Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Polygonaceenblüten.

Von **Raphael Bauer.**

Mit den Tafeln I—III.

Einleitung.

Die neueren Untersuchungen über Urticifloren [1]), Chenopodiaceen [2]), Caryophyllaceen [3]) und polyandrische Blüten [4]) ließen es wünschenswert erscheinen, auch den Blütenbau der Polygonaceen mit neuen Mitteln und ganz besonders nach den neuen Gesichtspunkten der heutigen Morphologie einer Neuuntersuchung zu unterziehen; denn es war zu erwarten, auf diesem Wege zu einer einheitlichen, befriedigenderen Erklärung der beträchtlichen morphologischen Verschiedenheiten in der Blütenstruktur dieser Familie zu kommen, als die bisher geltende es ist.

Mit der Bezeichnung „Polygonaceae" umgrenzt die Systematik eine Pflanzengruppe, die in ihrem Blütenbau zwei Haupttypen aufweist [5]): a) solche, die ein 5-zähliges Perigon, 8—5 Staubblätter und 3—2 Karpiden besitzen; dazu gehören die Eupolygoneae und Coccolobeae, wovon die erstere Tribus mit ca. 207 Arten die größte der ganzen Familie ist; b) Hexamerie in der Blütenhülle, 6- bzw. 9-Zahl im Androeceum und Trimerie im Gynoeceum: Rumiceae, Triplarideae, Eriogoneae, wenn letztere überhaupt den Polygonaceen zuzuzählen sind. Neben diesen beiden Haupttypen laufen noch Formen einher, die teils durch Meio-, teils durch Pleiomerie davon abweichen, so die Tribus Koenigieae,

---

1) Goebel, K. von, Über gepaarte Blattanl., in Flora, N. F. 1911, Bd. IV.

2) Cohn, F. M., Beitr. z. Kenntn. d. Chenopod., in Flora, N. F. 1913, Bd. VI.

3) Kraft, E., Experim. u. entwicklungsgesch. Unters. an Caryophyllaceenblüten, in Flora, N. F. 1917, Bd. IX.

4) Hirmer, M., Beitr. z. Morphol. d. polyandr. Blüten, in Flora, N. F. 1917, Bd. X.

5) Bentham et Hooker, Genera plantarum III, 1. Londini 1880.

eine Anzahl Vertreter der Tribusse Eupolygoneae, Rumiceae und Triplarideae.

Bisher hat man fast ausnahmslos nach dem Vorgang Payers[1] und Eichlers[2] eine Blüte mit dem Diagramm nach der Formel P 3 + 3 A 3 + 3 G 3 als Ausgangsform angesehen[3]; man legte also der morphologischen Deutung der Polygonaceenblüten die 3-Zahl zugrunde, oder, um Eichlers[2] Worte selber zu gebrauchen, „die Blüten der Polygonaceae sollen nach demselben Plane gebaut sein, wie beim Gros der Monokotylen, bald 3-, bald 2-zählig, oft auch in Vermittlung von 2- und 3-Zahl nach $^2/_5$". Wenn auch einige Repräsentanten der Familie in dem einen oder anderen Punkt „Monokotylenmerkmale" aufweisen — Gefäßbündelanordnung, marginale Verwachsung der Kotylstiele bei Pol. bistorta und Pol. sphaerostachyum, auch habituelle Änlichkeit mit den Dioscoraceen[4] — so ist doch zunächst kein Grund vorhanden, gegen die natürlichere Annahme, daß die Polygonaceenblüten nicht auch wie die der anderen Dikotylen vom pentameren Typ abzuleiten sind; allerdings müßte dann das Diagramm anders konstruiert werden, als dies seit Payer und Eichler in den meisten Handbüchern geschieht.

Von den heute noch lebenden Formen der Polygonaceen gibt die Hauptgattung Polygonum am meisten Fingerzeige dafür, wie die Genesis der mannigfaltigen Blütenstruktur der Familie zu denken ist. Sie hat in allen Erdteilen Vertreter und zeigt die Familienmerkmale am ausgeprägtesten. Die einzelnen Arten variieren hier zum Teil so sehr, daß die Varianten fast alle Stellungs- und Zahlenverhältnisse darstellen, die in der Familie überhaupt beobachtet werden, worauf auch schon von Trail[5] hingewiesen wird. Große Variationsbreite haben u. a. Pol. bistorta, Pol. polystachyum, Pol. aviculare, Pol. lapathifolium, Pol.

---

1) Payer, J. B., Traité d'Organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.
2) Eichler, A. W., Blütendiagramme. Leipzig 1875/78.
3) Baillon, Histoire des Plantes, XI. Paris 1892.
Groß, H., Beitr. z. Kenntn. d. Polygonaceen. Diss., in Englers Bot. Jahrb. 1912, Bd. XLIX.
Pax, F., Allg. Morphologie d. Pflanzen. Stuttgart 1890.
Strasburger, Noll, Schenck, Schimper, Lehrb. d. Botanik, [14]. Jena 1919.
Warming, E., Handb. d. syst. Botanik, [3]. Berlin 1911.
Wettstein, R., Handb. d. syst. Botanik, [2]. Leipzig u. Wien 1911.
4) Sueßenguth, K., Beitr. z. Frage d. syst. Anschlusses d. Monokotylen. Diss., in Beih. z. bot. Zentralbl. 1920, Bd. XXXVIII, 2.
5) Trail, J. W. H., Preliminary notes on Floral Deviations in some Species of Polygonum, in Report of the British Ass. 1896.

Persicaria usw. Man vergleiche die Diagramme von Groß[1]), wobei ich jedoch bemerken muß, daß dieselben hinsichtlich der Orientierung zur Abstammungsachse und des Grundrisses zu korrigieren sind.

Von der Gattung Polygonum hat darum die Untersuchung auszugehen. Es wird dabei zu zeigen sein, daß Dédoublement in keinem Falle vorliegt, daß vielmehr in den Stellungs- und Zahlenverhältnissen bei den Polygonaceenblüten nach Goebel[2]) nur die Gesamtsymmetrie zum Ausdruck kommt, die hinwieder auf Verschiedenheiten in den Ernährungsverhältnissen zurückgeführt werden muß.

Methode der Untersuchung.

Zunächst möge noch die Methode der Untersuchung Erwähnung finden. Der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung bieten die Polygonaceenblüten große Schwierigkeiten, einmal wegen der Kleinheit der ersten Anlagen, deren größter Durchmesser oft nur 60—70 Mikra beträgt, dann ganz besonders wegen der tutenartigen Verwachsung der Vorblätter, die die Blüten vollständig umhüllen, so daß man von den letzteren kein deutliches Bild bekommt, wenn erstere nicht entfernt werden. Dabei ist besonders darauf zu achten, daß nicht durch Druck künstliche Vertiefungen erzeugt und vorhandene Organanlagen verändert werden. Die Infloreszenzen werden in Alkohol fixiert, dann mit Kalilauge und Eau de Javelle gebleicht. In Glyzerin wird dann das Material ganz durchsichtig. In Glyzerin muß auch unter beständiger Anwendung von Farben, am besten Ehrlichs Hämatoxylin, präpariert werden. Von da werden die erhaltenen Entwicklungsstadien in Glyzeringelatine nach Kaiser gebracht und in der gewünschten Stellung fixiert. Es lassen sich auf diese Weise die Präparate monate-, ja selbt jahrelang aufbewahren und immer wieder zum Vergleiche heranziehen.

