschiedentlich finden sich unter den Monokotyledonen mit dem verzweigten und gleichmässig beblätterten Achsensystem auch Typen, die unverkennbar vereinzelte dikotyle Merkmale zur Schau tragen. So etwa die Commelinaceen mit den ochrea-artigen Blattbasen, die wir ausser bei *Dianella* unter den Monokotyledonen fast nur wieder bei den im Habitus den Commelinaceen ähnlichen Polygonaceen unter den Dikotyledonen antreffen, dann die Asparagoideen mit den oft auftretenden transversal, ähnlich wie bei den Dikotyledonen gestellten Vorblättern und die Luzuriagoideen mit einer Tendenz zu netznervigen, gestielten, dikotylenähnlichen Blättern, die beispielsweise bei der südamerikanischen Gattung *Philesia* bis zur erikoid aussehenden Blattform entwickelt sind. Weitere Merkmalstendenzen und die geographische Verbreitung der Luzuriagoideen von Australien über Neuseeland bis ins südlichste Südamerika lassen die Vermutung aufkommen, dass sie aus einer weit zurückreichenden gemeinsamen Wurzel mit den dikotyledonen, heute hauptsächlich in Australien verbreiteten Epacridaceen entstanden sind, welche letztere geographisch und morphologisch gesehen somit als ein eventuelles Verbindungs-

glied zu den in Ostasien entwickelten Rhododendreen und Theen in Frage kommen, wenn auch unter den Typen der Gegenwart, wenigstens nach den bis jetzt vorliegenden, wenig eingehenden Untersuchungen, scheinbar nur entfernte Beziehungen bestehen. Die Tatsache, dass bei den Luzuriagoideen die Blüten dreizählig sind, währenddem sie bei den Epacridaceen, Rhododendreen, Vaccinioideen und verwandter Dikotyledonen auf der Vier- und Fünzfahl aufgebaut sind, ist in diesem Zusammenhange ein Merkmal zweiter und dritter Ordnung und stellt nur eine fortschreitende Verarmung aus einem ursprünglich vielgliedrigen Blütentypus heraus dar, wobei dann bald die Zahl zwei, bald die Zahlen drei, vier oder fünf fixiert wurden. Denn die Zahlenreihe zwei, drei, vier und fünf wiederholt sich in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen, z. B. auch bei den den Luzuriagoideen ähnlichen Berberideen, immer wieder, und die überwiegend dreizähligen Monokotyledonen stellen aus dieser Reihe nur insofern einen auffälligen Ausschnitt dar, als bei ihnen parallel mit der Zahl drei in der Blüte auch der parallelnervige monokotyle Blatttypus sich immer mehr ausgeprägt hat. Aber das parallelnervige Monokotyledonenblatt hat sich, wie uns bekannt ist, auch in etlichen sonst dikotyl organisierten Verwandtschaftskreisen ausgebildet oder erhalten, wie bei den Ranales, zu denen ein Teil der Monokotyledonen, nämlich die Helobiae, enge, ein anderer Teil, darunter die Asparagoideen und Luzuriagoideen, nur indirekte Beziehungen über die Berberideen haben, und bei den Caryophyllaceen und den Umbelliferen und ferner bei den Epacridaceen und den Kompositen. Wo das Monokotyledonenblatt in diesen Verwandtschaftskreisen primäre und wo sekundäre Entstehung hat, ist, trotz verschiedener darüber vorliegender Arbeiten, im Zusammenhang erst noch zu prüfen. Andererseits gehört der netznervig dikotyle Blatttypus nicht allein, sondern nur überwiegend den Dikotyledonen an, er tritt aber unter den Monokotyledonen in ähnlicher Weise auch bei den Araceen, Dioscoreaceen, den Luzuriagoideen und den Smilacoideen in Erscheinung.

An die eingangs beschriebene erste und wohl primitive Grundgestalt der Monokotyledonen, oder mit andern Worten gesagt, an diese erste Wuchsform mit reich verzweigtem und gleichmässig beblättertem Achsensystem, wie sie im beigefügten Liliaceenschema durch die Typen von Schelhammera, Geitonoplesium, Eustrephus, Behnia und Luzuriaga wiedergegeben ist, lassen sich zwanglos einige andere anschliessen. Es zeigt sich nämlich, dass erstens die reich verzweigten und gleichmässig beblätterten Achsensysteme sich verkürzen und die Zahl der Seitenachsen abnimmt, wobei gleichzeitig an den einzelnen Achsen eine Raffung der Blätter (beziehungsweise der Internodien) in Erscheinung tritt. Es treten Pflanzen mit Blattschöpfen auf. Wuchstypen dieser Art sind bekannt aus den Gattungen Dianella, Dracaena, Stypanandra, Herreria usw. Die Pflanzen dieser Gattungen treten bald verzweigt, bald in fast oder ganz einachsiger Gestalt auf. Diese Typen lehren, wie aus einem Sproßsystem mit fast gleichartigen Achsen eine Differenzierung in eine vorherrschende, zuerst zickzackförmig hin- und hergebogene, sich kaum von selbst aufrecht haltende Hauptachse mit Seitenästen zustande kommt, im Schema sind das die lianoiden

