

Beiträge zur Morphologie der Vegetationsorgane der Cucurbitaceen.

Von Richard Trinkgeld.

Mit Tafel I.

Einleitung.

Arbeiten über Cucurbitaceen-Ranken beginnen gewöhnlich mit dem Hinweis auf die umfangreiche Literatur und der Aufzählung der Organe, für welche die Ranke schon gehalten wurde. Die vollständigste Zusammenstellung dieser Art findet sich bei Warming¹⁾.

Auf die einzelnen Erklärungen, die über die Natur der Ranke gegeben wurden, wird im Laufe der Abhandlung des öfteren einzugehen sein; hinsichtlich der Literatur sei auf das Verzeichnis am Schluß hingewiesen. Es ist dabei die Warmingsche Tabelle nach Möglichkeit durch die neuen Arbeiten ergänzt. Im allgemeinen könnte man sich bei einem Literaturstudium über die Cucurbitaceen-Ranken auf einzelne grundlegende Arbeiten (Warming, Dutailly, Müller, Eichler) beschränken, das weitere ist nur dazu angetan, um, wie Warming sagt, „die Konfusion zu zeigen, die über die Natur der Ranke herrschte und herrscht“.

Vorliegende Arbeit befaßt sich hauptsächlich mit der Morphologie der Cucurbitaceen-Ranke, die anatomisch und entwicklungsgeschichtlich untersucht wurde. Zur Lösung der Frage wurde auch der Versuch herangezogen; die experimentellen Ergebnisse sind zum Teil in Verbindung mit der Anatomie, zum Teil mit der Entwicklungsgeschichte besprochen. In einem Anhang ist die Blattstellung der Cucurbitaceen kurz abgehandelt.

1) Warming, Forgreningsforhold hos Fanerogamerne, Kopenhagen 1872, in den Schriften der kgl. dänischen wissensch. Ges., Bd. V, nat. u. math. Kl., S. 62 u. 76 Cucurbitaceae.

Nomenklatur.

Zunächst sollen die in der Blattachsel der Cucurbitaceen in ausgewachsenem Zustand stehenden Organe kurz besprochen und dabei ihre Benennung erläutert werden.

Außerhalb der Blattachsel — vgl. Fig. 5 — steht bei den Cucurbitaceen eine ein- oder mehrarmige Ranke. Man unterscheidet daran einen reizunempfindlichen, gerade bleibenden unteren Teil, den Rankenträger¹⁾, an dessen Spitze ein oder mehrere sich aufrollende Rankenarme stehen. Nach innen zu, aber noch außerhalb der Blattachsel, folgt ein Zweig oder eine Knospe, die in der Literatur als Axillarknospe, Achselsproß, Laubknospe, Wiederholungssproß, Bereicherungszweig usw. bezeichnet werden und die hier stets als Achselsproß benannt werden sollen. Etwa in der Blattmedianen steht eine Einzelblüte, auf die bei manchen Arten noch eine Blüentraube folgt.

Ranke, Achselsproß und Blüten zusammen werden stets als Achselprodukte bezeichnet.

I. Teil: Ranken-anatomie.

Literatur: Lestiboudois, Chatin, Lotar, Van Tieghem, Fischer, Ducharte, Colomb, Müller, Worgitzky.

Ich habe Rankenträger und Rankenarme mehr- und einarmiger Ranken von zahlreichen Cucurbitaceen-Arten auf Handschnitten untersucht. Ich kam dabei zu ganz ähnlichen Resultaten wie Müller²⁾, auf dessen gute Tafelfiguren hiermit hingewiesen sei.

Die Ergebnisse der Untersuchungen können folgendermaßen zusammengefaßt werden:

Die mehrarmigen und der größte Teil der einarmigen Ranken stimmen in ihrem anatomischen Bau vollkommen überein. Der Träger der mehrarmigen Ranken und der basale, gerade, für Reiz unempfindliche Teil der einarmigen Ranke haben den geschlossenen Sklerenchymring, den gleichbleibenden Bau und eine mehr oder weniger radiäre Anordnung der Bündel gemeinsam. Ein zentrales Lumen kommt bei ein- und mehrarmigen Ranken vor, ist aber nicht stets vorhanden.

Die Bezeichnung Rankenträger kann deshalb auch für den Reiz unempfindlichen Teil der einfachen Ranke verwendet werden.

1) Die Bezeichnung Rankenträger und Rankenarm wurden im Anschluß an Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte, S. 239, gewählt.

2) Otto Müller, Untersuchungen über die Ranke der Cucurbitaceen. Cohns Beiträge IV, 1887, S. 97 m. 144.

Andererseits haben auch die Rankenarme der mehrarmigen und der obere reizempfindliche Teil der einarmigen und die Cucumisranken denselben Bau: offenen Sklerenchymbogen, das Collenchym in langen Streifen, dorsiventrale Anordnung der Bündel, stete Änderung des Baues von der Basis bis zur Spitze.

Von diesem Typus unterscheidet sich nur die Cucumisranke, die von ihrer Basis an die Merkmale des Rankenarmes besitzt.

Meine Beobachtungen stimmen im allgemeinen mit denen anderer Autoren überein, die sich mit diesen Ergebnissen meistens begnügten und daraus auf die morphologische Natur der Ranke schlossen. Dabei halten aus ein und denselben Beobachtungen die einen die Ranke für ein umgewandeltes Blatt, die anderen für einen umgewandelten Sproß.

Diese Streitfrage kann aber entschieden werden durch experimentell hervorgerufene und spontan aufgetretene

Rankenvergrünungen.

Unter Rankenvergrünungen ist die Umbildung von Ranken in Blätter und Sproßachsen verstanden.

Die Fragestellung war folgende: Können Ranken durch experimentelle Eingriffe zu Blättern umgewandelt werden.

In den Sommervegetationsperioden der Jahre 1919 und 20 wurden folgende Cucurbitaceenarten zu Versuchen verwendet:

1. mit mehrarmigen Ranken: *Luffa*, *Benincasa*, *Lagenaria*, *Cucurbita verrucosa*, *Cyclanthera explosens* und *pedata*, *Sicyos*, *Trichosanthes*.
2. mit einarmigen Ranken: *Momordica*, *Bryonia*, *Thladiantha* und *Cucumis sativus*.

Die Versuchspflanzen wurden im Freiland, in Warmhäusern und Mistbeeten gezogen.

A. Vergrünungen an mehrarmigen Ranken.

Ohne Erfolg blieben Versuche, die von der Annahme ausgingen, daß durch möglichst frühzeitige — mittels Präpariermikroskopes — Entfernung der Laubblätter am Vegetationspunkt eine Vergrünung der Ranke erreicht werden könne. Die ihrer schützenden Blätter beraubte Sproßknospe vertrocknete.

Ganz regelmäßig wurde aber eine Vergrünung von Ranken und zwar der mehr- und einarmigen durch frühzeitige Entfernung der in den Blattachsen stehenden Blüten und Achselsprosse erreicht.

Auf Fig. 3 sieht man von einem Knoten von *Lagenaria maxima* das Tragblatt und R. der entfernten Achselprodukte, der eine Rankenarm trägt eine Blattspreite.

Fig. 2 führt Tragblatt und Ranke von *Cyclanthera pedata* vor Augen. Die Rankenarme sind durch Internodien voneinander getrennt, an dem einen ist eine halbe Blattspreite entwickelt.

Diese Vergrünungen beweisen, daß der Rankenarm ein umgewandeltes Blatt ist, über die Natur des Rankenträgers kann damit noch keine Entscheidung gefällt werden, denn er kann Blattstiel oder Sproßachse sein.

Die Morphologie des Rankenträgers kann aber ganz unzweifelhaft aus Vergrünungen, die experimentell an Luffapflanzen hervorgerufen wurden, erkannt werden.

Hier führte die Methode, die Achselprodukte regelmäßig zu entfernen, nicht zum Ziel; dagegen gelang es bei Verwendung zahlreicher Versuchspflanzen ein einziges Mal eine Ranke zum Vergrünen zu veranlassen und zwar dadurch, daß an kräftig wachsenden jungen Pflanzen stets alle Gipfel- und Achselsprosse entfernt wurden.

Fig. 1 zeigt die vergrünte Ranke in jungem Zustand. Unten im Bild sieht man einen Kotyledo; bei α ist der normale Hauptsproß entfernt. Die in der Achsel eines — auf der Figur nicht sichtbaren — Folgeblattes stehende Rankenanlage ist zu einer vegetativen Sproßachse ausgewachsen, die während der ganzen Vegetationsperiode anstelle der Blätter Ranken, Rankenblätter und Blätter mit rankenartig aufgerollten Blattstielen trug.

Querschnitte durch die Rankenblätter zeigen die gleiche Doppelnatur des Organs, die auch in seiner äußeren Form sichtbar ist.

Künstlich konnten Rankenvergrünungen noch bei *Sicyos angulata* hervorgerufen werden, spontan traten sie bei *Cucurbita verrucosa* auf.

Die anatomische Untersuchung der Rankensproßachse und der Rankenblätter bestätigt die Ansicht, daß der Rankenträger = Sproßachse, der Rankenarm = Blatt ist.

Für die mehrarmigen Ranken ist damit die Frage entschieden, noch nicht aber für die einarmigen.

B. Vergrünungen an einarmigen Ranken.

Zuerst sollen die einarmigen Ranken besprochen werden, an denen man anatomisch Rankenträger und Rankenarm unterscheiden kann.

Wenn man zu ihrer Beurteilung nur auf ihren Bau angewiesen wäre, so würde man sie den mehrarmigen Ranken gleichstellen und die

Rankenbasis für eine Sproßachse, den Rankenarm für ein Blatt erklären. Experimentell und spontan aufgetretene Veränderungen machen auch hier eine Entscheidung möglich.

Spontan traten bei *Momordica*, *Bryonia* und *Thladiantha* — diese Arten waren in Kultur, wahrscheinlich ist die Erscheinung viel allgemeiner — Ranken mit zwei Armen auf. Das hat bisher nur Dutailly beobachtet und erwähnt.

Daß der Rankenarm ein umgewandeltes Blatt, der Rankenträger eine Sproßachse ist, geht besonders deutlich aus einer Rankenvergrünung hervor, die bei einer *Bryoniapflanze* wiederum dadurch auftrat, daß stets sämtliche Achselprodukte entfernt wurden.

Es entwickelte sich eine Ranke, die an der Spitze ihres Trägers eine Blüte aufwies, während der Rankenarm eine halbe Blattspreite ausbildete.

Die anatomische Untersuchung ergab Rankenträgerbau von der Basis bis zu der Stelle, wo die Blüte steht, Rankenarm- und Blattanatomie oberhalb der Verzweigung.

Auch bei *Momordica* sind Vergrünungen geglückt und zwar dadurch, daß an Keimpflanzen der Gipfelsproß entfernt wurde und so die in den ersten Blattachseln stehenden Achselprodukte zum Austreiben veranlaßt wurden. Es entstanden einfache und verzweigte Ranken, die halbe Blattspreiten trugen.