Vergleichende entwicklungsgeschichtliche Untersuchung.

Für die Untersuchung konnte wegen der Unmöglichkeit mit dem feindlichen Ausland in Verbindung zu treten, Material nicht in dem Umfang beschafft werden, wie es wünschenswert gewesen wäre. Herbarmaterial aus den Sammlungen in Berlin, Kopenhagen, Leipzig und

---

1) Groß, H., l. c.

2) Goebel, K. von, Über Symmetrieverhältnisse in Blüten, in Wiesner, Festschrift. Wien 1908.
— Organographie d. Pflanzen, ², I. Jena 1920.
— Entfaltungsbewegungen d. Pflanzen. Jena 1920.

München war entweder zu alt, oder es war zu einer Zeit gesammelt, in der keine jungen Stadien mehr vorhanden waren.

I. Polygonum und Antigonum Leptopus (Tafel I, Fig. 1—14; Tafel II, Fig. 15—21).

Die Infloreszenzen der Gattung Polygonum bestehen aus mehr oder minder kompliziert gebauten Wickeltrauben; die Wickeln stehen in den Achseln von Brakteen, die alle Übergänge aufweisen vom normalen Laubblatt bis zum trockenhäutigen Hochblatt und meist die Divergenz $^2/_5$, seltener $^5/_8$ haben. In der Achsel eines solchen Tragblattes erhebt sich bald nach dessen Anlegung ein transversal gestrecktes Blütenprimordium (Fig. 7), an dessen beiden Polen alsbald in sehr kleinen Zeitintervallen zwei Vorblattanlagen sich bilden (Fig. 13 α, β). Da die Blüten, wie schon erwähnt, in Wickeln stehen und antidrom sind, steht das α-Vorblatt bald rechts, bald links (Fig. 8; die Vorblätter sind der Übersicht halber nur durch Buchstaben angedeutet). Die Vorblattanlagen verbreitern sich und verwachsen schließlich mit ihren Rändern, Nun werden die Vorblätter an ihrer Basis gemeinsam emporgehoben und so zu einem tutenartigen Gebilde, das die ganze Blüte — die inzwischen die meisten Organe auf noch zu beschreibender Weise angelegt hat — samt der Tochterblüte einhüllt (Fig. 2, 2a, 2b, 11).

In der Achsel des β-Vorblattes erhebt sich nun, etwas schräg nach vorne, eine neue Blütenanlage, deren Längsachse mit der der Mutterblüte einen stumpfen Winkel bildet (Fig. 1 *Bl* die Vorblätter sind wegpräpariert). Nun erst wird der neuen Blütenanlage gegenüber das erste Perigonblatt P_1 (Fig. 2, 2a, 2b) angelegt. Es fällt also P_1 nahezu über α; nur bei Pol. orientale fand ich es etwas mehr nach vorne verschoben (Fig. 9) und diese Verschiebung wird im Laufe der Entwicklung bedeutender (Fig. 11), ist aber nicht primär. Wenn nur das β-Vorblatt entwickelt, das α-Vorblatt dagegen unterdrückt wäre, gestaltete sich der Blütenanschluß bei den Polygonaceen analog der Eichlerschen Fig. 10 *A* [1]). Es wurden aber deutlich zwei Vorblattanlagen festgestellt. Auf diese Art des Anschlusses läßt sich keines der Eichlerschen Schemata anwenden, was mit den Verhältnissen am Blütenvegetationspunkt zusammenhängt, worauf später zurückzukommen sein wird.

Gegenüber dem ersten Perigonblatt, etwas schräg nach hinten, rechts bzw. von links der neuen Blütenanlage entsteht das zweite Perigon-

1) Eichler, A. W., l. c.

blatt P_2 (Fig. 3), dem rasch aufeinander, so daß die einzelnen Stadien schwer zu finden sind, in spiraliger Anordnung nach $^2/_5$ Divergenz die übrigen drei Perigonblätter folgen (Fig. 4, 5). Die Blüte kann nun mit einem Dreieck umschrieben werden, dessen Ecken durch P_1, P_2 und P_3 bestimmt sind und dessen Seite P_1, P_2 immer der Abstammungsachse zugekehrt ist, die ebenfalls dreieckigen Querschnitt hat (Fig. 5, 8, 6, 19, 20, 21). Der für das Androeceum und Gynoeceum nach Anlegung der fünf Blütenhüllblätter noch verfügbare Raum des Blütenbodens hat im optischen Querschnitt die Form eines unregelmäßigen Fünfecks (Fig. 5), an dessen Ecken die fünf äußeren Staubblätter angelegt werden, die infolge der noch zu erörternden Symmetrieverhältnisse nicht deutlich die spiralige Anlegungsfolge einhalten, vielmehr fast simultan entstehen. Von den inneren Staubblättern wird zuerst das über P_4 stehende angelegt, dann das über P_3 und zuletzt das über P_5 (Fig. 6 *St*). Die drei Karpiden, die mit dem inneren Staubblattkreis alternieren, entstehen simultan — wenigstens war es nicht möglich, zeitliche Unterschiede festzustellen — und mit ihnen das Ovulum, das vollständig basal inseriert ist. Die Fruchtblätter verwachsen mit ihren Rändern; die Griffel oder wo sie verwachsen bzw. überhaupt nicht ausgebildet werden, die Narben entsprechen der Mitte der Fruchtblätter. Die Blütenachse wird vom Gynoeceum bei zwitterigen Blüten vollständig aufgebraucht. Ganz ebenso verläuft die Blütenentwicklung bei allen Blüten der Familie mit der Formel $P_5\,A\,5 + 3\,G\,3$.

Antigonum leptopus, das zu untersuchen ich Gelegenheit hatte, weil es in den Häusern des Münchener Gartens kultiviert wird, hat die gleiche Norm der Blütenentwicklung. Die Anlegungsfolge der Perigonblätter läßt sich noch längere Zeit feststellen an den deutlichen Größenunterschieden, die sich im weiteren Verlauf der Entwicklung mehr und mehr ausgleichen. Die drei Stamina des inneren Kreises werden deutlich höher angelegt als die äußeren. Jedoch wird die Insertionszone der beiden Staubblattkreise durch interkalares Wachstum gehoben, so daß die sämtlichen Staubblätter schließlich in gleicher Höhe auf einem gemeinsamen Ringwall stehen, der den Fruchtknoten an seiner Basis umgibt.

Der Typ der im Androeceum 8-zähligen Polygonaceenblüten hat also einen 5-zähligen Perigonblattkreis, mit diesem steht in Alternanz ein pentamerer äußerer Staminalkreis, auf diesen folgt ein nicht alternierender 3-zähliger innerer Staubblattkreis und ein mit diesem alternierender trimerer Karpidenkreis. Eine solche Blüte läßt sich nie durch eine Ebene in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften teilen, wie man nach

dem Eichlerschen[1]) Diagrammen annehmen möchte, sondern die Blüten sind asymmetrisch, wenn auch ihre Organanlage im großen und ganzen noch spiralig nach $^2/_5$ erfolgt. Diese Asymmetrie muß aber auch in den Diagrammen zum Ausdruck kommen, wenn anders sie für die morphologische Deutung einen Wert haben sollen.