Typen *Eustrephus* und *Geitonoplesium*. Je nach der Blattstellung bilden sie bei eintretender Raffung der Internodien und Blätter Blattfächer (bei disticher Blattstellung) oder Blattschöpfe (bei tri-, tetra- und pentasticher Blattstellung). Bezeichnend ist nun, dass sich die zu den Blattschöpfen führende Raffung der Blätter, an den sich vereinfachenden und verkürzenden Achsensystemen, in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen der Monokotyledonen wiederholt und zudem die Raffung bei verschiedenen Gattungen verschiedene Zonen der Achse erfasst, so dass die Blattschöpfe in verschiedenen Niveaus stehen, entweder an der Stengel (Stamm-)spitze, wie z. B. bei *Dianella* und Aloë-Arten, bei *Fritillaria imperialis* und *Eucomis*, ferner bei den *Dracaenoideen* mit den Gattungen *Yucca*, *Nolina*, *Dasylyrion*, *Cordyline*, *Dracaena* usw., und in ganz ausgesprochener Weise bei den Palmen, als dem Prototyp der Schopfbäume. Auch in der Gattung *Lilium* kann die Zusammendrängung der Blätter zu Quirlen, als eventuelle Vorstufe zu den Schöpfen, in verschiedenen Niveaus wahrgenommen werden, nur kommt ihr dort in bezug auf die Blütenhülle, als deren Vorläufer die Quirle phylogenetisch aufzufassen sind, noch eine Sonderbedeutung zu, auf die an dieser Stelle nicht näher eingetreten werden soll. Zahlreiche der genannten, Blattschöpfe entwickelnden Pflanzen lassen die Blattschöpfe, gleichgültig, ob sie fächerförmig oder schopfig aussehen, im Laufe ihres Heranwachsens in verschiedenen Niveaus erscheinen. Zum Beispiel kann ein und dieselbe *Dianella*-spezies mit grundständigem oder spitzenständigem Blattfächer auftreten, und auch bei den Palmen und den Palmlilien (*Yucca*) sowie vielen *Dracaenen* verschiebt sich mit dem Alterwerden der Blattschopf allmählich von unten nach oben, vom Grund an die Spitze, indem die tiefern Blätter allmählich absterben. Unter den *Amaryllidaceen* haben wir einen Parallellfall bei der Gattung *Fourcroya* u. a. Pflanzentypen mit dieser Wuchsform können sich, wenn sie immergrün und ohne spezielle unterirdische Reserveorgane sind, wie die Palmen, Palmlilien, die *Dianellen* und *Dracaenen* nur in den caliden Regionen der Erde entwickeln und halten. Dieser Wuchstypus ist in Klimaten mit Kälte und Schnee, wenigstens in der hochstengelnden Form, so gut wie ausgeschlossen.

Zu den beiden Typen mit spitzenständigen und mittelständigen Blattschöpfen, die im Schema durch *Dianella* dargestellt sind, gesellt sich nun ein noch weit häufigerer Typus, das ist derjenige mit grundständigem Blattschopf oder mit grundständigem Blattfächer, im Schema durch *Dianella intermedia* Endl. wiedergegeben, oder mit grundständiger Blattrosette, wovon man dann spricht, wenn die Blätter nicht steil aufstreben, sondern mehr oder weniger horizontal ausgebreitet sind. In dieser Wuchsform tritt uns eine sehr beträchtliche Zahl von Monokotyledonen entgegen. So z. B. die Grosszahl der *Bromeliaceen*, ferner unter den *Liliaceen* die meisten *Asphodeloideen* (*Anthericum*, *Chlorophytum*, *Arthropodium*), dann die meisten *Amaryllidaceen* und viele *Iridaceen* und andere. An diesem dritten Wuchstypus treten etliche in den Monokotyledonen verborgen schlummernde Entwicklungsmöglichkeiten, vor allem die Ausbildung von Reserveorganen nach aussen in Erscheinung, deren Entstehung den Gewächsen dieses Typus bereits erlaubt sich über ein grösseres trockeneres oder

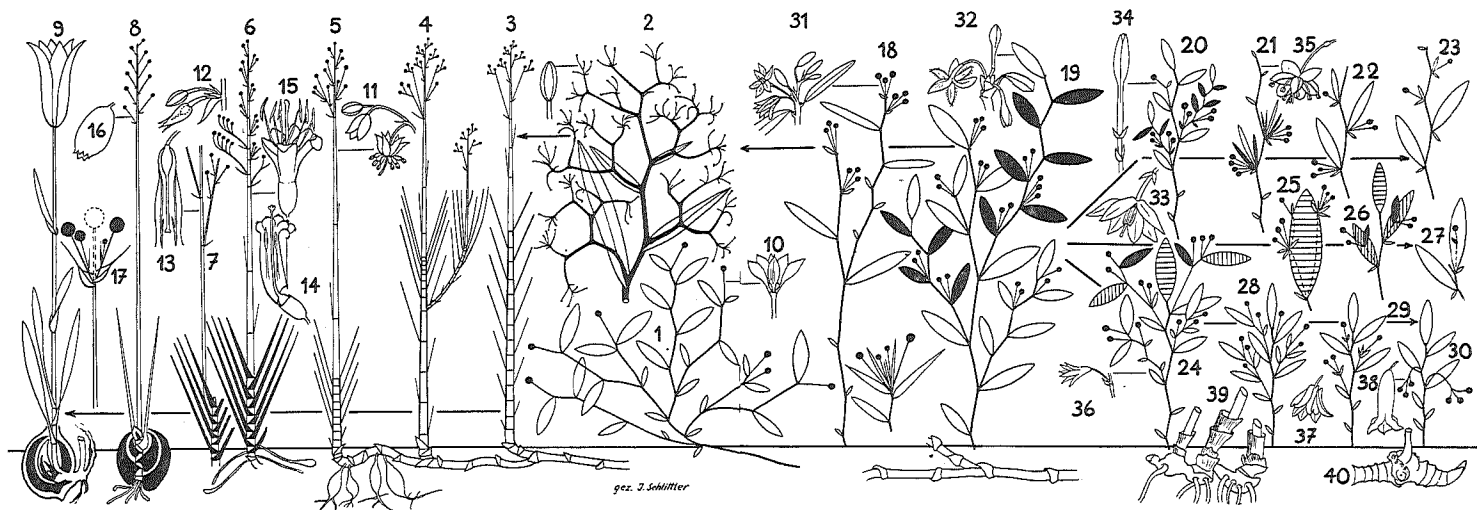
kälteres Areal auszudehnen, als es dem vorigen Schopftypus möglich ist. Wir erkennen in diesem dritten Wuchstypus etwa folgende Organisationen:

Erstens Schopf- bis Rosettentypen, die nebst den Wurzeln und den oberirdischen Blättern keine nennenswerten Reservestoffbehälter ausbilden, wie viele Bromeliaceen. Als eine den Bromeliaceen charakteristische Nebenentwicklung tritt der spezielle Bau der Blätter auf.

