Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von **K. Goebel.**

21. Scheinwirtel [1]).

(Mit 8 Abbildungen im Text.)

Wer die Versuche, die Mannigfaltigkeit der Pflanzengestalten auf ihre Ausgangsformen zurückzuführen verfolgt, dem wird aufgefallen sein, daß in den letzten Jahren und Jahrzehnten die Vegetationsorgane gegenüber den Fortpflanzungsorganen auffallend in den Hintergrund getreten sind. Es mag dies damit zusammenhängen, daß man annahm, die ersteren seien durch „Anpassung“ so veränderlich, daß es sich nicht lohne, genetischen Zusammenhängen nachzugehen. Statt die Gestaltungsverhältnisse innerhalb einer Gattung oder einer Familie zu verfolgen, zog man auch vielfach vor, über den Zusammenhang der großen Gruppen untereinander zu spekulieren. Daß das aber ein Problem ist, das der Lösung viel größere — und einstweilen meist unübersteigbare — Hindernisse entgegensetzt, als das, die Gestaltung der Vegetationsorgane innerhalb einer kleineren systematischen Gruppe genetisch zu verstehen, ist klar.

Die folgenden Untersuchungen möchten in der letzteren Richtung einen kleinen Beitrag geben, indem sie zeigen, wie die wechselnden Anordnungsverhältnisse der Blätter innerhalb einer Gattung zustande gekommen sind.

Und zwar handelt es sich dabei zunächst um solche Blattstellungen, welche man bei ungenauer Betrachtung als Wirtel bezeichnet hat, ohne daß es sich doch in Wirklichkeit um echte Wirtel handelt. Es sind

---

1) Der Herausgeber dieser Zeitschrift teilte dem Verfasser mit, er trage Bedenken, eine Abhandlung über Blattstellungsverhältnisse in der „Flora“ zu veröffentlichen, da eine solche auf noch weniger Leser rechnen könne, als die zwei bis drei, die für sonstige morphologische Abhandlungen in Betracht kommen. Der Verfasser gab die Berechtigung dieses Einwands zu, meinte aber, daß man später sich für derartige Probleme wieder mehr interessieren werde, als jetzt, und daß eine Zeitschrift auch unmoderne Abhandlungen nicht ganz ausschließen dürfe. Diesen Gründen glaubte sich auch die Redaktion nicht verschließen zu sollen.
Anm. der Redaktion.

vielmehr „Nachahmungen“ von Wirteln oder Scheinwirtel. Ein scharfer Gegensatz zwischen „echt“ und falsch besteht freilich in manchen hierher gehörigen Fällen nicht, die „Nachahmung“ kann bis zur wirklichen Übereinstimmung gehen, wie z. B. für Polygonatum verticillatum zu zeigen sein wird. Aber auch in diesem Falle handelt es sich — und darauf kommt es hier ja an — um eine nicht ursprüngliche, sondern abgeleitete Wirtelstellung der Blätter.

Einige solche Scheinwirtel haben schon früher die Aufmerksamkeit auf sich gezogen.

1. Der am längsten bekannte Fall ist der der Stellaten, bei denen es sich freilich nur darum handelt, daß ein, eigentlich zweigliedriger, Wirtel einen mehrgliedrigen nachahmt, indem die Nebenblätter den Hauptblättern ganz ähnlich sich ausbilden.

2. Einigermaßen analog verhalten sich einige Limnophila-Arten [1]), deren Wasserblätter scheinbar in mehrzählige Wirtel angeordnet sind und auch so beschrieben wurden (z. B. in Hooker's Flora indica), während, wie ich nachweisen konnte, nur zweizählige Wirtel mit tief geteilten Blättern vorliegen.

3. Aus einzelnen Blättern gehen Scheinwirtel hervor bei einigen andinen Alchemilla-Arten (Alch. nivalis u. a.). Es kann auf das in den „Pflanzenbiologischen Schilderungen II“ (pag. 33) Gesagte und die Bestätigung meiner Ausführungen durch Knut Bohlin [2]) verwiesen werden.