Diese Ergebnisse stimmen zunächst nicht überein mit denen Payers[2]). Er leitet die Polygonumblüte von der Rheumblüte ab, indem er annimmt, daß ein Sepalum, das seinen Platz zwischen P_3 und P_5 haben müßte, zu einem Vorblatt, dem β-Vorblatt, geworden ist, und das Stamen, das wie die übrigen des äußeren Kreises, ursprünglich dédoubliert gewesen sein soll, infolge des dadurch eingetretenen Platzmangels einfach geblieben sei. Er spricht von einer regressiven Metamorphose. Die Polygonumblüte bestünde demnach aus fünf Kreisen: einem doppelten — äußeren 2-zähligen (P_1 und P_2) und inneren 3-zähligen (P_3, P_4, P_5) — Perigonblattkreis, einem äußeren, scheinbar pentameren, in Wirklichkeit aber trimeren, episepalen und einem mit diesem alternierenden inneren trimeren epipetalen Staminalkreis und schließlich einem wieder mit dem letzteren in Alternanz stehenden Karpidenkreis. Die 5-Zahl soll durch Dédoublement je eines ursprünglich vor P_1 und P_2 nur in 1-Zahl vorhanden gewesenen Stamens entstanden sein.

Die Payersche Annahme, daß die 5-Zahl im Perigon aus dem Rheumdiagramm dadurch entsteht, daß ein Tepalum durch tiefere Insertion zu einem Vorblatt wird, ist, wie Groß[3]) treffend hervorhebt, schon durch die Tatsache widerlegt, daß bei Auftreten der 6-Zahl die beiden Vorblätter erhalten bleiben und daß bei den Coccoloboiden trotz der Hexamerie einzelner Gruppen ebenfalls zwei Vorblätter vorhanden sind. Das Dédoublement betreffend aber weist schon Čelakovsky[4]) darauf hin, daß die Payerschen Figuren Pl. 64[5]) mit dem Texte in Widerspruch stünden, während Groß[3]) „an der Richtigkeit der im Texte gemachten Angaben auf Grund einer Nachuntersuchung an Bistorta vulgaris Hill. nicht zweifeln möchte". Es findet sich aber in seiner Arbeit keine Zeichnung, mit der er seine Behauptung belegen könnte. Nun habe ich weder bei Pol. bistorta L., noch bei einer anderen Spezies

---

1) Eichler, A. W., l. c.

2) Payer, J. B., l. c.

3) Groß, H., l. c.

4) Čelakovsky, L. J., Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemonie, in Sitz.-Ber. d. k. k. böhm. Ges. d. Wiss., math.-nat. Kl. Prag 1894.

5) Payer, J. B., l. c.

Dédoublement evident gefunden. Die Staubblattanlagen alternieren auch bei den Payerschen Figuren sehr gut mit den Sepalen. Daß sie scheinbar paarweise zusammengerückt sind, erklärt sich aus den Verhältnissen am Blütenvegetationspunkt. Die Sektoren vor P_1 und P_2 (Fig. 17), die die anderen Perigonblätter weitaus an Größe übertreffen, sind offenbar die besser genährten — die Blüte hat pleurotrophe Tendenz[1]). Das hat zur Folge, daß sich einerseits auch zwei Karpiden unter allen Umständen in die Richtung P_1—P_2 einzustellen suchen — das dritte Fruchtblatt steht vor dem Stamen, das zwischen P_3 und P_5 seinen Platz hat — und daß ferner die größte Dimension der Blüte die Entfernung P_1—P_2 ist (Fig. 17). Dadurch kommt der schon hervorgehobene unregelmäßig dreieckige dorsiventrale Blütengrundriß zustande, der das paarweise Zusammenrücken der vier diesen Sektoren angrenzenden und daher in ihrem Wirkungsbereich liegenden Stamina bedingt und auch in der Reihenfolge ihrer Anlage beeinflußt. Die pleurotrophe Tendenz ist die zäheste von allen, die sich in der Phylogenie der Familie geltend machen.

Diese Erklärung, die sich an Goebel[1]) anlehnt, läßt zwar auch die Frage nach den inneren Ursachen dieser Verschiedenheit in der Ernährung offen, ist aber eine befriedigendere als die durch Heranziehung eines unbewiesenen Dédoublement möglich gedachte gewaltsame Einordnung in das Schema der 3-Zahl, und läßt, was die Hauptsache ist, eine zwanglose Erklärung des so variabeln Polygonaceendiagramms zu.

Eichler[2]) gibt für das Perigon spiralige Anordnung nach $^2/_5$ an; von da ab sollen alle Kreise 3-zählig sein, der äußere Staminalkreis auf Grund des Payerschen Dédoublement; es soll derselbe „den Übergang bilden, zwischen einem gespaltenen 2- und einem gespaltenen 3-zähligen Kreis". Dieser Theorie werden jedoch durch obige Ausführungen die Grundlagen entzogen.

Neuerdings hat Groß[3]) den Blütenbau der Polygonaceen aufs neue untersucht und schreibt zusammenfassend: „Die Blüten aller Polygonaceen sind zyklisch gebaut, homoiochlamydeisch, im Perianth dizyklisch, trimer oder durch Abort eines äußeren Perianthblattes pseudopentamer,

---

1) Goebel, K. von, Organographie der Pflanzen [1], I. Jena 1913.
— Über Symmetrieverhältnisse in Blüten, in Wiesner, Festschrift. Wien 1908.
— Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1920.
— l. c.

2) Eichler, A. W., l. c.

3) Groß, H., l. c.

diplostemon, im Androeceum und Gynoeceum trimer, seltener dimer bei gleichzeitiger Dimerie des Perianths. Ganz besonders hervorzuheben ist der Umstand, daß das Perianth der Polygonaceen 2-kreisig ist."

„Von besonderem Interesse ist der Umstand, daß ein so fest gefügter Bauplan, wie es der trimere im allgemeinen zweifelsohne ist, in den bei Dikotylen vorherrschenden 5-zähligen — pentamer im weitesten Sinne, also auch sogenannte 2 + 3-Zähligkeit, übergeht." Groß übernimmt kritiklos die Payerschen Angaben und geht infolgedessen von unrichtigen Voraussetzungen aus. Wenn er angibt, an Bistorta vulgaris Hill. dieselben nachgeprüft zu haben, so liefern seine offenbar nur von fertigen Blüten abgenommenen, ganz schematischen Diagramme, die noch dazu den Tatsachen Gewalt antun, keinen Beweis dafür. Daß das Perianth der Polygonaceen nicht 2-kreisig, sondern azyklisch ist, haben vorstehende Untersuchungen zur Genüge gezeigt.