Zweitens treten bei diesem Typus mit grundständigem Blattschopf erstmals die oberirdischen Blattorgane selbst als Reservestoffbehälter in Erscheinung, im Schema durch den Aloë- und Agavetypus dargestellt, während die Erdachse relativ schwach bleibt, so unter den Dracaenoideen bei *Sansevieria* und unter den Aloineen bei den Gattungen *Haworthia*, *Gasteria*, Aloë. Eine vermittelnde Form zwischen den Typen mit grundständigem, normalblättrigem Blattschopf und den Typen mit grundständigem sukkulentblättrigem Blattschopf bildet die Gattung *Chortolirion*. Derselbe Typus erscheint unter den Amaryllidaceen wieder bei *Agave*, *Beschorneria* u. a. Alle diese Wuchsformen sind ebenfalls nur in warmen Klimaten existenzfähig, weil ihre Speicherorgane oberflächlich liegen, aber sie vermögen infolge ihres Wasserspeichervermögens in den Blättern und deren besonderem, die Transpiration herabsetzenden Bau sehr trockene Erdstriche zu besiedeln.

Drittens werden die Speicherorgane in die schützende Erde versenkt. Bei sehr vielen Vertretern dieses Wuchstypus mit grundständigem Blattfächer kommt es zur Entwicklung verdickter, fleischiger, Wasser oder Nährstoffe oder beides speichernder Wurzeln, wie bei den Asphodeloideen, Anthericineen und andern. Alle so organisierten Vertreter sind auch in kühleren Regionen mit Frost und Schnee lebensfähig; oder sofern die Speicherorgane besonders Wasser speichern, vermögen sie auch in Gebieten mit langen Trockenzeiten auszuharren.

Ziehen wir in dieser vorläufigen und sicher noch mit verschiedenen Fehlern behafteten Mitteilung noch weitere Organkomplexe in unsere Betrachtung ein, so stellen wir fest, dass sich etliche davon parallel mit der in Rede stehenden Umgestaltung im vegetativen Teil verändern und sich meist in ganz bestimmten Richtungen abwandeln. Im beigefügten Schema sind besonders die konform mit der Umgestaltung des vegetativen Teiles laufenden Umformungen in den Infloreszenzen, im Sinne einer Reduktion bis auf eine einzige Blüte dargestellt, ferner die in Zunahme begriffene Syntepalie, ausgehend von den noch ganz choritapalen Blüten in den reichverzweigten und gleichmässig beblätterten Sprosssystemen, über perikladiale (d. h. pseudochoritapale) Blüten bei vielen blattschopfbildenden Typen bis zu den häufig stark syntepalen Blüten bei denjenigen Typen, deren Infloreszenzen durch Reduktion einfach, ja sogar einblütig geworden sind. Weiter ist im Schema die parallele Veränderung des unterirdischen Achsensystems berücksichtigt, wo aus gleichartig verzweigten und mit gleichartigen Achsen versehenen Rhizomsystemen sich Rhizome mit Reservebehältern herausbilden, wobei die entstehenden Reservebehälter von Teilen des Rhizoms selbst oder von den aus diesem entspringenden Wurzeln gebildet sein können. Meist vereinfacht und verkürzt sich das unterirdische Rhi-



Grundgestalten der Monokotyledonen in ihren organphylogenetischen Beziehungen¹⁾

Die Pflanzenschemen Fig. 1—40 bringen zum Ausdruck, wie die gestaltlich verschiedenen Wuchsformen der Monokotyledonen, insbesondere der Liliaceen, sich phylogenetisch auseinander herleiten lassen, wobei jedoch nicht, wie durch die schematische Darstellung vorgetäuscht wird, an direkte lineare Zusammenhänge zu denken ist. An Stelle der hier aufgezeichneten Gattungen könnten auch andere gesetzt werden.

Linke Tabellenhälfte: Die Fig. 1—9 veranschaulichen, wie durch Raffung Schopf- und Rosettentypen entstehen, wie die Blattschöpfe sich an der Basis konsolidieren, wie die Blätter oder Achsen sich sukzessive in Speicherorgane (schwarz gehalten) umwandeln, wobei sie immer mehr im Boden versinken und zu den oft kompliziert gebauten Zwiebel- oder Knollentypen überleiten: Fig. 1 *Schelhammera undulata* mit niederliegend-aufsteigendem, blühendem Achsensystem; 2 *Dianella javanica* mit unscharf von der Blattregion abgegrenzter Infloreszenz; 3 *Dianella nemorosa* mit gleichmässig beblättertem Stengel und emporgehoben abgegrenzter Infloreszenz; 4 *Dianella caerulea* mit stengel- und spitzenständigen Blattschöpfen; 5 *Dianella intermedia* mit an den Grund gerücktem Blattschopf; 6 Agaventypus mit grundständigem sukkulentem Blattschopf; 7 Aloëtypus mit lateraler Infloreszenz; 8 Zwiebeltypus (*Bulbus tunicatus*) bei *Muscari* u. a.; 9 Zwiebeltypus mit Speicher- und Hüllschuppen bei *Tulipa*. Die gleichen Fig. 1—9 zeigen ferner, wie mehr oder weniger parallel mit den Umgestaltungen