4. Dazu gesellt sich das hier zu beschreibende Verhalten

a) einer Anzahl von Pflanzen mit „zusammengeschobenen“ Wirteln, so von Peperomia-Arten, P. verticillata, rubella, galioides u. a. In den systematischen Darstellungen dieser umfangreichen Gattung finden wir [3]) die Arten eingeteilt in solche mit „Folia alterna, F. opposita und F. verticillata“.

Das sind auffallende Verschiedenheiten. Es fragt sich, ob es nicht möglich ist, diese Verschiedenheiten genauer zu analysieren und miteinander in Beziehung zu bringen. Beginnen wir mit denen, die „Folia verticillata“ haben sollen.

---

1) Goebel, Organographie, pag. 528.

2) Knut Bohlin, Morphologische Beobachtungen über Nebenblatt- und Verzweigungsverhältnisse einiger andinen Alchemilla-Arten. Ofversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens förhandlingar, No. 6. Stockholm 1899.

3) So bei C. de Candolle im Prodromus 16, I, pag. 392; ähnlich bei Engler in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien III, 2.

Peperomia verticillata fiel mir auf, als ich nach Pflanzen mit mehr als zweigliedrigen Wirteln zu einer Vorlesungsdemonstration suchte.

Sieht man sich diese Pflanze nur oberfächlich an, so scheint die Bezeichnung der Systematiker zunächst gerechtfertigt, denn tatsächlich sieht man die Blätter in (meist fünfzähligen) Wirteln stehen (Fig. 1). Betrachtet man aber die „Wirtel“ genauer, so sieht man, daß sie nicht regelmäßig miteinander alternieren [1]), und auch sonst durch Schwankungen in der Zahl der einen Wirtel bildenden Blätter und anderen von typischen Wirteln abweichen. Auch die mikroskopische Betrachtung der Endknospe führt zu der Vermutung, daß hier eine Abweichung von der typischen Wirtelbildung vorliegt. Man sieht deutlich, daß die Blätter eines „Wirtels“ ungleich alt sind und zwar so, daß sie sich in eine Spirale anordnen lassen, in der die aufeinanderfolgenden Blätter allerdings nicht alle die gleiche Divergenz haben. Übrigens variiert, wie erwähnt, die Zahl der Blätter, welche einen „Wirtel“ zusammensetzen; an schmächtigen Sprossen sind zuweilen dreizählige Wirtel vorhanden, an anderen vierzählige, fünfzählige, sechszählige. In einem beobachteten Falle standen z. B. drei vierzählige Wirtel annähernd jeweils übereinander (statt zu alternieren!) und jeder bestand aus einem größeren und einem kleineren Blattpaar, alle kleinen Blatt-



Fig. 1. Links: Peperomia verticillata, Sproß mit vierzähligen „Wirteln“. Rechts: P. blanda, mit dreizähligen Wirteln. In einem der Wirtel der letzteren ist links ein Blatt abgefallen.

1) Bei Fig. 1, rechts, sind scheinbar alternierende dreizählige Wirtel vorhanden. Solche ergeben sich auch, wenn man bei einer $^3/_8$-Blattstellung sich die Blätter 1, 2, 3; 4, 5, 6; 7, 8, 9 je auf gleicher Höhe stehend denkt. Die ungleiche Divergenz der Blätter dieser „Wirtel“ tritt äußerlich wenig hervor.

paare fielen übereinander. Bei Peperomia „galioides“[1]) wurde unter anderem notiert: Exemplar mit fünfzähligen Wirteln, welche aber nicht die normale Alternation zeigen; ein anderes zeigte folgende Variationen:

1. vierzähliger Wirtel, welcher an einer Stelle eine weitere Lücke hat;

2. fünfzähliger Wirtel, von welchem ein Blatt einem Blatte des darunterstehenden Wirtels *a* opponiert ist, während die anderen annähernd alternieren;

3. vierzähliger Wirtel mit einer Lücke;

4. fünfzähliger Wirtel;

5. desgleichen, die einzelnen Blätter deutlich ungleich groß und nicht normal mit dem vorhergehenden alternierend. Die Schilderung weiterer Einzelfälle dürfte kaum erforderlich sein, denn die kurz angeführten genügen, um zu zeigen, daß hier jedenfalls eine Abweichung von den gewöhnlichen Blattstellungsverhältnissen vorliegt. Die Frage ist, ob diese Abweichung eine scheinbare oder eine wirkliche ist?