Hiermit ist der Unterschied zwischen ein- und mehrarmigen Ranken verwischt und man kann mit Sicherheit sagen: Die einarmige Ranke besteht aus einer Sproßachse und einem terminalen Blatt; allerdings mit der Einschränkung, soweit sie an ihrer Basis geschlossenen Sklerenchymring aufweist.

Denn es gibt auch noch einfache Ranken (*Cucumis*), die von ihrer Basis an mit ihrem offenen Sklerenchymbogen Rankenarmstruktur haben. Denn schon daraus, daß die Rankenarme an mehrarmigen Trägern, die doch sicher umgewandelte Blätter sind, dieselbe Struktur wie *Cucumis*-ranken von ihrer Basis an haben, läßt keinen Zweifel daran, daß sie ein umgewandeltes Blatt ist.

An *Cucumis*pflanzen sind keine Vergrünungen gelungen.

Zu denselben anatomischen Befunden gelangte Müller. Auch er fand die Unterschiede im Bau der ein- und mehrarmigen Ranken einerseits und der *Cucumis*ranke andererseits; ebenso beobachtete er Vergrünungen von Ranken an *Cucurbita*arten, die er anatomisch untersuchte und beschrieb. Überhaupt stimmen im allgemeinen seine Beobachtungen mit den meinen überein.

Nur in seiner Schlußzusammenfassung, in der er alle anatomischen Ergebnisse in eine Theorie zusammenzudrängen versucht, kommt er mit meinen Anschauungen in erheblichen Widerspruch.

Es handelt sich um die Deutung der Cucumisranke. Er sagt a. a. O. S. 142: „Zunächst sind über die Cucumisranken zwei Auffassungen möglich: entweder sieht man diese Ranken nach Analogie aller übrigen auch als aus Stengel und Blattspindel (Sproßachse und Blatt) bestehend an oder man hält sich streng an die anatomischen Befunde und faßt die Ranke als Blattspindel auf, da ihr Bau in fast allen Punkten mit dem der Blattspindel übereinstimmt, von dem Stengel aber durchgreifende Verschiedenheiten aufweist. Wahrscheinlich aber trifft weder die eine, noch die andere dieser beiden Ansichten das Richtige, sondern die Wahrheit wird, wie so häufig, in der Mitte liegen.“

Die Wahrheit liegt bei Cucurbitaceenranken aber nicht „in der Mitte“, die Cucumisranke besteht auch nicht, wie Müller weiter unten (S. 143) meint: „aus Stengel und Blattspindel, in der das Stengelglied nicht zur Entwicklung gekommen ist, so daß sich nur die Blattspindel entfaltet hat“, sondern die Cucumisranke ist ein Blatt und die übrigen Ranken bestehen aus Sproßachsen und Blättern.

Freilich widerspricht es allen Erfahrungen, daß zwei ganz gleiche Organe wie z. B. die einfache Bryonia und Cucumisranke aus zwei morphologisch vollkommen verschiedenen Organen bestehen sollen und die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen werden auch Klarheit in diesen scheinbaren Gegensatz bringen. Mit Rankenquerschnitten allein läßt sich die Frage eben nicht lösen.

II. Teil: Entwicklungsgeschichte der Ranke.

Das Ergebnis der anatomischen Untersuchungen der Ranke kann nicht befriedigen. Denn an dem Aufbau der Ranke sind bei verschiedenen Arten morphologisch vollkommen verschiedene Organe beteiligt. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen und experimentelle Ergebnisse werden aber zeigen, daß die Ranken bei allen Cucurbitaceen aus ein und demselben umgewandelten Organ bestehen.

Literatur: Rohrbach, Warming, Dutailly, Mann, Kaufholz.

Ausführliche entwicklungsgeschichtliche Arbeiten über Cucurbitaceen stammen von Warming und Dutailly¹⁾, welche ihre Untersuchungen

1) M. G. Dutailly, Recherches organigéniques sur les formations axillaires chez les Cucurbitacées, veröff. in Association française pour l'avancement des sciences. Compte rendu de la 6. session. Le Havre 1877, S. 596 u. 609.

an zahlreichen Tafelfiguren erläutern. Im nachfolgenden wird auf diese beiden Arbeiten wiederholt zurückgekommen.

Es wurde die Achselproduktenentwicklung folgenden Arten untersucht: *Luffa*, *Lagenaria*, *Benincasa*, *Citrullus*, *Momordica*, *Thladiantha*, *Bryonia*, *Raphanocarpus* und *Cucumis*.

Da sich bei allen Arten Übereinstimmung ergab, wird hier nur die Entwicklung von *Luffa*, einer Art mit mehrarmigen Ranken, ausführlich besprochen und an Figuren erläutert. Im Anschluß an die Entwicklungsgeschichte und die Besprechung experimenteller Ergebnisse an Keimpflanzen wird die morphologische Natur der Ranke festgestellt und die Ansichten anderer Autoren besprochen.

Allgemeines: Bei den Cucurbitaceen steht gewöhnlich nur auf einer Seite des Tragblattes und zwar auf der anodischen¹⁾ eine Ranke. An ein und derselben Sproßachse bleibt die Spiralrichtung stets gleich und sämtliche Ranken stehen daher entweder alle rechts oder alle links vom Tragblatt. Auf der entgegengesetzten Seite wie am Hauptsproß stehen die Ranken auf dem Achselsproß, da dieser stets mit der Hauptachse antidrom²⁾ ist. Es stehen also z. B. die Ranken am Achselsproß rechts vom Tragblatt, wenn sie am Hauptsproß links von demselben waren.

In Fig. 5 ist ein schematischer Schnitt durch die Blattachsel von *Luffa* wiedergegeben. Der Sproßachse *SA* gegenüber steht das Tragblatt *D*; in seiner Achsel von rechts nach links ein Nektarien tragendes Blatt *N*, ziemlich genau in der Blattmedianen eine Blüte *Bl*, dann der Achselsproß *BS* außerhalb der Blattachsel und halb vor ihr die vierarmige Ranke *R*. Im Folgenden wird die noch nicht in Rankenträger und Rankenarm differenzierte mehr- und einarmige Ranke in ihrer Gesamtheit als Rankenanlage bezeichnet.

Achselproduktentwicklung bei *Luffa*.

Im Folgenden soll nun die Entwicklung der einzelnen Organe an Hand von Zeichnungen besprochen werden. Vom Sproßgipfel kommend, beobachtet man in der Achsel des zweit- oder drittjüngsten Blattes die erste Anlage der Achselprodukte.

1) An jedem Seitengliede heißt der Rand der Inseration, welcher am aufsteigenden Teile der Grundspirale liegt, der anodische, der ihrem absteigenden Teile zugekehrte, der kathodische.

2) Sind die Achsen verzweigt, so verläuft die Grundspirale an der Nebenachse in gleicher oder entgegengesetzter Richtung wie an der Hauptachse; im ersten Falle heißt der Seitenzweig Homodrom, im letzteren Antidrom; (Aus Camillo Schneider, illustr. Handwörterbuch der Botanik, 1. Aufl., S. 92.)

Fig. 6. Als erstes entsteht ein einheitlicher, länglicher Wulst *s*, der schief nach der anodischen Seite der Blattachsel verschoben und etwas über dieselbe hinausragend in der Blattachsel liegt.

In dem nächst älteren Stadium, Fig. 7, hat sich besonders das Tragblatt vergrößert, an und vor der Basis des halbrunden Achselprodukthöckers *s* ist eine neue Kuppe entstanden, die erste Anlage der Ranke *R*, vollkommen ähnlich einer Blattanlage, die sich am Vegetationspunkt entwickelt.

Am deutlichsten wird die Rankenstellung auf Schnitten. Fig. 8 ist von einem Mikrotomschnitt durch die ganze Sproßknospe ein einzelnes Tragblatt *D* mit seinen Achselprodukten und der Sproßachse *SA*. Es ist hier allerdings ein bedeutend älteres Stadium als in Fig. 7 dargestellt; denn die Ranke *R* ist an ihrer Spitze schon von den übrigen Achselproduktanlagen *s* getrennt, aber man sieht auf dem Schnitt zwei Tatsachen recht deutlich: 1. die Verschiebung der ganzen Achselprodukte aus der Blattachsel hinaus nach der anodischen Seite; 2. die Stellung der Ranke halb vor, halb an der Seite der übrigen Achselproduktanlagen *s* an dem Teil, der über die Hauptsproßachse hinausragt.

In dem nächst älteren Stadium, Fig. 9, sieht man, daß der eine Höcker *s* eine in die Länge gezogene Form angenommen hat; auf der der Ranke gegenüberliegenden Seite setzt er nun fast rechtwinkelig gegen den Blattachselboden ab, die Rankenanlage steht stets halb seitlich vor ihm.

Bedeutend sind die Veränderungen, welche die Achselproduktanlagen auf der nächsten Entwicklungsstufe zeigen, Fig. 10; das Tragblatt ist abpräpariert.

Der bisher einheitliche Höcker sondert sich in drei Kuppen, aus denen die drei weiteren Organe, die in der Blattachsel im ausgewachsenen Zustand stehen, hervorgehen. Der Rankenanlage gegenüber hat sich die vorher rechteckige Kuppe besonders in ihrem oberen Teile nach innen vergrößert und senkt sich nun schief zum Blattachselboden; es ist die erste Anlage des Blattes mit den Nektarien *N*. Die Mitte nimmt ein nach beiden Seiten sich gleichmäßig senkender Höcker ein, die erste Blüte *Bl*. An sie schließt nach außen etwas schief gestellt der zukünftige Achselsproß *Bs* an. Ebenso bedeutend ist das Wachstum an der Rankenanlage. Man erkennt, daß sich die äußere Kante *Ra* der Rankenanlage nach vorne verlängert und etwas nach oben gekrümmt hat. Der innere Teil der Rankenanlage hat sich zu einer halbkugelförmigen Kuppe *RVP* entwickelt.

Bei der Betrachtung von oben kann man erkennen, daß die Rankenanlage aus einem kleinen, zungenförmigen, fast horizontal stehenden Blatt — dem ersten Rankenarm *RA* — besteht, das mit seinen Rändern eine gewölbte Kuppel umschlossen hält, einen neuen Achselsproß *RVP*. Ebenso steht auf der anderen Seite der Achselprodukte ein ganz ähnliches Organ, wie der erste Rankenarm, ein flaches Blatt mit aufgewölbten Rändern, die Nektarien tragende Blattanlage *N*.