Zu ganz anderen Ergebnissen kommt Schumann[1]). Nach ihm wird nur ein Vorblatt gebildet. Nun bemerkt er aber p. 328: „In der Regel wird aus dem zweiten Blatt des Hauptprimordiums das erste Kelchblatt der Primanblüte. Nur in seltenen Fällen beobachtete ich, daß auch in seiner Achsel ein Blütenprimordium hervorgebracht wird." Dadurch liefert Schumann selbst den Beweis, daß es sich hier nicht um das erste Perigonblatt handeln kann, sondern um ein Vorblatt, das α-Vorblatt, das eben bei genügendem Vorhandensein von Baustoffen fertil werden kann, wodurch eine dichasiale Verzweigung wie bei Rheum und Rumex eingeleitet wird, die sich aber in Wickeln fortsetzt. Solche fertile α-Vorblätter traf ich bei Pol. polystachyum, Pol. bistorta L., Pol. orientale L und Pol. Virginianum L. Es waren die Ausgangsblüten immer gut genährt, was daraus hervorgeht, daß sie durch ihre Größe von den anderen Blüten derselben Pflanze abstachen; bei Pol. orientale war dieselbe sogar einmal im Perigon- und äußeren Staubblattkreis 7-zählig (Fig. 12; die Vorblätter sind nur mit α und β angedeutet). Daß dieser letztere Einzelfall mit der Dédoublement-Theorie nicht erklärt werden kann, möge nur nebenbei erwähnt werden.

Sodann sollen nach Schumann die Blütenorgane bei den Polygonaceen in absteigender Reihenfolge angelegt werden. Auf zwei axoskope Blütenhüllblätter P_1 und P_2 folgt zunächst das über P_4[2]) stehende, dem inneren Kreise angehörende Stamen, sodann unterhalb des letzteren P_4. Sehr bald entstehen vor P_1 und P_2 Wülste, die später in je

1) Schumann, K., Neue Untersuchungen üb. d. Blütenanschluß. Leipzig 1890.
2) P_4 ist nach Schumann also P_3.

zwei Kalotten zerfallen, also dédoublieren; vorne erscheint erst P_3 als genetisch viertes Perigonblatt und über ihm wieder ein querer Wulst, der durch Teilung abermals zwei Kalotten aus sich erzeugt, das mit P_3 und P_5 alternierende Stamen und das vor P_3 stehende des inneren Staminalkreises. Zuletzt entsteht P_5 und über ihm das letzte Stamen des inneren Kreises. Ausgenommen die Befunde betreffend die Orientierung der Blüte zur Abstammungsachse, die mit den meinigen übereinstimmen, konnte ich trotz oftmaligen Nachprüfens für die Angaben Schumanns keine Bestätigung finden, vollends nicht für das Entstehen der erwähnten beiden Stamina des äußeren und des inneren Staubblattkreises aus einem gemeinsamen Primordium. Stadien, wie seine Figuren Taf. VII, 29 und 30 darstellen, habe ich niemals gesehen.

Čelakovsky[1]) nimmt echte 6- bezw. 5-Zähligkeit im Perigonblatt- und ersten Staminalkreis an und kommt zu diesem Ergebnis durch die Postulierung eines negativen Dédoublement, das bewirkt wird durch die Tendenz zur 3-Zähligkeit in der ersten Anlage der Blüten. Es wollen sich 3-zählige Quirle statt des 5-zähligen bilden und bei den tetrameren Blüten dimere Quirle statt des 4-zähligen; daher das paarweise Zusammenrücken im ersten Entwicklungsstadium. Der erste Staminalkreis ist nur einem 3-zähligen Kreise genähert, nicht aber aus ihm durch positives Dédoublement entstanden. Das Dédoublement ist vielmehr, wie überall, auch bei den Polygonaceen ein negatives; weil der 5-zählige Perigonkreis durch Schwinden eines Gliedes ein komplexer ist, müssen auch im 6-zähligen Staminalquirl die über diesem geschwundenen Perigonblatt gelegenen zwei Glieder sich vereinigen oder in eins zusammenziehen. Dadurch wird die Alternanz etwas gestört, was zumal dann geschieht, wenn der zweite Staminalkreis und der Karpidenkreis trimer auftreten. Überdies will Čelakovsky die beiden Staubblattkreise in einen nach $^3/_8$ gebildeten Zyklus zusammenfassen.

Dazu ist zunächst zu bemerken, daß nach Goebel[2]) der innere Staubblatt- und der Karpidenkreis mit den übrigen Blütenorganen gar nicht alternieren müssen, wie unten noch zu zeigen sein wird. Es dürfen

---

1) Čelakovsky, L. J., Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdiplostemonie, Sitz.-Ber. d. k. k. böhm. Ges. d. Wiss. math. nat. Kl. Prag 1894.
— Über den phylogenetischen Entwicklungsgang d. Blüte u. über d. Ursprung d. Blumenkrone, in Sitz.-Ber. usw. Prag 1896, 1900.
— Über 8zähl. Zykl. pentam. veranlagt. Blüten, in Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, Bd. XXXIII.

2) Goebel, K. von, l. c.

ferner die gleichen phylogenetisch gedachten Vorgänge nicht unter allen Umständen in die Ontogenese aller Blüten hineingedeutet werden, wie Čelakovsky dies tut; vielmehr hat sich die Morphologie in erster Linie an die Tatsachen der Einzelentwicklung zu halten. Diese bieten aber bei den Polygonaceen für die Annahme eines negativen Dédoublement keinen Anhaltspunkt. Goebel[1]) weist darauf hin, daß Blütensprosse durch die Begrenztheit ihres Wachstums prinzipiell von vegetativen Sprossen verschieden sind, daß sie vielmehr geschlossene Systeme sind, die die verschiedensten Entwicklungsmöglichkeiten zulassen, von denen das negative Dédoublement, wenn es mit Reduktion gleichbedeutend ist — ein negatives Dédoublement als solches gibt es nicht —, nur eine der vielen möglichen darstellt. Maßgebend ist immer die einzelnen Organen oder ganzen Organkomplexen zur Verfügung stehende Menge von Baustoffen. Diese können sich aus bisher unbekannten Gründen gleichmäßig verteilen, wodurch radiäre Blüten entstehen; es können aber auch einzelne Sektoren bevorzugt oder benachteiligt werden, wodurch dann asymetrische, dorsiventrale Blüten entstehen. Das läßt sich Schritt für Schritt bei den Polygonaceenblüten verfolgen.

Ein bei den Polygonaceen in der Versorgung mit Baustoffen bevorzugter Organkomplex ist der Fruchtknoten und der innere Staminalkreis. Goebel hat als erster in der ersten Auflage seiner Organographie die Vermutung ausgesprochen, daß bei Cucurbita die 3-Zahl der Staubblätter in Beziehung zur 3-Zahl der Fruchtblätter stehen könnte. Hirmer[2]) hat dann diese Beziehung für die trigynen Hypericum- und Cistaceen-Arten dargetan und Goebel[3]) neuerdings für die Tropaeolumblüte. Bei den Polygonaceen ist, wo ein 3-zähliger Fruchtknoten gebildet wird, auch ein 3-zähliger, mit diesem alternierender innerer Staminalkreis vorhanden, der sich bei der Gattung Polygonum — ausgenommen Pol. Hydropiper — sogar durch extrorse Antheren ausgezeichnet, während die des äußeren Kreises intrors sind. Diese Verschiedenheit ist erst eine nachträglich gewordene, die bei der Anlage noch nicht vorhanden ist, und zwar ist sie in letzter Linie hervorgerufen durch stärkeres Wachstum der Außen- resp. Innenseite des Konnektivs. Eine Ursache für diese auffallende Tatsache kann nicht angegeben werden, wie auch für die Lauraceen, wo ähnliche Ver-

---

1) Goebel, K. von, Organographie der Pflanzen [1], I. Jena 1898/1901.