Ich kam zu dem Resultat, daß hier keine normalen, sondern „zusammengeschobene“ Wirtel vorliegen, und zwar zweizählige Wirtel, so daß also diese Blattstellung sich von der ableiten läßt, welche die Peperomien mit opponierten Blättern aufweisen. Zunächst fragt es sich, ob sich diese Blattstellung, welche der hier vorgetragenen Annahme nach maskiert vorliegt, bei den genannten Peperomien in irgendeinem Lebensstadium noch nachweisen läßt.

Keimpflanzen standen mir leider nicht zu Gebote. Ich erzog deshalb Adventivsprosse aus abgeschnittenen Blättern von P. verticillata und kultivierte diese in sehr feuchter Luft bei schlechter Ernährung der Wurzeln. Hier erhielt ich in der Tat Sprosse mit zweizähligen Wirteln, welche miteinander etwas schief gekreuzt sind (Fig. 2). Es darf wohl angenommen werden, daß sie in der Blattanordnung mit den Keimpflanzen übereinstimmen. Ja, gelegentlich erhält man an den Adventivsprossen sogar zunächst ein einzelstehendes Blatt, auf das dann ein zweizähliger Wirtel folgt, eine Tatsache, die aus unten anzuführenden Gründen Erwähnung verdient, und bei längerer Kultur unter den angeführten Bedingungen fand auch an der Sproßspitze vielfach ein Auseinanderrücken der Blätter des Wirtels statt. Bei einer Pflanze wie der in Fig. 2 abgebildeten kombinieren sich dann zweizählige Wirtel weiter oben zu vierzähligen, womit das Stellungsverhältnis erreicht ist, das auch an älteren Pflanzen nicht selten vorkommt.

---

1) Für die Richtigkeit der Artbezeichnung kann ich keine Gewähr übernehmen.

Sind die vierzähligen Wirtel eigentlich paarweise zusammengeschobene, so hat es nichts Auffallendes mehr, wenn sie nicht miteinander alternieren, nach den gewöhnlichen Blattstellungsgesetzen müssen sie dann übereinander fallen. Vergleichen wir damit die Beobachtungen am Scheitel älterer Pflanzen, also solcher, die nur noch vier- oder fünfzählige Wirtel bilden, so stimmen auch diese mit der oben gemachten Annahme überein.

In Fig. 3, II ist ein Knospenquerschnitt durch einen Sproß von Peperomia rubella mit dreizähligen Wirteln (weiter unten waren auch



Fig. 2. Blattbürtiger Adventivsproß von Peperomia verticillata. Die Blätter stehen in Paaren, aber nicht genau opponiert.