in der vegetativen Region auch die reproduktiven Organkomplexe ihre Gestalt ändern. Die Infloreszenzen (Fig. 2—6) grenzen sich immer mehr ab, vereinfachen sich bis zu wenigblütigen Trauben (Fig. 8) oder bis zu einer einzigen Blüte (Fig. 9). Die Fig. 10—17 stellen Veränderungen in den Blüten dar, choritopale Blüten werden syntepal, an Stelle des oberständigen Fruchtknotens tritt der halb- bis ganz unterständige; Fig. 10 Choritopale Blüte von *Schelhammera*; 11 Chori- bis leicht syntepale Blüte von *Dianella tasmanica*; 12 Perikladiale (pseudochoritopale) Blüte von *Arthropodium cirrhatum*; 13 Syntepale Blüte von Aloë mit oberständigem Fruchtknoten; 14 Syntepale Blüte von *Polyanthes geminiflora* (nach ENGLER-PRANTL) mit zu dreiviertel unterständigem Fruchtknoten; 15 Syntepale Blüte von Agave mit unterständigem Fruchtknoten; 16 Syntepale Blüte von Muscari; 17 Wickel-Schraubeldolde von *Allium*.

Rechte Tabellenhälfte: Die Fig. 18—27 demonstrieren, wie bei verhältnismässig reich bleibender oberirdischer Verzweigung an den Träger-(Haupt-)achsen eine Reduktion der Laubblätter in Schuppenblätter stattfindet und wie an gleichzeitig sich verkürzenden Seitenästen die Laubblätter büschelweise (Fig. 21) oder einzeln, als Pseudoterminalblätter (Fig. 22 und 23), in die Achseln der Schuppenblätter zu stehen kommen, wobei es bei den extremsten Gattungen *Semele* und *Ruscus* (Fig. 25—27) ausser der Reduktion der Sprösschen zu Verwachsungen der Blätter mit den gleichzeitig entwickelten Blütenstandsachsen kommt, welche Gebilde den vermeintlichen «Phyllokladien» entsprechen: Fig. 18 *Geitonoplesium cymosum* mit an den Trägerachsen beginnender Verkümmern der Laubblätter zu Schuppen; 19 *Eustrephus latifolius* mit gleichartig beblättertem Achsensystem und zur Verkürzung neigenden (schwarz gehaltenen), sowohl Blüten und Blätter tragenden Seitenästen; 20 *Luzuriaga radicans* mit in Verkürzung begriffenen, unten Blüten und oben Laubblättchen tragenden Seitenästen; 21 Asparagus, Untergatt. *Euasparagus*, mit zu Blüten erzeugenden Blattbüscheln verkürzten und in die Achsel der Schuppenblättchen gerückten Seitenästen; 22 Asparagus, Untergatt. *Myrsiphyllum*, nur das Pseudoterminalblatt und einige Blüten sind vom Sprösschen erhalten geblieben; 23 Danaë, bei der in der Blütenregion auch das Pseudoterminalblatt zur Schuppe verkümmert ist; 24 Behnia, mit Blüten-sprösschen, die unten Schuppenblättchen und oben 1—3 zusammenrückende und die Blüten zwischen sich klemmende Laubblätter tragen; 25 Semele, mit dem Pseudoterminalblatt an- und eingewachsenen Lateralinfloreszenzen; 26 *Ruscus hypoglossum*, mit dem Blatt median aufgewachsener mehrblütiger Infloreszenz; 27 *Ruscus aculeatus*, mit dem Blatt median aufgewachsener und meist auf eine einzige Blüte reduzierter Infloreszenz. Die Fig. 28—30 zeigen aus der Sippe der Polygonateen den zu den Asparageen entgegengesetzten Entwicklungsgang, wobei die Hauptachse wenigstens oberwärts belaubt bleibt, während die Blättchen der seitlichen Blüten-sprösschen verkümmern: Fig. 28 *Drymophila*, mit blühenden Seitenachsen, deren Blättchen zur Verkleinerung neigen; 29 *Kreysigia*, mit an den blühenden Seitensprösschen bereits zu Schuppen verkümmerten Blättchen; 30 *Polygonatum*, mit blattlos gewordenen blühenden Seitensprösschen, bei der nicht mehr abgebildeten Gattung *Streptopus* kommt es dann in Analogie zu den *Ruscus*-arten auch zu Verwachsungen, aber nicht zwischen Achse und Blatt, sondern zwischen Haupt- und Nebenachsen. Die Fig. 31—35 deuten die Entstehung der sogenannten artikulierte Blüten durch gänzliche Verkümmern der Vorblättchenpaare an: Fig. 31 Partialinfloreszenz von *Geitonoplesium*; 32 Partialinfloreszenz von *Eustrephus*; 33 Blüte von *Luzuriaga erecta* mit zwei fast gegenständigen und in Verkümmern begriffenen Vorblättchen; 34 Blüte von *Luzuriaga radicans* mit zwei in Reduktion begriffenen Vorblättchenpaaren; 35 Asparagusblüte mit Artikulationsknoten (Gliederstelle), als Überbleibsel der verkümmerten Vorblättchen zu deuten; 36 Blüte von Behnia; 37 Blüte von *Disporum leschenaultianum*; 38 Blüte von *Polygonatum*, am stärksten syntepal; 39 Rhizomstück von *Disporum pulillum*; 40 Rhizomstück von *Polygonatum*.