2) Hirmer, M., Beitr. z. Morphologie d. polyandr. Blüten, in Flora, N. F. 1917, Bd. X.

3) Goebel, K. von, Entfaltungsbew. d. Pflanzen. Jena 1920.

hältnisse obwalten, ein Erklärungsversuch meines Wissens bisher nicht vorliegt. Vom teleologischen Standpunkt aus ist es für den Vorgang der Verstäubung belanglos, ob die Thecae mehr nach außen oder nach innen gewendet sind. Der Effekt bleibt in beiden Fällen der gleiche, mag Wind- oder Insekten- oder Selbstbestäubung für die betreffende Blüte das Normale sein. Diese drei Stamina stehen in Bezug auf das Perigon vor P_5, P_4 und das dritte vor P_3, aber etwas gegen P_1 verschoben. Im übrigen sind jedoch diese drei Staubblätter gegenüber den anderen die besser ernährten, was daraus hervorgeht, daß sie, obwohl zuletzt angelegt, länger und stärker werden und auch zuerst stäuben. Sie nehmen gleichsam teil an den Baumaterialien, die das Gynoeceum an sich zieht. Wenn nun der Fruchtknoten dimer wird, fällt auch in der Regel ein Staubblatt des inneren Kreises aus, und zwar das schief vor P_3 stehende (Fig. 15, *II*). Daraus kann man schließen, daß auch das nach vorn stehende Karpell abortiert. Bei Pol. orientale ist dasselbe zuweilen noch angelegt, aber es verkümmert später; normal wird es überhaupt nicht mehr angelegt (Fig. 10 u. 11). Die gleichen Verhältnisse finden sich bei Pol. aviculare, wenn das Gynoceum 2-zählig wird. Da der Blütenvegetationspunkt ein geschlossenes System bildet, kann der Abort auch über P_5 eintreten, wie ein Einzelfall von Pol. bistorta gezeigt hat. Es können aber aus dem gleichen Grunde auch mehr als drei Staubblätter auftreten, wie ein Fall von Pol. equisetiforme zeigt, das ohnehin sehr zu Pleiomerie neigt (Fig. 14). Es waren hier im inneren Kreis vier wohl ausgebildete Stamina vorhanden, bei denen die Basis der Filamente stark verbreitert war. Die Reduktion des inneren Staminalkreises geht aber noch weiter. Bei den letzten Blüten der Wickel am Ende der Blütezeit war derselbe bei Pol. lapathifolium und Pol. Persicaria vielfach ganz geschwunden; und wenn, wie bei Pol. amphibium, die Blüte durch Ablast des Gynoeceums zur Diklinie neigt, schwindet auch der innere Staminalkreis vollständig, selbst wenn ein Fruchtknoten noch ausgebildet wird. An Pol. viviparum, bei dem nach Schulz gynomonözische und gynodiözische Blüten vorkommen sollen, fand ich keine Reduktion im inneren Staminalkreis. Wegen tauben Pollens sind aber die Blüten gewöhnlich unfruchtbar; die Samenanlage hingegen scheint nach von mir angefertigten Mikrotomschnitten normal zu sein. Die Fruchtknotenadaption des inneren Staminalkreises kann so ausgeprägt sein, daß derselbe noch bleibt, während der äußere

1) Hunger, E. H., Über einige vivipare Pflanzen und die Erscheinung d. Apogamie bei denselben. Bautzen 1887.

2) Nach Knuth, P., Handb. d. Blütenbiologie, Bd. II, 2. Leipzig 1899.

bis auf zwei Glieder schwindet. Solche Diagramme konnte ich mehrere feststellen an einer Standortsvarietät von Pol. aviculare, die in Lochhausen auf ganz ausgetrocknetem, kiesigem Boden ein kümmerliches Dasein fristete. Wahrscheinlich handelte es sich um Pol. aviculare f. neglectum (Bess.). Vor P_1 und P_2 (Fig. 15 *I*), also an den geförderten Flanken, stand nur mehr je ein Staubblatt, die drei inneren waren vollzählig vorhanden. Die winzigen Blüten — die Entfernung von $P_1 - P_2$ betrug in aufgeblütem Zustand nur 1,5 mm — waren trotz der starken Reduktion im Androeceum fruchtbar, was weiter nicht verwunderlich ist, da die Bestäubung hauptsächlich durch die inneren Antheren erfolgt, die sich über die Narben neigen. Auch war ziemlich reiche Nektarabsonderung festzustellen, entgegen den Angaben von Knuth[1]), und bei Vornahme der Zuckerreaktion mit Fehlingscher Lösung erfolgte immer ein deutlicher Niederschlag von Kupferoxydul. Auch bei Pol. Persicaria und Pol. lapathifolium fand ich bei Öffnung kleistogamer Blüten reichlich Nektar vor. Teleologisch ist diese Tatsache unerklärlich. Es muß sich hier um einen Stoffwechselvorgang handeln, der bei anderen Pflanzen, die auf Insektenbesuch angewiesen sind, allerdings zu deren Anlockung dienen kann, aber primär nicht diesen Zweck hat. Es ist einleuchtend, daß bei so großer Selbständigkeit, wie wir sie an dem Organkomplex „Fruchtknoten — innerer Staminalkreis" beobachten, eine Alternanz mit den übrigen Blütenorganen nicht mehr eintreten muß.

Es wurde versucht, an Kulturen von Pol. aviculare Meiomerie und Pleiomerie in den Blütenkreisen hervorzurufen. Hunderte von Pflanzen wurden teils auf Sand kultiviert und nur spärlich mit destilliertem Wasser gegossen, teils fortwährend entblättert, teils in Knopscher Nährlösung kultiviert, ferner wiederholt abgeschnitten und als Stecklinge verwendet: es ließen sich aber keine Reduktionen erzielen. Die Hungerformen setzten weniger Blüten an, blieben aber meist normal. Wie es scheint, gibt es von Pol. aviculare Formen, die gegenüber äußeren Einflüssen sehr zähe sind.

Die Beeinflussung der Blütenstruktur durch den Fruchtknoten ist aber nicht die einzige Ursache von Schwankungen in den Zahlenverhältnissen bei den Polygonaceenblüten. Es können neben dieser Fruchtknotenadaption noch andere Vorgänge einhergehen, wodurch die verschiedensten Resultate zustande kommen. Es wurde schon hervorgehoben, daß die durch P_1 und P_2 bestimmten Sektoren die meist

---

1) Knuth, P., l. c.

bevorzugten sind und daß zwei Karpiden sich in ihre Mediane einstellen, daß ferner diese beiden bei Reduktion in Gynoeceum immer erhalten bleiben. Die Sektoren vor P_3, P_4 und P_5 können durch reduzierende Tendenzen beeinträchtigt werden, wodurch dann im Perigon 4- und 3-zählige Blüten entstehen, und zwar ist es je nach den Arten bald der eine, bald der andere oder zwei zugleich. Es kann aber auch ein Sektor eingeschaltet werden, nämlich zwischen P_1 und P_3 (Fig. 12 u. 18), die dann auseinander rücken. Für beide Vorgänge sind wiederum in Ernährungsdifferenzen die Ursachen zu suchen, was am deutlichsten beim Vorkommen von Abweichungen von der sonst gewöhnlichen Zahl im Perigon und durch das Experiment gezeitigt werden kann.