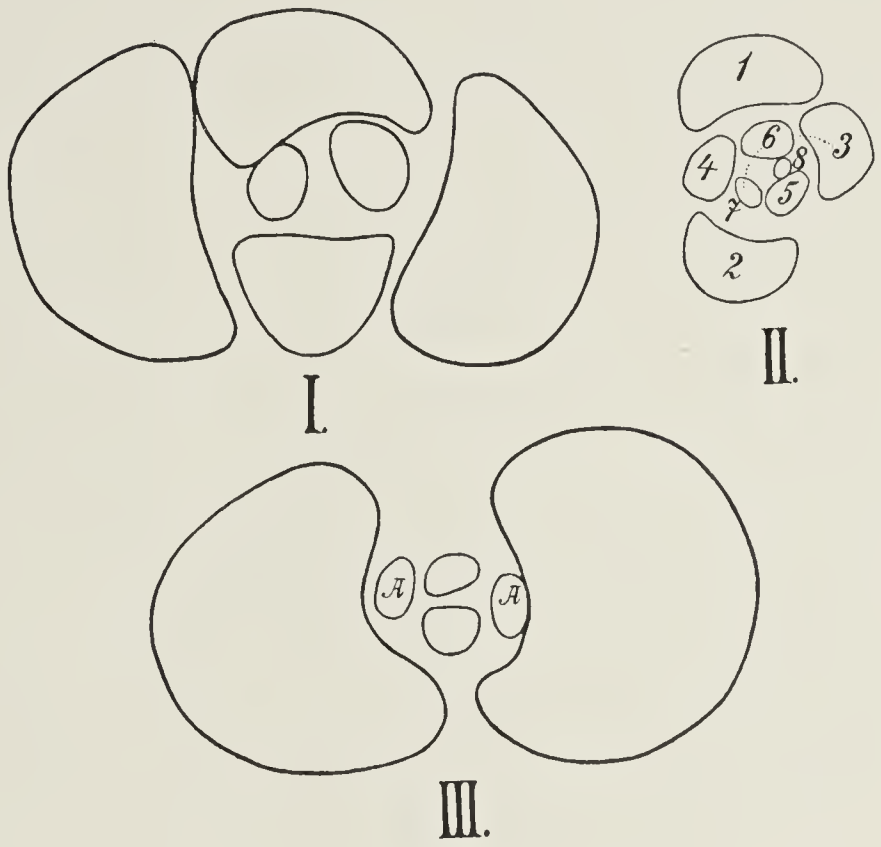


Fig. 3. Knospenquerschnitte, I. von Peperomia galioides (mit vierzähligen Wirteln), II. von P. rubella (mit dreizähligen Wirteln), III. von P. angulata (mit zweizähligen Wirteln), *A* Achselsprosse. Die Knospenquerschnitte sind verschieden stark vergrößert.

vierzählige vorhanden) abgebildet. Die Blätter sind mit 1—8 bezeichnet. 1 und 2 gehören paarweise zusammen (wobei 1 früher entsteht als 2). Ebenso 3 und 4, 5 und 6, 7 und 8. Die Internodienstreckung aber findet so statt, daß jeweils 1, 2, 3 und 4, 5, 6 auf annähernd gleicher Höhe bleiben, scheinbar Einem Knoten eingefügt, die beiden Knoten werden durch das zwischen 3 und 4 eingeschobene Internodium auseinandergerückt. Es leuchtet ein, daß die dreizähligen Quirle hier annähernd alternieren, wie die von P. blanda (Fig. 1, rechts). Ebenso könnten fünfzählige Wirtel entstehen, indem 1—5, 6—10 auf gleicher Höhe stehen bleiben. Es ergeben sich aber keine deutlichen

Orthostichen, weil die Blattpaare ja weder einander genau gegenüberstehen, noch sich rechtwinklig kreuzen. Fig. 4 stellt einen Querschnitt durch eine Knospe von Peperomia verticillata dar. Die Blatt-„paare“ sind mit *a, b; c, d; e, f; g, h; i, k; l, m* bezeichnet. Die Blätter bleiben aber in zwei fünfzählige Wirtel angeordnet, die mit 1 und 2 bezeichnet sind. Die beiden Blätter eines „Paares“ teilen sich aber nicht gleichmäßig in den Umfang der Stengelperipherie. Auf der einen Seite bleibt eine weitere Lücke. In dieser tritt dann, der bekannten Hofmeisterschen Regel folgend, das erste Blatt des nächsten „Paares“.

Wenn man hier noch von „Paaren“ redet, so geschieht das im wesentlichen nur, weil man das Zustandekommen dieser Blattstellung aus der paarig gekreuzten nachweisen kann. Da aber die Glieder eines Paares ungleichzeitig entstehen und durch Internodienstreckung zwischen ihnen auf verschiedene Knoten auseinandergerückt werden können, so unterscheidet sich eine derartige Blattanordnung nicht wesentlich von einer „zerstreuten“.