1) Besonders gedankt sei an dieser Stelle dem Kuratorium der Escher-Abegg-Stiftung für den gewährten Beitrag an die Ausführung der Vorarbeiten, der hauptsächlich für Photographien von Herbarbelegen, Photokopien und zur Umzeichnung der Schemen in grossformatige Tabellen Verwendung fand.

zomsystem gleichzeitig mit der Übernahme der Reservelfunktion und bildet sich zu kurzen dicken Speicherrhizomen um, die schliesslich zum Typus der Knollen und Zwiebeln führen und meist nur noch einen einzigen belaubten und blühenden Jahrestrieb nach oben über die Erde hinaus entsenden. Wie dann innerhalb diesen Monokotyledonen mit Zwiebeln, Knollen und Zwiebelknollen interessante Eigenentwicklungen eingesetzt haben, zeigte besonders F. BUXBAUM in seinen Arbeiten über «Die Entwicklungslinien der Lilioideae».

Etwas näher sei an dieser Stelle vorläufig nur noch auf die Umwandlung der Infloreszenzen und der damit zusammenhängenden Blütenstellung und Blütengrösse verwiesen. Bei denjenigen Monokotyledonentypen, die ein reich verzweigtes und gleichmässig beblättertes Achsensystem haben, stehen vielfach die Blüten noch in durchblätternen, belaubten Sprossverbänden, die sich bei verschiedenen Vertretern erst allmählich, wie z. B. bei *Dianella javanica* (Bl.) Kth. und *Geitonoplesium cymosum* (R. Br.) A. Cunn. (siehe Schema) in eigentliche, von der vegetativen Region scharf abgegrenzte Infloreszenzen umwandeln. Es differenzieren sich aus solch belaubten blühenden Sprossystemen zuerst meist reich verzweigte rispige Blütenstände. Bei den charakteristischen Blattschopfpflanzen (Palmen, Palmlilien, *Dianella*) sind diese Rispen, im weitesten Sinne des Begriffes genommen, meist in ganz auffälliger Grösse entwickelt und als Organkomplexe von eigenem Charakter scharf von der Blattregion getrennt. Die Rispen stehen an den Sprossystemen nach zweierlei Art, entweder terminal an den relativen Hauptachsen (Agaven, *Dianella*) oder lateral in den Achseln der Blätter (Aloë-Arten). Bereits unter den typischen Blattschopfpflanzen setzt alsdann eine Kontraktion der Rispen ein. Ihre Seitenäste werden kürzer und weniger zahlreich entwickelt, und die Partialinfloreszenzen rücken immer näher an die Hauptachse (Rhachis) der Infloreszenzen heran. Beispiele dafür liefern bereits schon die Palmen, weiter die Dracaenen, die Asphodeloideen und die Bromeliaceen. Werden parallel mit der Kontraktion der Infloreszenzen zugleich auch die Blütenzahlen vermindert, so nimmt, je geringer die Blütenzahl wird, die Blütengrösse zu, und es treten deshalb in Pflanzensippen mit dieser Verkürzungstendenz, bei den im reproduktiven Achsensystem stark reduzierten Formen, daher oft grössere Blüten auf, z. B. zeigt uns das deutlich ein Vergleich der Arten aus den Gattungen *Luzuriaga*, *Philesia*, *Lapageria*, dann unter den Bromeliaceen ein Vergleich von verschiedenen Arten aus der Gattung *Tillandsia* und weiter unter den Anthericineen ein Vergleich von *Anthericum ramosum* L. und *Anthericum liliago* L. Nimmt die Blütenzahl trotz der Achsenverkürzung nicht im entsprechenden Masse ab, d. h. werden die Achsen nur verkürzt ohne ihre reiche Verzweigung und Blütenentwicklung aufzugeben, so werden die Blüten verkleinert und in der Fortsetzung des Prozesses treten Blüten mit zahlen- oder grössenmässig verminderter Hülle, dann apopetale Blüten und weiter reduzierte, eingeschlechtige und zygomorphe Blüten in Erscheinung. Bei einem etwas andern Verlauf der phylogenetischen Entwicklung (Gramineen) hat sich die reiche Verzweigung erhalten, wobei aber die Blüten sehr weitgehend verkleinert und in ihren Organen reduziert wurden. Als Schluss-

glieder treten also einerseits extrem reduzierte, einfache, aber nicht primitive Infloreszenzen (traubige und einblütige) und nackte Blüten auf. Bei vielen Araeen (*Raphidophora*, *Monstera*) mit kolbigen Infloreszenzen mag die Raffung und Kontraktion im Blütenbereich den entsprechenden Vorgängen im vegetativen Bereich vorausgeeilt sein, was zu diesen Sondertypen führte.