Unter dem Gesichtswinkel der Reduktion wurde zunächst Pol. Hydropiper L. untersucht. Bei dieser Art kommen Blüten mit 5-, 4- und 3-zähligem Perigon vor. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zeigt, daß von der Anlage der Vorblätter bis zur Anlage des dritten Perigonblattes alles genau so verläuft, wie es als typisch für die Gattung angegeben wurde. Das vierte Perigonblatt wird in vielen Fällen noch angelegt (Fig. 19), verkümmert jedoch oft, oder es wird überhaupt nicht mehr angelegt (Fig. 20). Die Dominanz der beiden Sektoren vor P_1 und P_2 zeigt sich wieder darin, daß die an ihren Einflußbereich grenzenden Staubblattpaare noch angelegt werden. Das nach vorn fallende Staubblatt des inneren Kreises, das übrigens auch intrors ist, bleibt unter der Einwirkung des Fruchtknotens, der sich wieder in die Richtung P_1—P_2 stellt, als einziges erhalten. Abortiert schon P_4, so bleibt ein 3-zähliges Perigon übrig (Fig. 20); bleibt P_5 aus, ein 4zähliges (Fig. 19); es kann aber auch ein 5-zähliges Perigon gebildet werden (Fig. 21), und wir haben dann das Diagramm von Pol. minus Huds, Pol. mite Schrank, Pol. Persicaria L., Pol. lapathifolium L. usw. Im Perigon 4-zählige Diagramme finden sich allenthalben als Ausnahmen bei den verschiedenen Sektionen, die bald mehr bald weniger dazu neigen. Konstant 4-zähliges Perigon haben Pol. Viginianum L., das auch von mir untersucht wurde, Pol. filiforme Thunb., Pol. atraphaxoides Thunb. u. a.

Es wurde nun versucht, diese Reduktionen im Perigon bei Pol. lapathifolium künstlich hervorzurufen. 350 Pflanzen, die aus Samen herangezogen wurden — die Samen keimen, nebenbei bemerkt, leicht in der Dunkelheit, während sie am Licht zum großen Teil nicht austreiben —, wurden auf verschiedene Weise unter ungünstigen Bedingungen kultiviert. Auf ausgewaschenem Sand mit destilliertem Wasser spärlich gegossen, erhielt ich spärlich blühende Kümmerformen, aber

keine Reduktionen. Das gleiche war der Fall, wenn von den Kotyledonen ab die Blätter gleich nach dem Entstehen entfernt wurden. Dunkel gehaltene Pflanzen gingen regelmäßig bald ein. Resultate erhielt ich erst, als gut genährte Pflanzen in den Schwitzkasten gebracht wurden. Sie trieben lange Internodien und verbrauchten offenbar dazu viel Nährmaterial. Hier erhielt ich auch in größerer Anzahl Diagramme mit 4-zähligem Perigon, sogar ein solches mit 3-zähligem (Fig. 16), das an Koenigia Jslandica L. erinnert, für welche 4- und 3-Zähligkeit angegeben wird. Daß es sich bei letzterer Form um eine erblich gewordene Reduktionserscheinung handelt, wird um so wahrscheinlicher, wenn man bedenkt, daß dieses unscheinbare Pflänzchen unter äußerst bescheidenen Verhältnissen wächst. Auffallend am genannten Resultat ist wieder, daß trotz der starken Reduktion im Perigon und äußeren Staminalkreis durch Fruchtknotenadaption die zwei Stamina des inneren Kreises erhalten bleiben.

Es ist denkbar, daß solche Reduktionen, die hier künstlich verursacht wurden, die aber auch in der Natur häufig vorkommen, bei verschiedenen Formen erblich geworden sind und dann die Norm der Blütenbildung darstellen.

Einschaltung eines Sektors zwischen P_1 und P_3 konnte durch äußere Einflüsse nicht bewirkt werden. Es wurden aber Beispiele hierfür festgestellt bei Pol. orientale (Fig. 12), Pol. equisetiforme Sibth. und in großer Zahl bei Pol. polystachyum. Bei den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen bin ich auf eine solche Blüte leider nicht gestoßen, obwohl sie an jedem Zweige sich finden und in fertigem Zustand schon durch ihre Größe — was wieder auf die Ernährung Rückschlüsse zuläßt — von den normalen Blüten abstechen. Man könnte einwenden, daß dieses sechste Perigonblatt ein petaloid gewordenes Staubblatt sei. Es finden sich allerdings unter diesen im Perigon 6-zählig gewordenen Blüten solche, die im äußeren und trotz der Anwesenheit von drei Karpellen auch im inneren Staminalkreis um ein Glied reduziert sind. Aber es muß auch hier wieder daran erinnert werden, daß in einem geschlossenen System, wie die Blüten es sind, mit von vorneherein begrenzter Menge von Baustoffen, Organe ausbleiben können. Überdies finden sich Blüten genug, die im Perigon und äußeren Staminalkreis 6-zählig, im inneren Staubblatt- und im Fruchtblattkreis 3-zählig sind, für die also obiger Einwand nicht zutrifft. Daß gerade zwischen P_1 und P_3 das sechste Perigonblatt eingeschaltet wird, geht daraus hervor, daß P_6 an den Rändern von P_1 einerseits und P_3 andererseits überdeckt wird, also mehr zentralwärts

steht und infolgedessen auch bei der ersten Anlage höher inseriert sein mußte, während P_3 in der normalen Blüte von P_1 gedeckt wird, P_5 dagegen übergreift. Auch der spiraligen Anordnung zufolge muß P_6 zwischen P_1 und P_3 zu stehen kommen.

Diese Verhältnisse leiten über zu den

II. Rumiceae,

wo sie die Norm bilden.

a) Rheum (Taf. II, Fig. 22—27).

Die Infloreszenzen entstehen in den Tragblättern, anfangs gewöhnlich dichasial, setzen sich aber dann in Wickeln fort. Payer[1]) gibt für Rheum undul. das Vorhandensein eines Vorblattes an und zeichnet auch ein solches. Obwohl Rheum undulatum L. nachuntersucht wurde, konnte nie eines festgestellt werden. Auch Wydler[2]) betont das Fehlen der Vorblätter bei Rheum und Rumex. Die Reihenfolge in der Anlage der drei ersten Perigonblätter ist die gleiche wie bei Polygonum. P_1 und P_2 entstehen axoskop, P_3 ist nach vorne gerichtet. Die Anlegungsfolge der noch fehlenden Perigonblätter ist eine sehr rasche und konnte von mir nicht Schritt für Schritt verfolgt werden. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß sich die spiralige Anordnung fortsetzt und P_4 zwischen P_1 und P_2 entsteht wie bei Polygonum, P_5 zwischen P_2 und P_3, P_6 zwischen P_1 und P_3 wie bei Pol. polystachyum. Der noch für die übrigen Organe zur Verfügung stehende Teil des Blütenbodens hat jetzt im optischen Querschnitt die Form eines Sechseckes, das insofern regelmäßig ist, als drei längere Seiten mit drei kürzeren abwechseln. Da die Ecken die Orte für die Staubblattanlagen sind, wie bei Polygonum, müssen letztere paarweise zusammengedrängt sein, entstehen aber nicht aus einem gemeinsamen Primordium, wie aus den Payerschen Figuren entgegen seiner eigenen Interpretierung deutlich hervorgeht und auch von mir festgestellt werden konnte (Fig. 22, 23). Zum pleurotrophen Faktor bei Polygonum kommt bei Rheum noch ein hypotropher, der im Sektor vor P_3 zur Auswirkung gelangt (Fig. 18). Es ist einleuchtend, daß die Folge davon eine ziemlich gleichmäßige Entwicklungsförderung der jeweils im Wirkungsbereich eines Sektors gelegenen Staubblattpaare ist, wodurch auch die spiralige Anordnung in der Entstehung gestört oder wenigstens

---

1) Payer, J. B., l. c.