Mit dieser Darstellung befinde ich mich in vollkommener Übereinstimmung mit Warming. Dieser gibt auf Taf. V, Fig. 31 eine Zeichnung von einem ganz jungen Entwicklungsstadium einer Cucurbitaranke, die mit dem in Fig. 10 dargestellten Luffabild vollkommen übereinstimmt. Dazu gibt Warming folgende Erläuterung (a. a. O. S. 67): „Zunächst sei angeführt, daß man in dem inneren Grund von ganz jungen einarmigen Ranken, wie Bryonia, Sicyos und anderen Arten zuweilen eine schwach warzenförmige Hervorragung bemerken kann, die indes ganz verschwindend wird gegenüber der auswachsenden Ranke. Aber was hier nur angedeutet ist, tritt bei den mehrarmigen Ranken weit bestimmter hervor. Fig. 31 zeigt eine ganz junge Ranke von Cucurbita. Diese hat nicht lange die einfache Kegelform wie Bryonia, sondern hat ein weit bestimmteres Aussehen von einem der Doppelorgane, die wir nun so oft schon beobachteten, nämlich von einem Blatte mit seinem Achselsproß.“

Auf einem weiteren Entwicklungsstadium, Fig. 11, sieht man die angelegten Organe sich weiter differenzieren, am Achselsproß *Bs* erscheint das erste Blatt; man beobachtet die Trennung zwischen Achselsproß und Blüte *Bz*, man sieht die Anlage neuer Blüten, man erkennt die allmähliche Vergrößerung des Nektarienblattes. An der Rankenanlage geht die Entwicklung des ersten Rankenarmes weiter, er wächst an seinem Achselsproß *RVP* von seiner horizontalen Lage in die Höhe und stülpt sich wie eine Nische über denselben.

In Fig. 12 ist nur mehr die Weiterentwicklung der Rankenanlage wiedergegeben. Hier sieht man den zweiten Rankenarm entstehen, nicht dem ersten gegenüber, sondern die Spirale beginnend, auf der die Rankenarme erscheinen. Weiterhin entstehen noch mehrere Rankenarme aus dem Rankenachselsproß *RVP*, dessen Vegetationspunkt dabei vollständig aufgebraucht wird. Sein unterer Teil streckt sich später bedeutend in die Länge und erscheint als Rankenträger.

Das ist die gewöhnliche Entwicklung der mehrarmigen Ranke. Ist aber der Rankenachselsproß nicht mit der Bildung einiger Rankenarme aufgebraucht, sondern werden seinem Vegetationspunkt noch weitere

Baustoffe zugeführt, so wächst er zu Sproßachsen aus, wie es von *Luffa* oder *Cucurbita* beschrieben wurde.

Wenn man die Ergebnisse der Untersuchungen bei verschiedenen Cucurbitaceen-Arten mit mehr- oder einarmigen Ranken und mit *Cucumis*, das anatomisch eine Ausnahmestellung einnimmt, miteinander vergleicht, so sieht man, daß sie sich nur in der Entwicklung eines Organes unterscheiden, nämlich in der der Ranken.

Während bei *Luffa* in der Achsel des ersten Rankenarmes ein kräftiger Achselsproß entwickelt ist, aus dem Rankenträger und mehrere Rankenarme hervorgehen, steht in der Rankenachsel von *Momordica*, einer Art mit einarmigen Ranken, nur ein kleiner Achselsproß. In der Achsel der Ranken von *Cucumis* endlich fehlt jeder Achselsproß und damit findet nun auch jener Unterschied seine Erklärung, der bei der anatomischen Untersuchung der Ranke zutage trat. Die *Cucumis*ranke weist deshalb von ihrer Basis an nur Rankenarmatomie auf, weil ihr das Organ in der Anlage fehlt, aus dem der Rankenträger hervorgeht, nämlich der in der Rankenachsel stehende Achselsproß.

Das Ergebnis der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ist also: Die Cucurbitaceenranke ist ein umgewandeltes Blatt, in dessen Achsel meistens ein Achselsproß steht.

Weiter unten wird diese Behauptung auch noch durch Beobachtungen an Keimpflanzen und durch experimentelle Ergebnisse gestützt werden, zunächst sollen aber die Ansichten anderer Autoren über die Cucurbitaceenranken erörtert werden.

Warming kommt am Schlusse seiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen zu folgendem Ergebnis (a. a. O. S. 67):

„Ein- und mehrarmige Ranken sind Entwicklungen von einem extraaxillär stehenden Epiblastem, das man geprägelos nennen kann, insofern, weil es nicht sofort bestimmt seine Natur zeigt, welches aber unterdessen als eine vereinte Blatt- und Achselsproßanlage aufzufassen ist. Bei den mehrarmigen Rankenanlagen kommen die Achselsprosse zur weiteren Entwicklung und legen neue Epiblasteme an, in den einarmigen bleiben sie dagegen unterdrückt ganz oder so, daß sie eine Spur in dem Grund des Rankenblattes zurücklassen.“

Meine Untersuchungen decken sich vollkommen mit den Ergebnissen Warnings bis auf zwei Punkte: 1. kann der Achselsproß in der Rankenblattachsel fehlen (*Cucumis*); 2. ist die Rankenanlage kein extraaxilläres Epiblastem.

Verfolgt man die Gefäßbündel, die Nektarienblatt, Blüten, Achselsproß und Ranke bei *Luffa* z. B. innervieren auf Mikrotomschnitten, so sieht man, wie die Bündel aller Achselprodukte, mit denen des Nektarienblattes beginnend, miteinander verschmelzen, bevor das vereinigte Achsel-

produktbündel mit einem Stammbündel anastomosiert.

Zugleich ist damit gezeigt, daß das Nektarienblatt höher inseriert ist, als die Ranke, also später angelegt wird als das Blatt, aus dem die Ranke hervorgeht.

Es ist damit deutlich bewiesen, daß die Ranke zum Achselsproß gehört und daß Warming unrecht hat, wenn er die Ranke für einen extraaxillären Sproß hält.

Le Maout¹⁾ hält ebenfalls die Cucurbitaceen-Ranke für eine extra-axilläre Sproßachse, ebenso Velenowsky und seine Schülerin Doubek. Ihre Anschauungen werden weiter unten eingehend erörtert.

I. H. Fabre¹⁾ betrachtet die Ranke als die durch einen Seitenzweig nach außen gedrängte Hauptsproßachse, eine Ansicht, die, wie die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen zeigten, sicher falsch ist.

Naudin¹⁾ hält die Cucurbitaceen-Ranken für Sproßachsen auf Grund von Vergrünungen an Rankenarmen und von Auftreten von Blüten an ihrer Basis.

Für umgewandelte Sproßachsen halten ferner noch die Cucurbitaceen-Ranke Meneghini, Mohl, Treviranus, Link, Duchartre.

Für umgewandelte Laubblätter werden die Ranken von folgenden Autoren gehalten: Lestiboudois, Colomb, Cauvet, Tassi und Fermond, auch Mann (Was bedeutet „Metamorphose“ in der Botanik?) erklärt S. 34: „Die Ranke ist durch die Metamorphose des ersten Blattes der axillären Knospe gebildet.“

Zu einer ähnlichen Anschauung kommt Dutailly, der die Ergebnisse sowohl seiner entwicklungsgeschichtlichen Arbeit (1877) als auch die Untersuchungen über den Gefäßbündelverlauf bei *Cucurbita maxima* (1879) mit folgenden Worten zusammenfaßt: „In jeder Blattachsel existiert nur ein Achselsproß, der stets beblättert ist. Die unteren Internodien dieses Sprosses sind außerordentlich kurz, die Verzweigungen, die sich in ihnen inserieren, sind Spezialorgane. Im untersten Knoten steht eine Ranke, im zweiten eine Blüte oder eine Infloreszenz, der dritte Knoten ist stets normal, d. h. er trägt ein gewöhnliches Blatt, in dessen Achsel die beschriebenen Achselprodukte zu erscheinen pflegen, Achselsproß, Ranke, Blüte usw.“. Eine Ansicht, die nicht richtig ist: Sie soll aber erst später widerlegt werden.

Clos hält die Ranke für eines der „gepaarten Blätter“ (*Feuilles géminées*), die an jedem Knoten entstehen sollen.

Für Nebenblätter halten die Ranken A. de St. Hilaire, de Candolle, Payer, Fresenius.

Für Vorblätter: Braun, Wydler, Döll, Rohrbach, Guillard, Eichler, Goebel und Kaufholz.

Am ausführlichsten setzt Eichler die Vorblattheorie auseinander. Freilich hat er nur Untersuchungen an ausgewachsenen Pflanzen ausgeführt: Er sagt S. 304: „mit Braun, Wydler, auch Warming bekennt sich zu dieser Ansicht, deute ich mir diese Struktur folgendermaßen: die medianstehende Blüte ist der Achselsproß des darunter be-

1) Man vergleiche die Literaturzusammenstellung am Schluß.

findlichen Laubblattes, die Ranke ihr eines Vorblatt, das andere gegenüberliegende ist unterdrückt (nur ausnahmsweise kommt es in der zweiten Ranke zur Ausbildung). Der Achselsproß stellt den Axillarsproß des rankenförmigen Vorblattes dar.“ Weiter unten S. 316 fährt er fort: „Die Ranke als das eine Vorblatt des Primanzweiges angenommen, so ist aus ihrer seitlichen Stellung und der Orientierung des Kelches, falls der Primanzweig zur Einzelblüte wird, die Ergänzung eines zweiten gegenüberstehenden notwendig. In der Tat sehen wir dasselbe zuweilen auftreten und zwar ebenfalls in Rankenform; in anderen Beispielen wurde es auch in Gestalt eines Laubblattes beobachtet. Bei den meisten Gattungen nur eine Ausnahmeerscheinung, soll das zweite Vorblatt bei *Rhynochocarpa* stets vorhanden sein, freilich nur als rudimentäres Schüppchen, bei *Lagenaria vulgaris* hingegen sowie bei *Momordica Balsamina* kommt es angeblich in Form eines diminutiven Laubblattes zur Entwicklung.

Die Deutung der Infloreszenz nebst dem Bereicherungszeige als eines Dichasiums liegt nach dem vorstehenden auf der Hand“.

Von all den Theorien, die bisher über die Rankenmorphologie geäußert wurden, decken sich die Anschauungen Eichlers am besten mit den beobachteten Tatsachen. Vor allem sieht man die eine Forderung Eichlers nach dem zweiten Vorblatt erfüllt. Bei *Luffa* ist es stets vorhanden in Gestalt eines Nektarien tragenden Blattes, bei *Momordica Charantia* steht es nicht wie bei *Momordica Balsamina* an der Basis des Blütenstieles, sondern es wächst mit dem Blütenstiel in die Höhe. Bei *Cucumis* endlich kann man die Anlegung eines zweiten Vorblattes auf jungen Entwicklungsstadien wohl noch erkennen, es verkümmert aber später immer und ist an den ausgewachsenen Achselprodukten nicht mehr aufzufinden.

Das zweite Vorblatt ist viel häufiger vorhanden, als bisher angenommen wurde, nur wurde es offenbar wegen seiner Kleinheit gewöhnlich übersehen.