Parallel mit den Veränderungen in der Blattanordnung und mit den Veränderungen im Infloreszenzbereich gehen, wie aus dem oben gesagten schon hervorgegangen ist, auch Veränderungen in der Blüte selbst vor sich. Darauf sei in Kürze ebenfalls noch hingewiesen. Während bei den Monokotyledonen mit reich verzweigtem und gleichmässig beblättertem Sprosssystem choritepale, d. h. Blüten mit voneinander freien Perigonblättchen vorherrschen, so treten bei den Blattschopftypen mit den ästigen Rispen sehr oft in den Blüten schon die ersten Anfänge einer versteckten Syntepalie auf, und zwar in Gestalt der Perikladien. Blüten mit Perikladien, wie z. B. die von *Arthropodium cirrhatum* R. Br. und ähnlicher Gattungen, sind effektiv schon syntepale Blüten, die uns nur dadurch choritepal erscheinen, weil man fälschlicherweise die verwachsene untere, perikladiale Partie des Perigons als gefärbten Blütenstiel taxierte und eigentlich nur die grösstenteils frei abstehenden Perigonzipfel der Blüte als deren Hülle ansah. Von dieser Stufe der pseudochoritepalen Blüten, gegeben durch das perigoniale Perikladium, wird dann in den eng mit diesem Blütentyp verbundenen Verwandtschaftskreisen eine immer deutlicher werdende Syntepalie angestrebt. Dieser phylogenetische Entwicklungsgang von der Choritepalie zur Syntepalie ist in der Monokotyledonensystematik gerade etwa um so viel unterschätzt worden, als der ähnliche Prozess, nämlich die Entwicklung von den choripetalen zu den sympetalen Blüten, bei den Dikotyledonen überschätzt worden ist, indem man die Sympetalen bei den Dikotyledonen als eigene Gruppe von den Choripetalen abtrennte, ja gegenüberstellte und einst nicht daran dachte, dass von den choripetalen Familien verschiedene Fäden zu verschiedenen Sympetalenfamilien laufen. Wie bei den Monokotyledonen die Unterständigkeit vielfach durch Versenkung des Fruchtknotens in den Perigontubus erfolgt ist, ohne oder mit unwesentlicher Beteiligung der Achse, und unterständige in Achsengewebe versenkte Fruchtknoten bei den Monokotyledonen eher die Ausnahme spielen, so hat bei den Dikotyledonen die Achse bei der Versenkung des Fruchtknotens von jeher schon die Oberhand gewonnen und Fruchtknoten, die nur durch eine Versenkung in das Perianth unterständig geworden sind, stellen hier die Ausnahme dar.

Viele Monokotyledonentypen mit grundständigem Blattschopf, insbesondere aber die mit fleischigen, grundständigen, rosettig angeordneten Speicherblättern, wie die Aloë-Haworthia-Gasteria-Sippe und die Agave-Beschorneria-Doryanthes-Sippe stellen phylogenetisch gesehen nur die Vorstufen zu dem unter den Monokotyledonen so verbreiteten Zwiebeltypus dar. Die Zwiebel ist organphylogenetisch nichts anderes als ein in die Erde hinein verlagertes Blattschopf aus Speicherblättern. Erinnert sei nur an alle diejenigen Zwiebeltypen, die zu drei Vierteln oder zur Hälfte noch oberirdisch sind und so die verbindende

Zwischenform zu den ganz versenkten Zwiebeln bilden, bei denen eine Ausbreitung der Blätter infolge des umgebenden Erdreiches nicht mehr in Frage kommt, wodurch die Blätter mehr oder weniger zur Kugelform zusammenschliessen müssen. Dann sei auch auf alle die Zwischenformen verwiesen, wo nur die verdickten basalen Scheiden von einem oder wenigen Blättern (*Allium*) eine Zwiebel zu formieren beginnen. Mit der Versenkung der zu Reserveorganen gewordenen Blätter in den Erdboden stehen diesen Pflanzen für die Besiedlung ganz neue Möglichkeiten offen, sie vermögen nun, geschützt durch die Erde, auch in Klimaten mit Frost und Trockenheit zu vegetieren. Darauf beruht es, dass Pflanzen, die diesem phylogenetisch jüngsten Zwiebeltypus angehören, im Schema durch *Tulipa* und *Muscari* dargestellt, bis in extreme Kälte- und Trockengebiete vorzudringen und dort zu leben vermögen.

Nur als eine Variante des Zwiebeltypus ist der Achsenknollentypus anzusehen, bei dem im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung die Reservefunktion aus den Blättern immer mehr auf die Achsenorgane übergegangen ist, und diese sich in Knollen verwandelten. Übergangsstufen zwischen Zwiebel und Knolle und ebenso zwischen diesen beiden und dem Rhizom, z. B. bei *Colchicum soboliferum* (Fisch. et Mey.) Stefanoff, sind längst bekannt und eingehend beschrieben. Vorwiegend zu diesem Achsenknollentypus, der phylogenetisch über die Stufen der verschiedenen Blattschopftypen entstanden ist, gehören z. B. die Colchiceen aus der Familie der Liliaceen und *Iris*, *Gladiolus*, *Crocus* aus der Familie der Iridaceen. Der Zwiebel- und der Knollentypus stellen, wie erwähnt, punkto Umwandlung des vegetativen Systems die kompliziertesten und abgeleitetsten und phylogenetisch jüngsten Formen dar. Bei ihnen sind nicht nur die für die Pflanze lebenswichtigen Reserveorgane, sondern auch alle Erneuerungsknospen unter die Erde versenkt (Geophyten). Er stellt aber auch betreff der Infloreszenzen und der Blüten einen stark abgeleiteten und durch Reduktionen einerseits und Komplikationen anderseits veränderten Typus dar. Bei all den Zwiebel- und Knollengewächsen sind die rispigen Infloreszenzen verschwunden. An ihre Stelle sind meist einfache Trauben (*Muscari*, *Hyacinthus*), einfache Wickel oder Schraubel (*Chionodoxa*, *Scilla*, *Allium*, *Hippeastrum*, *Crinum* usw.) oder gar Einzelblüten (*Tulipa*, *Zephyranthes*) getreten. Bei den zwiebel- und knollenbildenden Amaryllidaceen wiederholt sich derselbe reduzierende Vorgang in den Infloreszenzen. Beispiele dafür sind *Narcissus*, *Hippeastrum* usw. Dies schon einfachen Infloreszenzen werden noch weiter reduziert, nämlich bis auf eine einzige Blüte, wie dies unter den Liliaceen bei den Gattungen *Fritillaria*, *Nomocharis*, *Tulipa* und unter den Amaryllidaceen bei *Narcissus*, *Leucoïum* und andern klar ersichtlich ist. Parallel mit der Reduktion der Blütenzahl geht auch in diesem phylogenetischen Ast die Vergrösserung der Blüten vor sich. Beispiele dazu liefern *Leucoïum aestivum* L. mit zahlreichen kleinern Blüten im Vergleich zu *Leucoïum vernum* L. mit meist einer einzigen und selten zwei, dafür aber grössern Blüten, dann *Narcissus tazetta* mit etlichen kleinen und *Narcissus poeticus* mit einer einzigen grössern Blüte, ferner die Gattungen *Haemanthus* und *Hessea* oder *Hippeastrum* und *Sprekelia*. Wir beobachten aber noch weitere