2) Wydler, H., Über symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen, in Flora 1885, Bd. XXXIV.

verdeckt und so der Anschein eines Dédoublement erweckt werden kann. Die Spiraltendenz tritt jedoch im inneren Staminalkreis wieder deutlich hervor. Hier setzt sich die Entstehung der einzelnen Glieder wieder in der gleichen spiraligen Richtung fort, in der die Anlage der Perigonblätter begonnen hat. Die Payerschen Figuren entsprechen den Tatsachen, mit Ausnahme des Vorblattes in Fig. 3 Pl. 65 und Fig. 7, wo die Stamina des inneren Kreises auf gleicher Höhe wie die des äußeren entstehend dargestellt sind, während sie sicher höher angelegt werden (Fig. 25). So wenig wie die Polygonumblüten, sind die von Rheum symmetrisch, da die drei äußeren Perigonblätter auch im fertigen Zustande nicht gleiche Größe und Form — P_1 ist immer etwas haubenförmig — haben, wenn sie sich auch dem radiär-symmetrischen Typ nähern.

Bei Rheum kommen wie bei Polygonum durch Änderung der Zahlenverhältnisse im Gynoeceum und infolgedessen auch im inneren Staminalkreis sowie durch Einschiebung von Sektoren im Perigon und äußeren Staubblattkreis die verschiedensten Variationen in der Blütenstruktur zustande.

Bei Rheum Emodi Wall., einer der größten Rheumarten, finden sich häufig Blüten (Fig. 26) mit 4 Fruchtblättern und mit diesen alternierenden 4 inneren Staubblättern. Auch die beiden äußeren Kreise weisen in solchen Fällen vielfach Vermehrung der Sektorenzahl auf. Es konnten Blüten mit 7 und 8 Perigonblättern und damit alternierenden Staubblättern festgestellt werden. Bei Rheum palmatum (Fig. 27) dagegen wurden häufiger Blüten mit nur zwei Fruchtblättern gefunden, wobei der innere Staubblattkreis bis auf ein Glied reduziert war; der Perigon- und äußere Staminalkreis waren normal 6-zählig. Diese Tatsachen werfen auch Licht auf Calligonum, das normal vier Karpiden hat.

Verringerung der Perigonkreisglieder dadurch, daß der Sektor zwischen P_1 und P_3 ausfällt, hat wieder das Zustandekommen des Polygonumdiagramms zur Folge, wie ein durch Fig. 24 dargestellter Fall von Rheum undul. deutlich zeigt. Bei

b) Rumex (Taf. II, Fig. 28, 29)

deckt sich, abgesehen von Gynoeceum und inneren Staminalkreis die Blütenentwicklung mit der von Rheum vollständig. Wie dort, so nähert sich auch hier der Grundplan durch Einschiebung eines Sektors und Förderung des Sektors vor P_3 dem radiär symmetrischen Typ (Fig. 28); doch kommt bei Rumex Scutatus (Fig. 29) trotz der 6-Zähligkeit der Polygonum-Typ durch Förderung der Flanken P_1

und P_2 und Zurückbleiben von P_3 wieder deutlich zum Durchbruch. Rumex ist in vielen Arten polygam geworden; mit dem Schwinden des Gynoeceums ist auch der innere Staminalkreis vollständig geschwunden. Es soll sogar bei einer Anzahl von Rumexarten, besonders Rumex acetosa, Parthenogenesis vorkommen; doch ergaben die Untersuchungen von Roth[1]) keine sicheren Resultate. Bei Rumex comosus f. subacaulis[2]) ist die Blütenhülle 4-zählig, ebenso der Staminalkreis, während das Gynoeceum dimer ist. Ähnliche Verhältnisse finden sich bei

c) Emex,

dessen Blütenentwicklung ganz die von Rumex ist. Bezüglich des interessanten Aufbaus der Pflanze kann auf Eichler[3]) und auf Murbeck[4]) verwiesen werden, deren Angaben ich bestätigen kann. Hier interessiert nur die Tatsache, dass Emex spinosa (L.) Campdera, das, obwohl meist polygam, auch Zwitterblüten aufweist und in seinen männlichen Blüten gewöhnlich 6-zählig ist, auch solche mit 4-zähligem Perigon und Staubblattkreis hat und das unter Bedingungen, die wieder Licht werfen auf die Ursache der Reduktion. Die kurze Hauptachse endigt mit einer männlichen Infloreszenz, die meist einen subterranen Ausgangspunkt hat. Da die Achsen höherer Ordnung sich im Verhältnis zur Hauptachse mächtig entwickeln, fließt ihnen von Anfang an der Hauptnahrungsstrom zu, die terminale männliche Infloreszenz wird dadurch mit Baustoffen weniger gut versorgt. Sie ist darum meist auf einen einzigen Doppelwickel reduziert, die Antheren der Blüte werden, worauf schon Battandier[5]) aufmerksam gemacht hat, kleiner als die der aërischen, und die Blüten selber sind fast durchgehends durch sektorweise Reduktion 4-zählig. Möglicherweise wirkt bei der Reduktion noch der Umstand mit, daß die Stiele der subterran inserierten Blüten, um die Erdoberfläche zu erreichen, länger werden müssen als die der aërischen. Wenn auch die Streckung des Stiels erst nach der Anlage der Blütenorgane erfolgt, so ist es doch denkbar, daß sich in diesem einzelnen Falle

---

1) Roth, Fr., Die Fortpflanzungsverhältnisse bei Rumex, in Verh. nat. Ver. preuß. Rheinl. 1907, Bd. LXIII.

2) Meißner, in de Candolle, Prodromus Syst. Nat. Regni veget. XIV. Paris 1856/57.

3) Eichler, A. W., l. c.

4) Murbeck, S., Über einige amphikarpe nordwestafrikan. Pflanzen, in K. Vetensk. Akad. Forh. 1901.

5) Battandier, A., Sur quelques cas d'Hétéromorphisme, in Bulletin de la Société Bot. de France, XXX, 2e Sér., V. Paris 1883.

Blüte und Blütenstiel in ein ohnehin spärlich vorhandenes, aber für beide von vorneherein gegebenes Maß von Baustoffen teilen müssen. Inwieweit in letzterer Beziehung ein Zusammenhang besteht, soll durch weitere Versuche geprüft werden.