Bei *Benincasa*arten ist es groß ausgebildet und stets als vorhanden beschrieben worden. Ebenso groß ist es bei *Citrullus Colocynthis*. Als kleines schuppenförmiges Blättchen findet man es bei *Lagenaria*- und *Trichosanthes*arten, entwicklungsgeschichtlich konnte es bei *Thladiantha* und *Raphanocarpus* nachgewiesen werden, während es an *Bryonia*arten überhaupt nicht mehr angelegt wird.

Diese Arten habe ich entwicklungsgeschichtlich untersucht; ich glaube, daß man sie noch bei manchen Arten, zum mindestens in der Anlage, nachweisen kann.

Naudin bildet auf Taf. 2, Fig. 1 (Ann. des sc. natur. Ser. 4, Taf. 4, 1885) die Produkte einer Blattachsel von *Ecballium Elaterium* ab; an der Basis des Blütenstieles steht ein Blättchen mit langem Stiel

(appendice cirrhiforme), was nichts anderes ist als das zweite Vorblatt, das hier einen rankenartigen Blattstiel hat.

Man sieht also, daß Eichlers theoretische Forderung nach dem zweiten Vorblatt erfüllt ist und daß es im allgemeinen angelegt und nur meistens nicht zu deutlicher Größe entwickelt wird.

Falsch dagegen ist Eichlers Behauptung, „daß der Achselsproß den Axillarsproß des rankenförmigen Vorblattes darstellt“. Die gleichen Angaben macht ja auch Rohrbach, aber die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen lassen keinen Zweifel aufkommen, daß der Achselsproß aus einem ganz anderen Teil der Achselproduktanlage hervorgeht als aus dem Achselsproß, der in der Rankenarmachsel entsteht.

Überhaupt deuten die entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen darauf hin, daß Eichlers Theorie von der dichasialen Anordnung der Cucurbitaceenachselprodukte nicht richtig ist. Beobachtungen an den Achselprodukten in den Achseln der ersten Folgeblätter zeigen deutlich ihre ursprüngliche Anordnung. Diese soll nun behandelt werden, zugleich sollen auch die Versuche besprochen werden, die eine Vergrößerung der zweiten Vorblätter verursachten.

In den Achseln der ersten zwei bis drei Folgeblätter fehlt bei Luffakeimpflanzen gewöhnlich das der Ranke entsprechende Organ, während das Nektariumblatt regelmäßig vorhanden ist. Bei manchen Keimpflanzen kann man aber ein kleines, längliches Blatt beobachten, das der Ranke entspricht. Gelegentlich findet man in den Blattachseln auch zwei vollkommen gleich aussehende Nektarien tragende Blätter. Man sieht dabei in der Mitte der Blattachsel den Achselsproß zu seinen beiden Seiten die zwei Nektarienblätter, die in ihren Achseln noch je einen kleinen Achselsproß tragen.

Dieselben Verhältnisse trifft man, freilich noch viel seltener als bei Luffa, in den Blattachseln der ersten Folgeblätter von Benincasa. Ich beobachtete einigemal in der Achsel des zweiten Folgeblattes von Keimpflanzen zwei gleich gestaltete kahnförmige Vorblätter, zwischen denen genau in der Blattmedianen der Achselsproß stand.

Verfolgt man nun die Lage der Achselprodukte im dritten, vierten und fünften Folgeblatt derselben Pflanze auf Mikrotomschnitten, so sieht man wie in der Achsel des dritten Folgeblattes die Verschiebung der Achselprodukte beginnt. Hier steht etwa die Blüte in der Blattmedianen, der Achselsproß steht noch in der Blattachsel, die Ranke steht schon außerhalb derselben. In der Achsel des nächsten

(vierten) Folgeblattes ist auch die Blüte schon aus der Blattmedianen verschoben. Achselsproß und Ranke stehen ganz außerhalb der Blattachsel. Beim fünften Folgeblatt ist der Achselsproß im Längsschnitt getroffen. Durch die sich entwickelnde Blüte wird dieser nämlich nach außen und nach unten gedrückt und dadurch kommt bei allgemein senkrechter Orientierung der Sproßachse ein Längsschnitt des Achselsprosses zustande. In der Achsel des sechsten Folgeblattes endlich fällt etwa das zweite Vorblatt mit der Blattmedianen zusammen.

Die Anordnung der Achselprodukte in den Achseln der ersten Folgeblätter stellt die ursprünglichen Verhältnisse bei den Cucurbitaceen dar und daraus kann man folgendes schließen:

Die einzelne Blüte, die im ausgewachsenen Zustand ungefähr in der Blattmedianen steht, stellt nicht das Ende eines Primansprosses dar und Achselsproß und Blütenzweig sind nicht Sekundansprosse, wie Eichler annimmt, sondern die Achselprodukte der Cucurbitaceen stellen ein Monopodium dar, dessen Hauptachse der Achselsproß bildet. An seiner Basis stehen zwei Vorblätter, die Achselsprosse tragen können. Der Achselsproß des Alphavorblattes verwächst mit demselben und bildet eine ein- oder mehrarmige Ranke, bei *Cucumis* fehlt der Achselsproß, hier entwickelt sich das Vorblatt allein zur Ranke. Aus dem Achselsproß des Betavorblattes, das vorhanden oder verkümmert sein kann, entwickeln sich die Blüten. Diese ursprünglichen Verhältnisse zeigen aber nur die Achselprodukte der ersten Folgeblätter.

Wenn man die Achselproduktentwicklung an einem Sproßgipfel untersucht, der an einer ausgewachsenen Pflanze entstanden ist, so sind die ursprünglichen Verhältnisse durch die Verschiebung, welche die ganzen Achselprodukte erleiden, und durch die Ranken- und Blütenentwicklung, die den Achselsproß bei der Anlage an Mächtigkeit übertreffen, etwas verwischt. Aber auch hier kann man erkennen, wenn man z. B. noch einmal die ersten Entwicklungsstadien bei *Luffa* betrachtet, daß als erstes der Komplex angelegt wird, aus dem der Achselsproß hervorgeht (Fig. 6), als nächste Anlage entsteht das erste Vorblatt, die Ranke (Fig. 7) und erst als drittes kommt das zweite Vorblatt und sein Achselsproß zur Ausbildung (Fig. 10). Freilich wächst nun dieser letztere sehr rasch in die Höhe und verdrängt die Anlage des Achselsprosses auf die Außenseite und nach unten. Hier sieht man aber auch deutlich, daß alle Blüten aus einem gemeinsamen

Vegetationspunkt hervorgehen und daß nur die erste, gewöhnlich weibliche Blüte, den übrigen im Wachstum bedeutend vorseilt.

Mit der Anschauung, daß die Achselprodukte ein Monopodium darstellen, befinde ich mich in voller Übereinstimmung mit Dutailly, der die Ergebnisse seiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen folgendermaßen zusammenfaßt: „In jeder Blattachse existiert nur eine Achselknospe, die stets beblättert ist“. Dagegen teile ich nicht seine weitere Auffassung: „Die unteren Internodien dieser Knospe sind außerordentlich kurz, die Verzweigungen, die sich in ihnen inserieren, sind Spezialorgane“. Ranke und Blüte sind nicht umgewandelte Achselspresse normaler Folgeblätter, sondern die Ranke ist ein mit seinem Achselproß verwachsenes metamorphosiertes Alphavorblatt, die Blüten gehen aus den Achselproß des teils vorhandenen, teils verkümmerten Betavorblattes hervor.

Im nachfolgenden seien noch einige Versuche beschrieben, durch die eine Vergrößerung vorhandener Vorblattanlagen erreicht wurde.

In den Blattachsen von *Benincasa cerifera* findet man gewöhnlich ein mit breiter Basis sitzendes, zweites Vorblatt, dessen Ränder nischenartig eingeschlagen sind. Entblättert man eine Keimpflanze und entfernt man die Achselspresse und Blüten, so wachsen die Vorblätter der unteren Knoten zu mehr oder weniger gestielten Blättern mit aufgebogenen Rändern aus, so daß sie das Aussehen einer gestielten Pfanne oder eines Löffels erhalten; oft läuft die Blattspreite am Blattstiel flügelartig herab. Die Vorblätter der oberen Knoten dagegen bleiben klein und sind mit breiter Basis angeheftet.

Wieder weist die Tatsache, daß man die Vorblätter der unteren Knoten zwingen kann, mehr oder weniger normale Blattform anzunehmen, während die Vorblätter der späteren Knoten ihre gewöhnliche Gestalt beibehalten, darauf hin, daß die Achselprodukte der unteren Knoten noch die ursprünglichen Verhältnisse darbieten.

Man kann aber hier nicht nur die Betavorblätter veranlassen, Rückschlagsformen zu bilden, sondern man kann auch bei *Benincasa* in den ersten Knoten von Keimpflanzen das Alphavorblatt zur Entwicklung bringen. Entfernt man nämlich an kräftig wachsenden Keimpflanzen, nachdem etwa das dritte oder vierte Folgeblatt entwickelt ist, den Gipfelsproß, so kommen dadurch die Achselprodukte der unteren Knoten zum Austreiben. In manchen Fällen kommen in der Achsel des zweiten Folgeblattes beide Vorblätter zur Ausbildung.

Fig. 4 stellt eine *Benincasapflanze* dar, bei der auch in der Achsel des zweiten Folgeblattes — dasselbe ist herabgebogen und nicht sicht-

bar — ein Achselsproß *As 2* steht, an dessen Basis zwei Blättchen sich befinden, von denen das eine breite mit der abgestutzten Blattspreite, dem Betavorblatt, das andere längere dem Alphavorblatt und damit der Ranke entspricht. Denn in der Achsel des nächsten Folgeblattes sieht man auf seiner linken kathodischen Seite ein vergrößertes Betavorblatt, auf der rechten anodischen Seite aber eine Ranke.

Anderseits konnte man an anderen, ebenso behandelten Benincasa-keimpflanzen den anderen Fall beobachten, daß auch in der Achsel des zweiten Folgeblattes anstelle zweier Blätter zwei gleiche kleine Rankenfäden sich entwickelten.

Sehr gut gelangen auch bei Lagenariapflanzen Vergrößerungen der Betavorblätter; andererseits findet man häufig bei Lagenaria an normal wachsenden Pflanzen an einer Blattachsel zwei Ranken, zwischen denen der Achselsproß in der Mitte steht.

Auch bei Momordica Charantia-Keimpflanzen gelang es die Ranke zu vergrünen. Keimpflanzen wurden nach dem 4. oder 5. Folgeblatt entgipfelt. In der Achsel des 3. Folgeblattes entwickelte sich ein Achselsproß, auf dessen einer Seite eine Ranke mit kleiner, halbseitiger Blattspreite, auf dessen anderer Seite ein zweites, kaum gestieltes Betavorblatt stand.