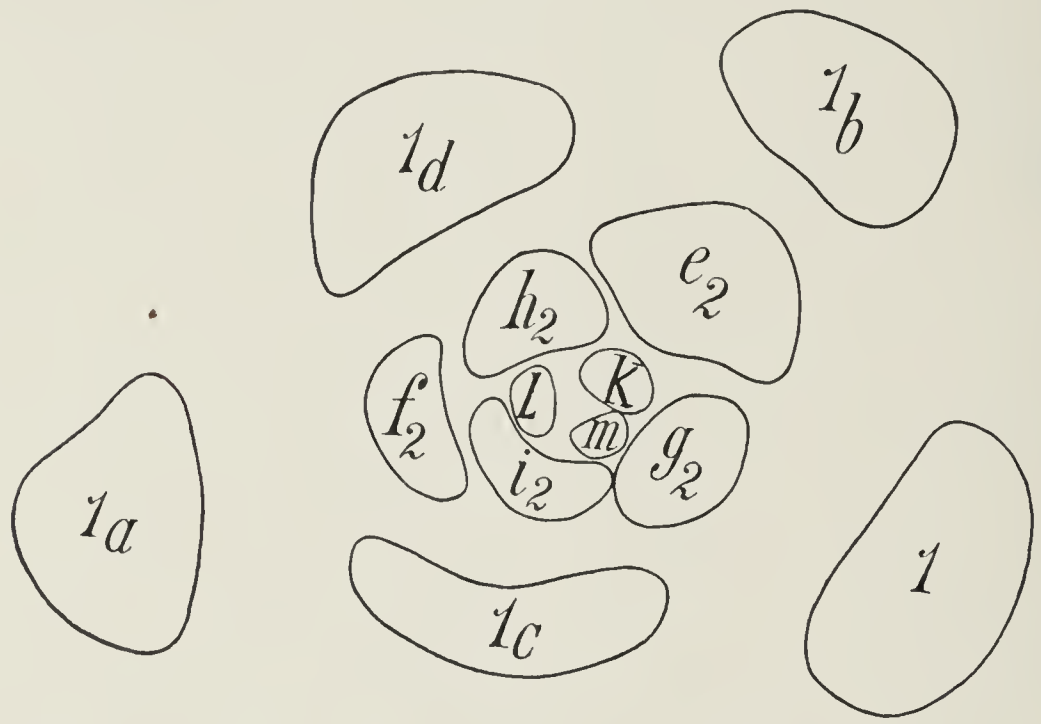


Fig. 4. Querschnitt durch eine Knospe von Peperomia verticillata mit zwei fünfzähligen „Wirteln“. Betreffs der Bezeichnung vgl. den Text.

Man kann in einer $^3/_8$-Stellung z. B. leicht sich die Blätter zu annähernd schief gekreuzten Paaren zusammengerückt denken. Indes ist eine eingehende Behandlung dieser Frage namentlich auch eine Untersuchung darüber, inwiefern es sich um konstante oder inkonstante Divergenzen handelt, hier nicht beabsichtigt, vielmehr sollte nur gezeigt werden, daß die genannten Peperomia-Arten keine echten, sondern „zusammengerückte“ Wirtel besitzen, die sich schließlich von einer Spiralstellung nicht mehr wesentlich unterscheiden. Wir sahen, wie aus einer und derselben Blattanordnung bald zweizählige annähernd gekreuzte, bald dreizählige anscheinend alternierende, bald vierzählige, bald fünfzählige „Wirtel“ zustande kommen, die wir als maskierte Wirtel be-

zeichnen könnten. Die oben gestellte Aufgabe ist also für die „verticillierten“ Peperomien insofern formal gelöst, als wir zeigen konnten, daß sie sich von denen mit „folia opposita“ ableiten, ein Beweis, welcher sowohl entwicklungsgeschichtlich als auch experimentell geführt wurde. In dieser äußerlichen Nachahmung der Wirtelstellung eine für das Leben der Pflanze vorteilhafte Einrichtung zu finden, dürfte derzeit wohl kaum gelingen. Eher könnte man versuchen, die Ursachen dafür ausfindig zu machen, weshalb das Längenwachstum der Internodien hier stoßweiße vor sich geht, indem bei fünfzähligen Wirteln z. B. immer nur jedes sechste Internodium sich streckt. Es ist mir leider nicht gelungen, diese Frage zu beantworten.