Die Tetramerie ist konstant geworden bei

d) Oxyria (Taf. III. Fig. 30, 31).

Die Blütenentwicklung geht aus den Figuren hervor. Vorblätter sind nicht vorhanden. Die Wickeln nehmen ihren Ursprung aus den Brakteen — hier wegpräpariert —. Gegenüber der jungen Tochterblüte entsteht wieder P_1, dann diesem gegenüber P_2, vorne zwischen P_1 P_3, und diesem gegenüber P_4. Damit ist die Blütenhülle fertig, und es entstehen rasch nacheinander die 4 äußeren und 2 inneren Staubblätter, die wieder mit 2 Fruchtblättern in Alternanz stehen. Die Blüte ist zur Abstammungsachse so orientiert wie die 4-zähligen Polygonaceenblüten, nämlich P_4 ist axoskop und nicht P_2, wie Eichler[1]) und Groß[2]) zeichnen. Der dimere Fruchtknoten hat sich wieder in die Sektoren P_1—P_2 eingestellt. Die Zahlenverhältnisse sind sehr konstant. Fälle von Meio- oder Pleiomerie konnten nicht festgestellt werden.

III. Eriogonum (Taf. III, Fig. 32—37).

Wenn man die Monographie der Polygonaceen von Meißner in de Candolle in bezug auf die Zahlenverhältnisse in den Blüten überblickt, so findet man überall große Schwankungen. Die einzelnen Arten gehen wirklich ineinander über. Umso auffallender ist die Konstanz der Blütenstruktur bei den Eriogoneen. Sie haben, außer der äußeren Uebereinstimmung im Blütenbau, gar nichts mit den Polygonaceen gemeinsam. Die Ochrea, das ausgeprägteste Familienmerkmal, fehlt ihnen völlig. Die Infloreszenzen sind Dolden, wie Dammer[3]) richtig angibt, und nicht Pleiochasien wie Groß[4]) zu unrecht behauptet. Aus Mikrotomschnitten an Eriog. umbellatum, racemosum und compositum geht dies deutlich hervor. Jede Blüte hat zwei Vorblätter (Fig. 34), die auch nur durch Mikrotomschnitte klar nachgewiesen werden können. Der Blattcharakter dieser Gebilde ist kaum zu bezweifeln, da sie eigene Leitbündel besitzen (Fig. 35). Aus den Achseln der Vorblätter erfolgt

1) Eichler, A. W., l. c.
2) Groß, H., l. c.
3) Dammer, U., Zur Morphologie d. Eriog., in Ber. D. Bot. Ges. 1890, Bd. VII.
4) Groß, H., l. c.

aber keine weitere Verzweigung mehr, sie sind nicht fertil. Die Blütenentwicklung ist allerdings mit der von Rheum identisch (Fig. 32, 33). Doch zeigt der Bau der Samenanlagen wieder bedeutende Unterschiede (Fig. 36, 37). Der Nucellus aller von mir auf Mikrotomschnitten untersuchten Polygonaceen weist eine äußere Zellschicht auf, die sehr plasmareich und nach Goebel[1]) als Epithel zu bezeichnen ist. Strasburger[2]), der Pol. divaricatum untersuchte, spricht von einer Epidermis, hebt aber diese Zellschicht nicht besonders hervor. Allerdings untersuchte Strasburger damals noch mit einfacheren Mitteln. Während nun die Zellen des Nucellus durch die Bildung des Embryo und des Endosperms resorbiert werden, bleibt diese Schicht inhaltsreich und wird nicht aufgebraucht. Besonders deutlich ist das zu sehen auf Schnitten von Fag. escul., die mit Haidenhainschem Hämatoxylin gefärbt sind. Ob wir es hier mit einer auch für Linum festgestellten Erscheinung zu tun haben oder mit Perisperm, das von Johnson[3]) den Polygonaceen zugeschrieben wird, konnte noch nicht festgestellt werden.

Bei Eriogonum ist wohl auch wie bei Polygonum die Samenanlage atrop, aber das Epithel gehört hier nicht dem Nucellus, sondern dem inneren Integument an und wird mit der Bildung des Embryo und Endosperms resorbiert und obliteriert. Auf Grund der geringen Zahl der untersuchten Species dieser Unterfamilie ist es nicht möglich, die Familienmerkmale gegeneinander abzuwägen. Nur eine neue umfangreiche und eingehende Untersuchung könnte zeigen, ob die Eriogoneen als Unterfamilie der Polygonaceen weitergeführt werden müssen, oder ob sie, was wahrscheinlicher ist, eine selbständige Familie sind.

Die Ergebnisse der Untersuchung lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Bei den Polygonaceen ist Dédoublement im äußeren Staminalkreis nicht vorhanden. Nicht die 3-Zahl, sondern die 5-Zahl liegt dem Bauplan der Ausgangsform zugrunde. Das theoretische Diagramm ist das in Fig. 46 und 47 dargestellte.

2. Die Stellungs- und Zahlenverhältnisse des inneren Staminalkreises werden bedingt durch die Stellungs- und Zahlenverhältnisse des Fruchtknotens.

3. Vermehrung und Verminderung der Blütenteile erfolgt sektorweise.

---

1) Goebel, K. von, Organographie d. Pflanzen [1], I. Jena 1898—1901.

2) Strasburger, E., Die Angiosperm. u. Gymnosp. Jena 1879.

3) Lotsy, J. P., Vortr. üb. bot. Stammesgesch., Bd. III. Jena 1911.

4. Durch Experiment sowohl wie durch Beobachtung konnte gezeigt werden, daß diese Vermehrung resp. Verminderung der Sektoren durch Ernährungsschwankungen verursacht wird.

5. Die Zugehörigkeit der Eriogoneen zu den Polygonaceen ist zweifelhaft.

Figurenerklärung.

P = Perigonblatt. — Pa, Pi = äußeres, inneres Perigonblatt. — st = Glieder des äußeren Staminalkreises; St = Glieder des inneren Staminalkreises. — C = Fruchtknoten. — Bl = Blütenanlage. — α, β = α- bzw. β-Vorblatt. — Mit den Indizes P_1, P_2, P_3 usw. ist die zeitliche Anlegungsfolge ausgedrückt.

Die jüngeren Stadien sind 250mal, die älteren 180mal vergrößert.

Tafel I (Fig. 1—14).

Fig. 1—6. Polyg. cilinode.
Fig. 7 u. 8. Polyg. Sachalinense.
Fig. 9—12. Polyg. Orientale.
Fig. 13. Polyg. affine.
Fig. 14. Polyg. equisetiforme.

Tafel II (Fig. 15—29).

Fig. 15. Polyg. aviculare.
Fig. 16. Polyg. lapathifolium.
Fig. 17 u. 18. Theoretische Diagramme.
Fig. 19—21. Polyg. Hydropiper.
Fig. 22—26. Rheum undulatum.
Fig. 27. Rheum palmatum.
Fig. 28. Rumex patientia.
Fig. 29. Rumex scutatus.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 115

Autor(en)/Author(s): Bauer Raphael

Artikel/Article: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Polygonaceenblüten 273-292