Ebenso ist das Nektarienblatt bei Luffa ein normales umgewandeltes Blatt. Denn an einer Pflanze, bei der stets alle Achselsprosse entfernt wurden, entstand ein Nektarienblatt, dessen Spitze in eine kleine normale Blattspreite auswuchs.

Aus all diesen experimentellen Ergebnissen geht deutlich hervor, daß bei den Cucurbitaceen zwei Vorblätter vorhanden sind, von denen das eine in eine Ranke umgewandelt ist.

Im folgenden soll nun noch die Theorie, die V e l e n o v s k y¹⁾ und seine Schülerin D o u b e k²⁾ über den sympodialen Aufbau der Cucurbitaceensproßachse aufstellen, kritisiert werden.

Beide sehen in den Achselprodukten ein Dichasium, deren Primansproß mit der weiblichen in der Blattmedianen stehenden Blüte endigt. An deren Basis „stehen nach V e l e n o v s k y ein bis zwei transversal gestellte Basalvorblätter, von welchen eines in ein Nektarium (Luffa) oder in ein nachenförmiges Gebilde von mir unbekannter Funktion umgewandelt zu sein pflegt, während das andere Vorblatt schon die Gestalt eines an die Achse des Zweiges verschobenen Laubblattes hat. In der

1) V e l e n o v s k y, Morphologie der Pflanzen, II. Teil, S. 620 m. 626.

2) D o u b e k-M a r i e, Über die Ranken und die Zusammensetzung der Achsen bei den Cucurbitaceen.

Achsel des Blattes wächst ein beblätterter Zweig, welcher alles so wie der Hauptstengel wiederholt. Dieses Stützblatt pflegt stets hoch an dem Zweig hinauf verschoben zu sein.“

Das erste Blatt am Achselsproß soll also ein Vorblatt sein und in seiner Achsel soll ein beblätterter Zweig entstehen, welcher „alles so wie der Hauptstengel wiederholt“, eine Behauptung, die mit den entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen absolut nicht übereinstimmt. Aus einem Teil des Achselprodukthöckers geht der Achselsproß hervor; an ihm wird das erste Blatt angelegt, auf das in der normalen Blattspirale stehend ein zweites folgt.

Aus Warmings Beobachtung, daß die Rankenarme in einer Spirale angelegt werden, aus Müllers Angaben über Rankenvergrünungen und eigenen (Doubek) anatomischen Untersuchungen wird geschlossen, daß „die Ranke als Achse angesehen werden muß, welche am Ende zu Ranken umgewandelte Blätter trägt. Es hat also der untere Teil der Ranke Achsen — und die Rankenarme Blattbeschaffenheit“.

Das stimmt bis auf die Cucumisranke, die nie erwähnt wird.

Velenovsky fährt dann fort: „Goebels auf der Kahnform des Vorblattes bei der Gattung Benincasa basierte Erläuterung beruht auf einer falschen Beobachtung. Dieses kahnförmige Vorblatt ist in jeder Beziehung identisch mit dem Nektarium von Luffa.“ Freilich ist das eine Vorblatt identisch mit dem Nektarien tragenden Blatt bei Luffa, aber Goebel spricht (S. 610) ausdrücklich von zwei Vorblättern: „Verfolgt man die Entwicklung der Keimpflanzen von Benincasa, so sieht man an den ersten Axillarknospen ein oder zwei, später regelmäßig zwei Vorblätter, von denen eines zur (zunächst rudimentären) Ranke umgebildet ist, gelegentlich unterbleibt auch diese Umbildung“.

Velenovsky führt nun als Gegengrund, warum das zweite Vorblatt nicht mit der Ranke identisch sein kann, folgendes an: „Das Vorblatt der Benincasa und Luffa sitzt aber deutlich an der Achse des Axillarzweiges oder der Blüte und keineswegs außerhalb der Achsel und außerhalb des Stieles des Stützblattes, wie dies bei der Ranke der Fall ist, welche auf der andern Seite steht“.

Doubek sagt zu dem gleichen Punkt S. 57: „Die Ranke der Cucurbitaceen steht stets neben dem Stiel des Stützblattes, aber niemals in seinem Winkel. Dies trifft auch dann zu, wenn der Axillarsproß (Eichlers Bereicherungsproß) unentwickelt bleibt. Dies beweist am besten, daß es sich um keine Verschiebung handeln kann“.

Freilich steht die Ranke im ausgewachsenen Zustand außerhalb der Blattachsel, aber man untersuche die Entwicklungsgeschichte der Ranke oder man beobachte die Achselprodukte von Keimpflanzen und man wird sehen, daß die Ranke zum Achselsproß der gleichen Blattachsel gehört.

Daß aber die Achselprodukte entgegen der Behauptung Doubeks Verschiebungen erleiden, wurde schon auseinandergesetzt. Auch Eichler nimmt an, daß in den Achselprodukten der Cucurbitaceen Verschiebungen stattfinden. (S. 316): „Die extraaxilläre Stellung der gewöhnlichen Ranke muß durch Verschiebung erklärt werden, die schon vor dem Sichtbarwerden in Höckerform stattfindet“.

Velenovsky fährt fort: „Wenn wir die Ranken der Cucurbitaceen als verwandelte Vorblätter ansehen sollten, so wären wir nicht in der Lage zu erklären:

1. die extraaxilläre Stellung der Ranke,
2. die Stellung der Ranken hinter dem ersten Phyllom an der Axillarachse (Fig. 393). Es müßten beide superponiert sein,
3. den Fall, wenn beide Ranken außerhalb der Achsel nebeneinander und zwar weit außerhalb der Achsel stehen (Fig. 393),
4. den Fall, wo die Ranke aus dem Gliede und nicht aus dem Stengelnodus hervorkommt und hierbei die normale Anordnung ($2/5$) der Blätter nicht alterniert ist,
5. die Spiralstellung der Rankenarme an dem gemeinsamen Stiele,
6. die Abnormitäten Müllers“.

Dem ist zu entgegnen:

Zu 1. Die extraaxilläre Stellung der Ranke kommt, wie oben nachgewiesen wurde, durch Verschiebung der Achselprodukte zustande.

Zu 2. Ein Diagramm, wie Velenovsky es in Fig. 393 darstellt, habe ich nie gesehen. Auf allen Schnitten und bei sämtlichen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen stand die Ranke stets vor dem Achsel sproß, sein erstes Blatt zeigte nach außen.

Zu 3. Auch ich beobachtete an Bryonia-Pflanzen oft mehrere Ranken an einem Knoten, aber wenn mehr als zwei auftraten, so standen stets auch mehrere Blätter an ein und demselben Knoten.

Zu 4. Ist eine Abnormität im Wachstum, die ich auch wiederholt beobachtete.

Zu 5 und 6. Es handelt sich eben nicht um ein umgewandeltes Blatt, sondern in allen untersuchten Fällen, außer bei Cucumis, um ein Blatt samt seinem Achselsproß.

Doubek führt gegen Goebel an: „Goebel hält die einfachen Ranken für Vorblätter und die verzweigten für umgewandelte Laubspresse. Daß diese Erklärung unrichtig ist, beweist uns in glänzender Weise Cyclanthera, wo in der Jugend bloß einfache und erst später verzweigte Ranken erscheinen. Es ist wohl unmöglich, daß uns dieselbe Ranke in der Jugend etwas anderes vorstellen sollte als in voller Entwicklung, daß sie in der Jugend ein umgewandeltes Vorblatt und später ein Laubsproß sein könnte!“

Die Auffassung Goebels ist trotzdem richtig. In der Achsel des Alphavorblattes entsteht nämlich ein Achselsproß, an dem, wie Goebel ganz richtig angibt, das Vorblatt hinaufwächst und der bei mehrarmigen Ranken auch weitere Rankenarme bildet; er kann schließlich auch in besonderen Fällen in einen vegetativen Sproß übergehen. Nur wird dieser Achselsproß in den Vorblättern der ersten Folgeblätter bei Benincasa z. B. noch nicht angelegt, während er bei Luffa vorhanden ist.

Eine besondere Entgegnung muß noch gegen folgende Beobachtung Doubeks und Velenovskys gerichtet werden. Doubek sagt: „Wir sehen, daß die Ranke deutlich in der Achsel eines der unteren Blätter (im normalen Falle des zweiten) herabläuft, was uns schon an und für sich zeigen muß, daß die Ranke nicht in den Winkel des nebenstehenden

Blattes, sondern in jenem eines unterhalb stehenden, in dessen Achsel sie herabläuft, gehört“. Über die gleiche Tatsache äußert sich V e l e n o v s k y: „Wenn wir an dem einfach gegliederten Stengel von Bryonia die Inseration der Ranken, (wo an den Knoten nur eine Ranke vorhanden ist) verfolgen, so können wir ganz schön der aus der Basis der Ranke herablaufenden Spur nachgehen und dieselbe bis in die Achsel des unteren dritten Blattes führen“.

Diese „herablaufende Spur“ ist äußerlich! Eine Untersuchung des Gefäßbündelverlaufs, die weder D o u b e k noch V e l e n o v s k y machen, ergibt, daß der Gefäßbündelstrang der Ranke mit dem Bündelzylinder des Achselsprosses auf der Höhe des Knotens miteinander anastomosieren und sowohl da, wo zwei gleiche Vorblätter vorhanden sind, und auch da, wo sie in Ranken und Nektarium tragende Blätter umgewandelt sind. Warum berücksichtigen V e l e n o v s k y und D o u b e k nicht die Untersuchungen D u t a i l l y s über den Gefäßbündelverlauf?

Aus diesem äußerlichen Herablaufen der Ranken, ferner aus dem Auftreten mehrerer Ranken an einer Blattachsel, endlich aus Verwachsungen, die bei den Cucurbitaceen zwischen den Blüten oder zwischen Ranke und Achselsproß manchmal auftreten, wird auf eine sympodiale Zusammensetzung der Cucurbitaceensproßachse geschlossen, die nach V e l e n o v s k y „den kompliziertesten, bekannten Fall eines Sympodiums darstellt“. Die Ableitung eines so komplizierten Aufbaues aus rein äußerlichen Merkmalen, die durch keine anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen begründet ist, erscheint mir unrichtig.

III. Teil. Die Blattstellung bei den Cucurbitaceen.

Zum Schlusse sei noch über die Blattstellung der Cucurbitaceen einiges vermerkt:

In der Literatur findet man darüber meist nur kurze Angaben.

Warming sagt S. 46: „Die Blätter sind in Spiralen angelegt, die ich überall ganz gleich gefunden habe und die ungefähr $\frac{5}{13}$ beträgt“.

Eichler bringt darüber nur: „Der Stengel ist fünfkantig, die Blätter stehen spiralig nach $\frac{2}{5}$ und zwar auf den Flächen des Stengels“.

Velenovsky und Tondera geben auch die Blattstellung mit $\frac{2}{5}$ an.