Formveränderungen in der Blüte, die in diesen Gesamtrahmen der organphylogenetischen Umgestaltung und der phylogenetischen Entwicklung hinein passen. Bei den Liliaceen *Puschkinia*, *Ornithogalum*, *Allium* und andern treten im Zusammenhang mit der sich verstärkenden Syntepalie und den sich immer mehr reduzierenden Infloreszenzen die ersten Anfangsstufen der Nebenkrone in Erscheinung, die alsdann in der Familie der Amaryllidaceen unter den Narzissen ihre organphylogenetische Fortentwicklung und ihre Vervollkommnung erfahren (*Hymenocallis*).

Neben den oben kurz beschriebenen Zwiebel- und Knollentypen, die sich über die Stufe des grundständigen Blattschopfes entwickelt haben, gibt es noch eine Parallelreihe, die nie das Blattschopfstadium durchschritten hat, sondern wo sich die gleichmässige Beblätterung der Achsen erhalten hat, trotzdem das Achsensystem sich sukzessive verkürzte. Dieser Paralleltypus ist dadurch weiter noch charakterisiert, dass die aufstrebenden oberirdischen Achsenverzweigungen, wie wir sie von den im Schema dargestellten reich verzweigten lianoiden *Eustrephus*- und *Geitonoplesium*arten her kennen, sich niederzulegen und dem Erdboden sich anzuschmiegen beginnen, und dann, wie etwa *Luzuriaga radicans* Ruiz et Pav., eine über den Boden hin kriechende «Liane» darstellen, bei der stellenweise die dem Boden aufliegenden Achsenpartien schon in der Erde versinken. Das nun gewissermassen in den Erdboden versunkene Achsensystem vereinfacht sich etwa in gleichem Sinn wie bei den oberirdischen Typen, und seine Achsenpartien übernehmen meist bald wieder Speicherfunktion. Es entstehen fleischige unterirdische Rhizome, welche diesen Pflanzen wiederum ermöglichen, in Gebieten zu vegetieren, wo sonst das Leben für einige Zeit ausgeschlossen wäre. Es tritt in diesem Achsensystem zur morphologischen Umgestaltung und zur räumlichen Verlagerung noch eine zeitliche Periodizität hinzu, welche dazu führt, dass jährlich nur einzelne blühende und beblätterte Seiten- oder Endtriebe über die Erde hinaus entsandt werden. Zu diesem Typus zählen in erster Linie die Polygonateen und die Asparageen, ferner einige *Luzuriagoideen* und *Melanthioideen*. An dem oberirdischen Achsensystem der Asparageen macht sich dann Schritt für Schritt eine organphylogenetische Eigenentwicklung bemerkbar, die erstens zu einer Entblätterung des Achsensystems, vor allem der relativen Hauptachsen ersten und zweiten Grades führt, an denen die Blätter zu Schüppchen verkümmern, und zweitens zu einer Raffung der Blättchen an den Achsen höhern Grades, die dadurch verkleinert und zu Büscheln gedrängt in die Achseln der Schuppenblättchen zu stehen kommen, und drittens kommt es in diesem Zusammenhang zu Verwachsungen, beziehungsweise An-, Auf- und Einwachsungen von blättchen- und blütentragenden Achsenorganen an erhalten gebliebene Blätter, welche Verwachsungsgebilde die vermeintlichen Phyllokladien darstellen. Näheres darüber siehe in der am Schluss zitierten Arbeit Nummer 13. Nur als Sonderast der bei den Asparageen einmal eingetretenen Ausbildung unterirdischer Speicherrhizome entwickeln sich phylogenetisch die Typen von *Drymophila*, *Disporum*, *Kreysigia*, *Polygonatum*, *Streptopus*. Als Schlussglieder dieser Entwicklungslinie treten

Convallaria, Aspidistra und ähnliche Formen auf. Auch bei diesem Entwicklungsast können wir, in Parallele zu den andern, in den Infloreszenzen die beobachteten Kontraktionen und die Abnahme der Blütenzahl, parallel mit einer Vergrößerung der Blüten und einer Verstärkung der Syntepalie wahrnehmen. Das ist im Schema durch Blüten von Behnia, Disporum und Polygonatum dargestellt.

Zum Schluss sei zu dieser präliminaren und durch eingehendere Bearbeitung noch in verschiedener Richtung korrekturbedürftigen Darstellung über die Grundgestalten der Monokotyledonen und ihrer organphylogenetischen Beziehungen bemerkt, dass sich die ganze grosse Formenmannigfaltigkeit auf wenige Elemente, wie Achse und Blatt und deren gegenseitige Beziehungen einerseits und funktionelle Abwandlungen andererseits, zurückführen lässt. Sie beruht auf dem wechselnden Zusammenspiel von einerseits vereinfachenden und andererseits komplizierenden Vorgängen, welche letztere ihrerseits oft durch Reduktionen und die dadurch bedingten Kompressionen verursacht werden und zu allerlei Verwachsungen und Verschiebungen führen. Aus diesen durch innere Ursachen hervorgerufenen, in wechselnder Beziehung stehenden Veränderungen entstehen gestaltlich verschieden aussehende und verschieden organisierte Wuchstypen mit eigenen ökologischen Ansprüchen, die dann im Sinne der Epharrose nur in einen bestimmten Lebensraum hineinpassen und nur dort existenzfähig sind.