Da die Bildung der falschen Wirtel bei annähernd gleichbleibenden äußeren Bedingungen erfolgt, wird man das periodische Unterbleiben der Internodienstreckung auf „innere Ursachen“ zurückführen müssen. Aber zweifellos sind diese ihrerseits in Abhängigkeit von bestimmten Außenbedingungen. Man wird zunächst an die Wirkung von Licht- und Wasserzufuhr denken. Die bei Lichtabschluß gezogenen Exemplare von Peperomia verticillata ertrugen den Lichtmangel schlecht. Wenn auch einige Sprosse etiolierten, so gingen sie doch bald zugrunde, ohne daß eine wesentliche Veränderung der Blattstellung wahrnehmbar gewesen wäre. Dagegen trat bei jungen Pflanzen, wie oben erwähnt bei Feuchtkultur, ein Auseinanderrücken der Blätter mehrfach ein, und es liegt wohl am Nächsten, das periodische Unterbleiben der Indernodienstreckung mit Schwankungen in der Wasserzufuhr in Beziehung zu setzen, ohne daß es derzeit möglich wäre die Ursachen dafür anzugeben.

Einige Peperomia-Arten bringen nur Sprosse mit „dekussierter“ Blattstellung hervor. Es fragt sich, ob diese den oben erwähnten Jugendformen von P. verticillata entsprechen. Es stand mir nur eine als P. angulata bezeichnete Art lebend zur Verfügung [1]). Wie der Querschnitt, Fig. 3, III zeigt, entsprechen die Verhältnisse am Scheitel denen von P. verticillata, galioides und rubella. Es sind die beiden Blätter jedes Paares ungleich alt und stehen einander nicht genau gegenüber, vielmehr findet sich auf einer Seite ein größerer Abstand als auf der anderen, wenn auch nicht in dem Maße wie bei den oben besprochenen Peperomien.

---

1) Ich traf die Pflanze vor einigen Jahren in den an interessanten Pflanzen reichen Gewächshäusern des botanischen Gartens in Cambridge; Herr Kurator Lynch stellte mir mit bekannter Liberalität, für welche ich auch hier danken möchte, Material zur Verfügung.

Wir können zwei Faktoren unterscheiden: einmal den, welcher eine Zusammenschiebung der Blätter bedingt, und den, welcher für ihre Divergenz maßgebend ist. Der letztere steht zweifellos in Beziehung zu den am Vegetationspunkt herrschenden räumlichen Verhältnissen: bei einer unbestimmten Peperomia-Art mit zweizeilige Blattstellung (1/2) greift die Blattanlage frühzeitig um einen großen Teil des Vegetationspunktes herum, so daß eine neue Blattanlage erst weiter oben (und ihr gegenüber entstehen kann), während die anderen Peperomien viel schmäler inserierte Blattanlagen haben.

Bei den mit zweizähligen Wirteln versehenen aber kommt in Betracht, daß der Sproßvegetationspunkt asymmetrisch wächst, die Lücke zwischen den Blättern ist auf der einen Seite größer als auf der anderen. Dadurch wird bedingt, daß hier die Blattanlage früher auftritt, als auf der gegenüberliegenden Seite. Diese geförderte „Lücke“ liegt so, daß die hier entstehenden Blätter ähnlich wie bei den Caryophylleen sich durch eine Schraubenlinie verbinden lassen (Fig. 3, II), eine Erscheinung, die ich früher als „Spirotrophie“ bezeichnet habe[1]). Sie tritt sowohl an Blüten, als an vegetativen Sprossen hervor. Für letztere stellen die Caryophylleen ein bekanntes Beispiel dar. Die Blätter stehen dekussiert, aber immer nur ein Blatt jedes Paares trägt einen Achselsproß, oder falls auch das andere einen hat, ist dieser schwächer als der des geförderten Blattes. Alle geförderten Blätter lassen sich durch eine Schraubenlinie miteinander verbinden. Nach Hofmeister[2]) soll das geförderte Blatt eines Wirtels auch früher auftreten als das andere. Indes konnte ich bei Dianthus caesius eine frühere Anlage des einen Wirtelblattes nicht feststellen.