Bei Sachs¹⁾ finden sich über die Blattstellung bei Cucurbita Pepo folgende Angaben:

1. An Keimpflanzen: „auf die beiden Cotyledonen folgt sofort ein median hinteres und auf dieses etwas höher ein median vorderes Laubblatt, worauf zwei ebenfalls in verschiedener Höhe inserierte Blätter in der Inserationsebene der Cotyledonen folgen, von wo aus die Blattstellung der Knospe sich ungefähr in $\frac{2}{5}$ Divergenz fortsetzt“.

1) Sachs, Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, Bd. II, S. 272 ff.

2. An ausgewachsenen Pflanzen: „der plagiotrope Stamm, soweit er aus ausgewachsenen Internodien besteht, ist zweireihig alternierend beblättert; die Knospe aber ist keineswegs bilateral gebaut, ihre Blätter, soweit sie mit unbewaffnetem Auge erkennbar sind, stehen rosettenförmig nach allen Seiten ungefähr der $\frac{2}{5}$ Divergenz entsprechend. Es muß also notwendig eine Torsion der Internodien stattfinden, während der Zeit, wo die Blätter aus der radiären Knospenanlage in die bilaterale Stellung am entwickelten Stamm übergehen. Die Strecke des Stammgipfels, an welcher sich diese Torsionen vollziehen, beginnt schon in der Knospe selbst und setzt sich rückwärts auf eine Länge von 8—12 cm fort.“

von Faber¹⁾ gibt an: „Ein Querschnitt des Vegetationspunktes eines Cucurbita Pepokeimlings zeigt, wie die Blatthöcker in dekussierter Stellung angelegt werden“. Dazu gibt er eine Zeichnung (Taf. XVII, Fig. 1), wo drei Blattpaare in genau dekussierter Blattstellung um den Vegetationspunkt stehen.

Soweit die literarischen Angaben.

Wieder soll an einigen Beispielen die Blattstellung besprochen werden, da die Untersuchungen vollkommen gleiches Verhalten der verschiedenen Arten ergaben.

Auf Schnitten durch angekeimte Lagenariasamen steht das 1. und 2. Folgeblatt genau in zweizeiliger Anordnung, Blatt 3 und 4 zeigen eine Stellung, bei der man zunächst an die dekussierte denkt. Aber Schnitte durch ältere Stadien demonstrieren, daß nur Blatt 1 und 2 zweizeilig angeordnet sind, während die übrigen auf einer Spirale liegen; und zwar verbindet die Blattspirale die Blätter im Uhrzeigersinn.

Verbindet man ferner die Blätter mit ungeraden Zahlen und ebenso die mit geraden Zahlen miteinander, so sieht man, daß die einzelnen Blattreihen, deren Blätter einander genähert sind und sich zum Teil dachziegelartig decken, auf zwei im Gegensinn verlaufenden Spiralen liegen.

Warming, der die Blattstellung an Aufhellungspräparaten von Sproßgipfeln untersuchte, drückt die gleiche Tatsache mit folgenden Worten aus: „Die Stellung ist immer derart, daß das dritte Blatt in die Nachbarschaft des ersten kommt. Betrachtet man den obersten Teil eines Sprosses von der Seite, so sieht man zwei Reihen von Blättern in steil aufsteigender Spirale, die eine umfaßt alle mit ungleichen Zahlen nummerierten Blätter, die andere alle gleichen“.

1) von Faber, Zur Entwicklungsgeschichte der bikollateralen Gefäßbündel von Cucurbita Pepo, Berichte der Deutsch. Bot. Ges. 1904, Bd. XXII, S. 298.

Winkelmessungen der Blätter an zahlreichen Schnitten durch die Sproßknospe verschieden alter Keimpflanzen ergeben, daß die rotierende Bewegung der Blätter um die Sproßachse, die Sachs an Blättern, sobald sie mit freiem Auge sichtbar werden, beobachtet hat, bereits auf einem viel früheren Stadium beginnt.

An einer jungen Keimpflanze von *Lagenaria* z. B. bildet Folgeblatt 3 mit dem ersten Folgeblatt einen Winkel von 61° , der auf Schnitten durch eine ältere Pflanze auf 52° und an einer noch älteren auf 30° herabsinkt. Die gleiche Tatsache wurde an verschieden alten Keimpflanzen von *Cucumis* und *Momordica* durch Winkelmessungen bestätigt.

Es ist selbstverständlich, daß man bei einer Wanderung der Blätter um die Sproßachse keine Divergenz feststellen kann.

Welches ist aber nun die ursprüngliche Blattstellung bei den Cucurbitaceen?

Es liegt nahe, entweder die dekussierte oder die zweizeilige Blattstellung als die ursprüngliche anzunehmen.

Auf Mikrotomschnitten durch junge Sproßknospen verschiedener Arten, an welchen mindestens Folgeblatt 2 noch als Fixpunkt getroffen ist, läßt sich durch Winkelmessungen feststellen, wie weit die einzelnen Blätter aus ihrer theoretischen Lage verschoben sind.

Legt man die dekussierte Blattstellung zugrunde, so ergab die augenblickliche Ablenkung der Blätter an einer *Lagenariaknospe* folgende Winkelwerte:

Blatt	1	0	Blatt	2	0
„	3	60°	„	4	10°
„	5	55°	„	6	35°
„	7	80°	„	8	60°
„	9	100°	„	10	90°

d. h. anstatt daß Blatt 3 z. B. 90° von Blatt 2 entfernt ist, ist es im Uhrzeigersinn um 60° weiter nach vorwärts verschoben und ist nun von Blatt 2 um 150° entfernt; Blatt 4 sollte 90° von Blatt 1 und 2 entfernt stehen, in Wirklichkeit ist es um 10° Blatt 2 genähert.

Man sieht daraus, daß dabei die Blätter mit ungeraden Zahlen stets eine stärkere Verschiebung erleiden würden, als die mit geraden. Aber dies ist durch nichts zu begründen, denn niemals sieht man sonst bei den Cucurbitaceen eine Förderung einer Blattreihe oder ihrer Achselprodukte vor der anderen.

Nimmt man dagegen die zweizeilige Blattstellung als die ursprüngliche bei den Cucurbitaceen an — vgl. Schema Fig. 13, in dem

die theoretische Stellung der zweizeilig angeordneten Blätter in Punkten, die tatsächliche für Blatt 1 mit 7 in Blattquerschnitten angegeben ist — so ergeben sich für die Blätter folgende Ablenkungswinkel:

Blatt	1	0	Blatt	2	0
„	3	30°	„	4	80°
„	5	114°	„	6	146°
„	7	188°	„	8	210°
„	9	220°	„	10	270°

Hier hat man also eine stete Zunahme des Ablenkungswinkels entgegen der Blattspirale und bei der Entfaltung der Sproßknospe beginnt eine Rotation der Blätter in der Blattspiralrichtung im Uhrzeigersinn, die solange andauert, bis das Blatt in seine endgültige zweizeilige Blattstellung eingerückt ist.

Denn auch darin, daß die Blätter an der ausgewachsenen Sproßachse eine zweizeilige Blattstellung annehmen, die man besonders schön an den Sproßgipfeln von *Thladiantha* sehen kann, liegt eine bedeutende Stütze für diese Theorie.

Endlich ist die Stellung eines Blattpaares bei seiner Anlage am Vegetationspunkt fast eine zweizeilige; stets ist aber bei der Annahme, daß die Blattspirale im Uhrzeigersinn verläuft, dieser Winkel kleiner als 2 R.

Sachs gibt an, „daß diese ganze aus Schwingungen und Drehungen zusammengesetzte Bewegung des Gipfels unter dem regulierenden Einfluß des Lichtes steht; dies folgt ohne weiteres aus der Wahrnehmung, daß sie unterbleibt an etiolierten Sproßgipfeln, welche man erhält, wenn die Knospe einer kräftigen grünen Pflanze durch ein Loch in einen finsternen Raum geleitet wird, wo die Knospenteile vergeilend fortwachsen“.

Dem widersprechen meine Beobachtungen bei *Bryonia*. Die Versuchsanordnung war folgende: die Triebe einer kräftigen Bryoniarübe wurden zurückgeschnitten und verdunkelt. Die Internodien streckten sich bedeutend in die Länge, die Achselprodukte kamen nur schwach zur Entfaltung, die Blätter aber standen, soweit sie sich entwickelt haben, zweizeilig angeordnet an der Sproßachse. Nachdem sich auch die noch nicht entfalteten Blätter an der Sproßknospe in nichts von der normal wachsenden Lagenariaknospe z. B. unterscheiden, so ist anzunehmen, daß die rotierende Bewegung der Cucurbitaceenblätter durch eine andere Ursache veranlaßt wird, als durch das Licht.

Die ganze Erscheinung kann durch eine „Scheiteltorsion“ der Sproßachse erklärt werden, auf die auch die Lage der Blätter mit geraden und ungeraden Zahlen auf zwei gleich verlaufenden Spiralen hindeutet. Aus dieser tordierten Lage drehen sich die Blätter bei der Entwicklung in die zweizeilige Stellung zurück. Der Grund zur Scheiteltorsion ist eine „innere Ursache“.

Durch diese Verschiebung der Blätter wird aber erst jene mächtige Entwicklung der Achselprodukte auf engem Raum ermöglicht, die man an dem Sproßvegetationspunkt bei den Cucurbitaceen beobachtet. Auf Aufhellungspräparaten sieht man, wie Blatt- und Achselproduktanlagen in schwach aufsteigender Spirale ringsum den Vegetationskegel umgeben. Das gleiche kann man an Schnitten demonstrieren. Solange die Achselprodukte noch klein sind und noch keine Blüten oder Ranken zur Entwicklung kommen, stehen die Blätter zweizeilig und der Achselsproß liegt in der Blattmedianen. Blatt 3 und 4 sind entgegen der Blattspirale verschoben angelegt. Ranke und Achselprodukte, die weniger stark abgelenkt sind, erscheinen teils außerhalb der Blattachsel, teils auf ihre anodische Seite gerückt.

Die ursprüngliche Blattstellung bei den Cucurbitaceen ist die zweizeilige, die durch eine Scheiteltorsion der Sproßachse gegen den Uhrzeigersinn in eine scheinbar spiralige übergeht. Bei der Entfaltung bewegen sich die Blätter im Uhrzeigersinn rotierend um die Achse so lange, bis sie am ausgewachsenen Sproß eine zweizeilige Stellung angenommen haben. Der Grund zur Scheiteltorsion liegt in einer „inneren Ursache“. Es wird dadurch eine mächtige Entwicklung der Achselprodukte auf engem Raum ermöglicht.

Schlußbemerkungen.

Die anatomischen Untersuchungen der mehr- und einarmigen Ranken ergaben mit einer einzigen Ausnahme eine Zusammensetzung aus Rankenträger und Rankenarm.