Aus solch organphylogenetischen Beziehungen heraus lassen sich auch für die derzeitige Systematik der Liliaceen und im weitern auch für die der Monokotyledonen einige Konsequenzen ziehen. Z. B. können unter diesen Gesichtspunkten zahlreiche Melanthioideen, welche im Englerschen System am Anfang der Liliaceen-Familie stehen, wie etwa *Tofieldia*, *Chionographis* mit zygomorphen Blüten, *Veratrum* mit einem im vegetativen Zustand aus Blattscheiden aufgebauten Scheinstengel, nicht als ursprünglich angesehen werden, sondern stellen ziemlich abgeleitete Formen dar. Eine primitivere Stellung nehmen dagegen unter den Melanthioideen zweifellos die Uvularieen ein, wogegen die Anguillarieen mit Zwiebelknollen und *Pseudanthium* (*Androcymbium*) sowie die Colchiceen, mit wenigen oder nur einer Blüte, als abgeleitet angesehen werden müssen. Die Herrerioideen und die Luzuriagoideen gehören zu den ursprünglichsten Formen unter den Liliaceen. Aus ihnen lassen sich die Asparagoideen und Smilacoideen sowie die Dianellinae herleiten, welche letztere enge Beziehungen zu den Dracaenoideen und einem grossen Teil der artikulaten, d. h. der mit Blütenabgliederung versehenen Asphodeloideen haben, die wiederum mit den Aloineen enger verknüpft sind. Von den Aloineen führt ein Entwicklungszweig, der statt durch seitliche, durch terminale Infloreszenzen charakterisiert ist, zu den Agavoideen in der Familie der Amaryllidaceen. Ebenso führt von den Scilloideen und Allioideen unter den Liliaceen die phylogenetische Entwicklung zu den mit Nebenkronen versehenen Amaryllidaceen. Die phylogenetisch primitiven Grundgestalten der Liliaceen sind kriechende bis lianoide Pflanzen mit gleichartig verzweigtem und gleichmässig beblättertem Achsen-

system ohne infloreszenzartig begrenzte Blütenregion, sondern mit diffus, terminal oder seitlich, nach Art der Ranales gestellten Einzelblüten. Erst bei grösserer Blütenzahl setzt eine Verkleinerung der Blüten ein und eine Gruppierung in kleinere Infloreszenzen, die sich immer mehr gegenüber dem vegetativen Teil abgrenzen und schliesslich zu einheitlich wirkenden, grossen, terminalen oder seitlichen Blütenständen zusammengefasst werden. Die räumliche Trennung der Infloreszenzen vom vegetativen Teil erfolgt meist auf der Stufe des Blattschopfstadiums. Durch phylogenetisch frühzeitige und noch stärker als bei den Asparageen durchgreifende Rückbildung der Blätter an den oberirdischen Achsensystemen haben sich die eigenartigen Gestalten von Schizobasis und *Bowiea* entwickelt. Alle Liliaceen, beziehungsweise Monokotyledonen mit kurzen dickfleischigen Rhizomen, mit Knollen und Zwiebeln, mit Schwertblättern und Rundblättern, mit schuppig beblätterten Rispenstielen, mit auf Schäften stehenden traubenähnlichen oder doldenähnlichen Infloreszenzen und mehr oder weniger stark syntepalen Einzelblüten stehen auf abgeleiteten Linien. Die genauern Zusammenhänge zwischen den einzelnen Gruppen zu finden, durch eingehendere Bearbeitung nach verschiedenen Gesichtspunkten, wird die Aufgabe für weitere Arbeiten in dieser Richtung sein.

Literaturverzeichnis

1. BOLLE, FRIEDERICH: Theorie der Blütenstände in Verh. des Bot. Ver. der Provinz Brandenburg (1940) S. 53.
2. Botanical Magazine: Nr. 2350, 3905, 5551, 6935.
3. BUXBAUM, F.: Entwicklungslinien der Lilioideae in Bot. Archiv, Bd. 38, I. Teil in Heft 2 (1936), S. 213—293, II. Teil in Heft 3 (1937), S. 305—398.
4. — Grundlagen und Methoden einer Erneuerung der Systematik der Höhern Pflanzen (1951).
5. ENGLER und PRANTL: Pflanzenfamilien, Bd. 15 a, 2. Aufl. (1930).
6. IRMISCH, THILO: Knollen- und Zwiebelgewächse (1850).
7. SCHLITTLER, J.: Monographie der Liliaceengattung *Dianella* Lam. (1940).
8. — Die Blütenabgliederung und die Perikladien bei den Vertretern des *Anthericum*-typus in Ber. Zürich. Bot. Ges. (1943), S. 491—507.
9. — Untersuchungen über den Bau der Blütenstände im Bereich des *Anthericum*-typus in Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 55 (1945), S. 200—239.
10. — Unsere gegenwärtige Kenntnis über die Liliaceengattung *Dianella* in Malesien in *Blumea*, VI, Nr. 1 (1947—48), S. 200—228.
11. — Die systematische Stellung der Gattung *Petermannia* F. v. Muell. in Vierteljahrsschrift der Nat. Ges. Zürich, Beiheft 1 (1949), S. 1—28.
12. — Die Gattungen *Eustrephus* und *Geitonoplesium*. Morphologische und arealgeographische Studie in Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 61 (1951), S. 175—239.
13. — Die Blütenartikulation und die Phyllokladien der Liliaceen organphylogenetisch betrachtet, I. und II. Teil in Feddes Repertorium, Bd. 55, Heft 2/3 (1953), S. 154—258.
14. — Die Liliaceengattung *Dianella* Lam. in Neukaledonien und den benachbarten Inseln in Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 64 (1954), S. 185—198.