Der erstere zeigt geschlossenen Sklerenchymring und bleibt auf seiner ganzen Länge unverändert, der Rankenarm ist dorsiventral gebaut, hat offenen Sklerenchymbogen und ändert sich von der Basis bis zur Spitze.

Nur die Cucumisranke zeigt von ihrer untersten Basis an Rankenarmanatomie.

Experimentell und spontan auftretende Vergrünungen beweisen, daß der Rankenträger eine umgewandelte Sproßachse, der Rankenarm ein metamorphosiertes Blatt ist.

Die anatomischen Untersuchungen liefern kein einheitliches Ergebnis; denn die Cucumisranke muß als umgewandeltes Blatt, die übrigen Ranken als umgewandelte Sproßachsen mit Blättern betrachtet werden.

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen lösen diesen Widerspruch. Sie zeigen, daß die Ranken hervorgehen aus einem Blatt und einem in seiner Achsel stehenden Achselsproß. Aus dem Achselsproß, an dem das Blatt als erster und bei den einarmigen Ranken als einziger Rankenarm in die Höhe wächst, gehen hervor der Rankenträger und wenn er dabei nicht ganz aufgebraucht wird, noch weitere Rankenarme. Bei Cucumis wird kein Achselsproß in der Blattachsel angelegt, daher fehlt auch im ausgewachsenen Zustand der Rankenträger.

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, Beobachtungen und experimentelle Ergebnisse an Keimpflanzen beweisen auch, daß die Achselprodukte der Cucurbitaceen nicht in Form eines Dichasiums (Eichler) angeordnet sind, sondern ein Monopodium darstellen, das vom Achselsproß gebildet wird, an dessen Basis zwei Vorblätter stehen. Das Alphavorblatt wächst samt seinem Achselsproß zur Ranke aus, in der Achsel des Betavorblattes stehen die Blüten.

Das zweite Vorblatt ist nur bei wenigen Arten unter den ausgewachsenen Achselprodukten leicht zu erkennen (Benincasa, Luffa), oft ist es nur als kleine Blattschuppe vorhanden (Lagenaria, Trichosantes), oft wächst es mit dem Blütenstiel in die Höhe (Momordica), oft wird es zwar noch angelegt, aber verkümmert bei der Weiterentwicklung (Cucumis). Experimentell konnte es leicht zu größerem Wachstum angeregt werden.

Die ursprüngliche Blattstellung bei den Cucurbitaceen ist die zweizeilige, die durch eine Scheiteltorsion der Sproßachse entgegen dem Uhrzeigersinn in eine scheinbar spiralige übergeht. Bei der Entfaltung bewegen sich die Blätter im Uhrzeigersinn rotierend um die Achse so lange, bis sie am ausgewachsenen Sproß eine zweizeilige Stellung angenommen haben. Der Grund zur Scheiteltorsion liegt in einer „inneren Ursache“ es wird dadurch eine mächtige Entwicklung der Achselprodukte auf engem Raum ermöglicht.

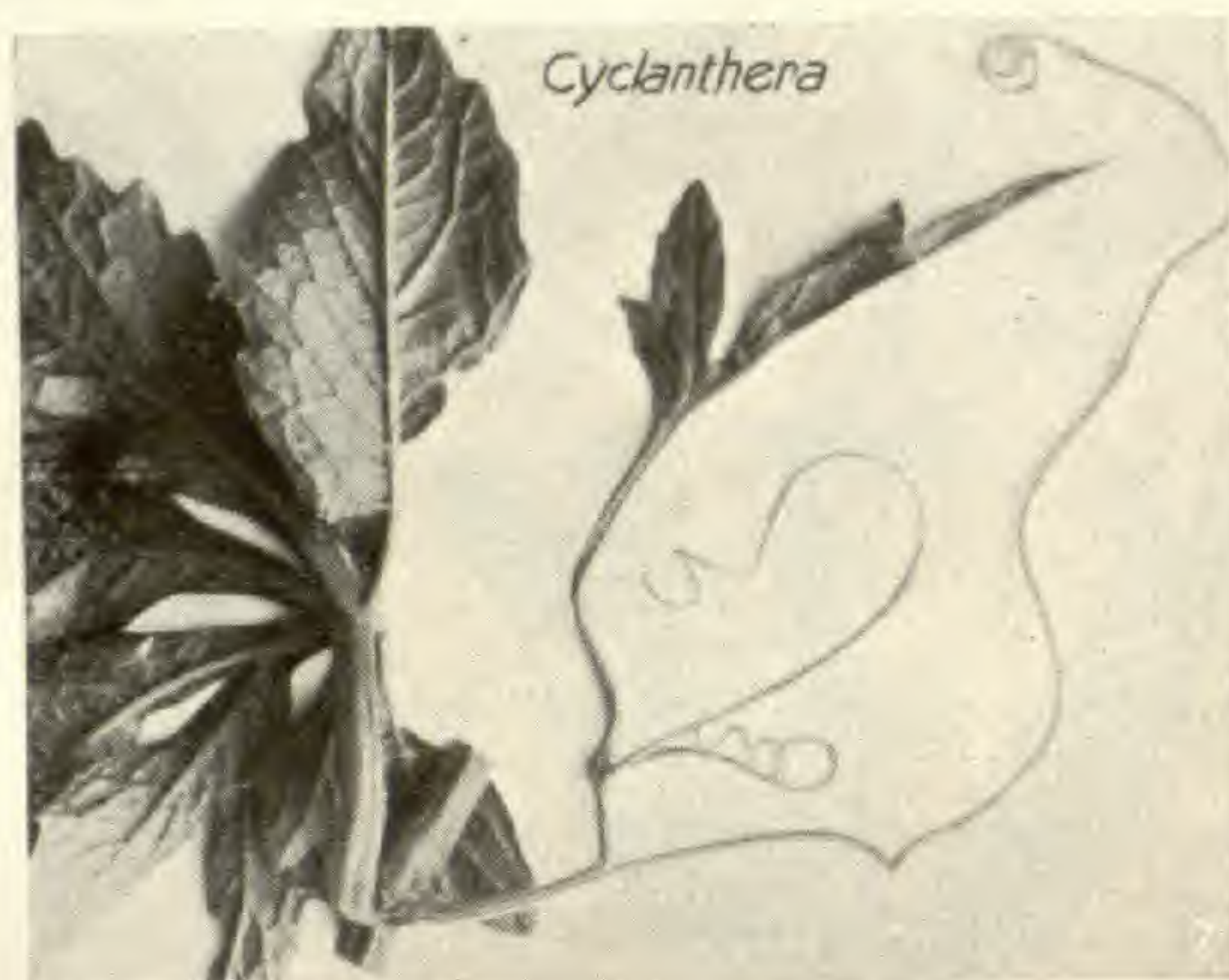
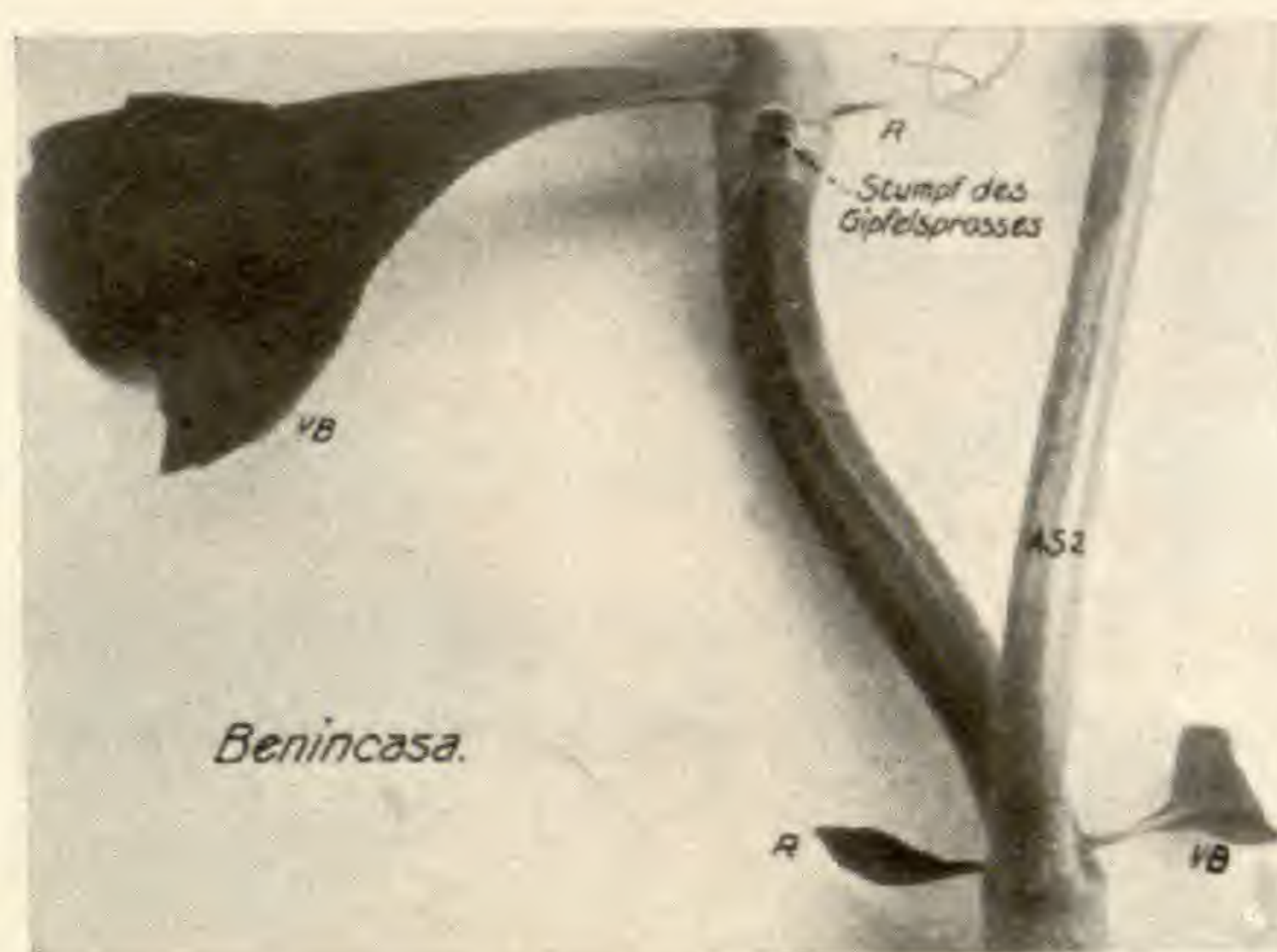
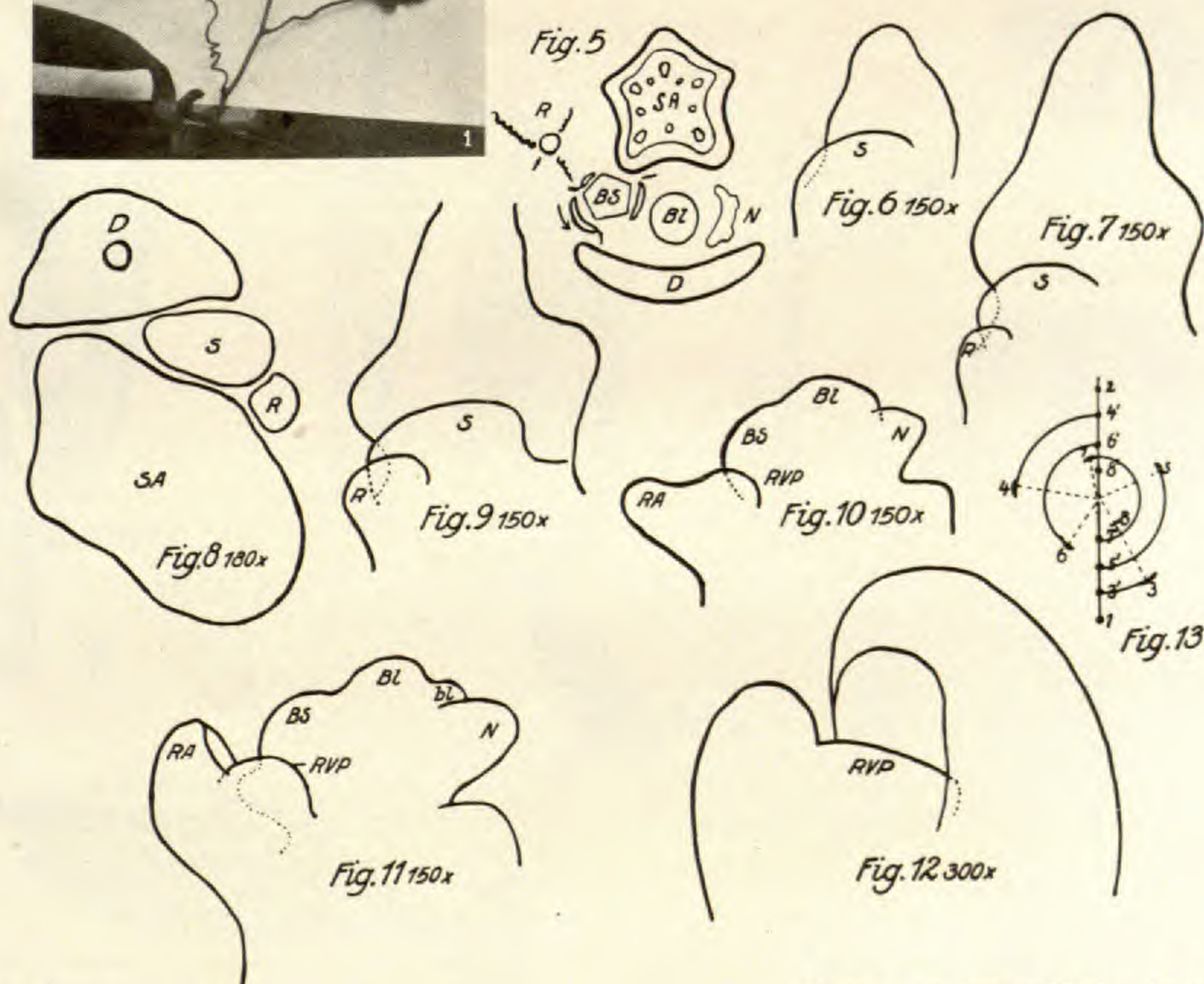
Am Schluß sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Rat von Goebel, für die zahlreichen Anregungen und die stete Unterstützung bei meiner Arbeit den ergebensten Dank auszusprechen.

Die ungekürzte Arbeit mit 130 Figuren und 50 Photographien liegt im botanischen Institut der Universität München-Nymphenburg.

Literaturverzeichnis.

1. G. Arcangeli, Sopra varie monstruosita osservata nella Cyclantera pedata e sui viticci delle Cucurbitacee (Atti del tongresso botanico internazionale di Genova). Genova 1893.
2. Ders., Altre osservazioni sopra alcune Cucurbitacee e sui loro nettarii (Bulletine della Societè Botanica Italiana). Firenze 1899.
3. Alex. Braun, Flora 1842, S. 681; Flora 1843, S. 472; Individuum, S. 80.
4. Ders., Morphologie der Cucurbitaceenranke, Sitz.-Ber. d. Ver. Deutscher Naturf. und Ärzte in Hamburg 1876, S. 101.
5. Aug. De Candolle, Organographie I, S. 336, 384; II, S. 181.
6. D. Cauvet, Note sur la vrille des Cucurbitacées, Bull. Soc. botan. Fr. XI, 1864, S. 278.
7. A. Chatin, Sur la vrille des Cucurbitacées, Bull. Soc. botan. Fr. XII, 1865, S. 373.
8. Clos, Comptes rendus Acad. Science, T. 41, 1855, II, S. 839.
9. Ders., Bull. Soc. botan. Fr. III, 1856, S. 4, 545, 612.
10. Colomb, Journal de Botanique, Bd. 1, 1887, S. 136 u. 150.
11. Darwin, Journ. Linn. Soc. XI.
12. Decaisne, Bull. Soc. botan. Fr. IV, 1857, S. 787.
13. Joh. Ch. Döll, Rheinische Flora 1843, S. 435. Flora v. Baden, S. 1055.
14. Marie Doubek, Bull. internat. Classe des sc. math. nat. et d. la méd. XII, 1907, Prag 1908, S. 55 m. 76. Über die Ranken und die Zusammensetzung der Achsen bei den Cucurbitaceen.
15. P. Duchartre, Observations sur les vrilles des Cucurbitacées, Bull. Soc. botan. Fr. XXXIII, 1886, S. 10 u. 157.
16. G. Dutailly, Sur les écailles glandulifères du Luffa, Bull. Soc. Lin. de Paris 1875.
17. Ders., Recherches organogéniques sur les formations axillaires chez les Cucurbitacées (Association française p. l'avancement des sc. Congress du Havre 1877), S. 596 m. 609.
18. Ders., Recherches anatomiques et organogeniques sur les Cucurbitacées et les Passiflorées (Assoc. franç. p. l'avancement d. sc. Congress du Montpellier 1879).
19. Ders., Sur une monstruosité du Bryonia dioica Ann. de la Soc. Bot. de Lyon VIII, 1879—80.
20. Eichler, Blütendiagramme I, 1875, S. 303 ff.
21. v. Faber, Zur Entwicklungsgeschichte der bikollateralen Gefäßbündel von Cucurbita Pepo. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XXII, 1904, S. 298.
22. J. H. Fabre, De la nature des Cucurbitacées, Bull. Soc. botan. Fr. II, 1855, S. 512.
23. Alfred Fischer, Untersuchungen über das Siebröhrensystem der Cucurbitaceen, Berlin 1884, S. 71 u. 72.
24. Casparini, Ann. sc. natur. Ser. 3, T. IX, 1848, S. 208.
25. Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte d. Pflanzenorgane, Breslau 1883, S. 239 f.
26. Ders., Organographie d. Pflanzen, 1. Aufl., Jena 1898, S. 610 m. 614.

27. Guillard, Note sur les vrilles des Cucurbitacées, Bull. Soc. bot. Fr. IV, 1857, S. 141, 464, 750, 933, 938.
28. E. Kaufholz, Beiträge zur Morphologie d. Keimpflanzen, Diss. Rostock 1888, S. 41 m. 46.
29. Th. Lestiboudois, Etudes anatomiques, Lille 1840.
30. Ders., Comptes rendus de l'Acad. franc., T. 45, 1857, II, S. 78.
31. Ders., Bull. Soc. botan. Fr. 1857, S. 744, 754, 788.
32. Link, Elem. Phil. Bot. 2. éd. T. I, 1837.
33. A. Mann, Was bedeutet „Metamorphose“ in d. Botanik? Diss. München 1894, S. 33 m. 36.
34. Lotar Henri Aimé, Essai sur l'anatomie comparée des organes vegetatives et de téguments séminaux des Cucurbitacées, Lille 1881.
35. Le Maout, Leçons de Bot., T. II, S. 363.
36. Mohl, Über den Bau und das Winden d. Ranken und Schlingpflanzen, Tübingen 1827.
37. O. Müller: Untersuchungen über die Ranken der Cucurbitaceen. Cohn's Beiträge, IV, 1887, S. 97 u. 114.
38. C. Naudin, Comptes rendus de l'Acad. franç., T. 41, 1855, S. 720.
39. Ders., Observations relatives de la nature des vrilles. Ann. sc. natur., Ser. 4, T. 4, 1885, S. 5.
40. Ders., Remarques au sujet des observations de M. le Dr. Clos relatives aux vrilles des Cucurbitacées, Bull. Soc. Bot. Fr. IV, 1857, S. 109.
41. Orsted, Vid. Medd. fra Naturh. Foren, 1886, S. 121.
42. Payer, Note sur les vrilles des Cucurbitacées. Ann. sc. natur., 3. Ser., T. III, S. 163.
43. Ders., Bull. Soc. botan. Fr. IV, 1857, S. 145.
44. P. Rohrbach, Beiträge zur Kenntniss einiger Hydrocharideen, veröffentl. i. d. Abhandl. d. naturf. Ges. Halle, 12. Bd., Halle, 1873.
45. A. de Saint-Hilaire, Mém. sur les Cucurbitacées et les Passiflorées. Mém. du Museum vol. IX, S. 190.
46. A. Tassi, Nuove osserv. sui cirri delle Cucurbitacee. Giornale Botan. Italiano, I, 2, 1844.
47. Ders., Note sur les vrilles des Cucurbitacées, Bull. Soc. botan. Fr. IV., 1867, S. 322.
48. Van Tieghem, Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées, Bull. Soc. botan. Fr. XXIX, 1882, S. 277.
49. Tondera, Über den sympodialen Bau des Stengels von *Sicyos angulata*, Sitz.-Ber. d. math. nat. Kl. d. K. K. Ak. d. Wissensch., Wien 1902, S. 317 u. 1903.
50. Jos. Velenovsky, Vergleichende Morphologie der Pflanzen, Teil II, Prag 1907, S. 620 m. 626.
51. Eug. Warming, For greningforhold hos Fanerogamerne. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter V. Raekke, naturwiss. und math. Afdeling, S. 62 m. 76.
52. Worgitzky, Vergleichende Anatomie der Ranken, Flora, Bd. 70, 1887.
53. H. Wydler, Kleinere Beiträge zur Kenntniss einheimischer Gewächse, Flora 1860, S. 359 ff.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [116](#)

Autor(en)/Author(s): Trinkgeld Richard

Artikel/Article: [Beiträge zur Morphologie der Vegetationsorgane der Cucurbitaceen
270-295](#)