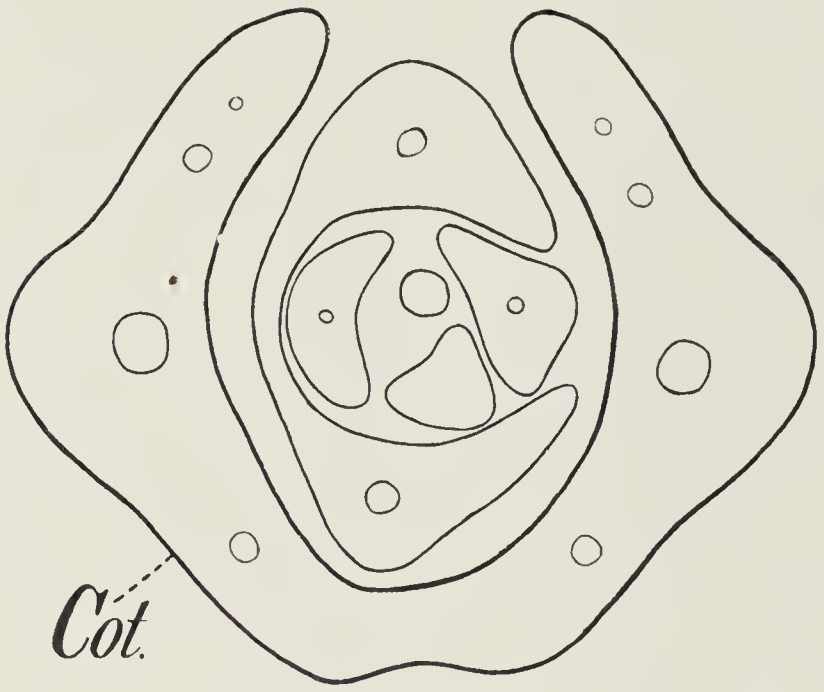


Fig. 5. Helianthus ammus. Querschnitt durch die Knospe einer Keimpflanze. *Cot.* die Kotyledonen (sie sind unten wie auch die folgenden Blattwirtel) miteinander verwachsen.

---

1) Goebel, Über Symmetrieverhältnisse in Blüten. Wiesner-Festschrift 1907.

2) Allgemeine Morphologie 1868, pag. 471.

Jedenfalls setzt die Spirotrophie hier also später ein, als bei Peperomia. Bei dieser geht durch die ungleichzeitige Entstehung der Blätter neuer „Wirtel“ die Blattstellung schließlich in eine spiralige über. Das ist eine Vorgang, wie er auch sonst vorkommt. So z. B. bei Helianthus annuus[1]). Hier folgen auf die Kotyledonen zunächst ein oder mehrere zweizählige Wirtel. In Fig. 5 sind es zwei. Aber schon beim zweiten tritt auf der in der Abbildung nach unten gekehrten Seite der Sproßachse ein stärkeres Wachstum ein, es entsteht eine größere Lücke, in der ein Blatt auftritt, dem das nächstfolgende nicht mehr direkt gegenübersteht. Damit ist die Spiralstellung eingeleitet. Andere Sämlinge bilden eine größere Anzahl dekussierter Blattpaare (2—3) und manche Helianthus-Arten, z. B. H. Strumarius behalten sie dauernd, d. h. bis zur Blütezeit bei. Es wird auf diese Erscheinung unten zurückzukommen sein.



Fig. 6. Peperomia sp. Sproß, der unten dekussierte, oben zweizeilige Blattstellung besitzt.

Gibt es eine Brücke auch zwischen den Peperomien mit Folia opposita und denen mit zweizeiligen Blättern? Diese Frage wird wenigstens einigermaßen beantwortet durch die in Fig. 6 dargestellte Erscheinung. Ein Sproß einer nicht bestimmten Peperomia-Art mit zweizähligen gekreuzten Wirteln ging plötzlich an seinem Ende zur $^1/_2$-Stellung über — eine Änderung, die höchstwahrscheinlich damit zusammenhing, daß der Sproß sich zur Infloreszenzbildung anschickte, und in Verbindung damit am Vegetationspunkt schon vorher Änderungen in den räumlichen Verhältnissen eintraten, Veränderungen,

1) Vgl. A. H. Church, On the relation of phyllotaxis to mechanical laws. Part. II. Asymmetry and Symmetry, Oxford 1902. Auf diese bisher viel zu wenig beachtete Abhandlung sei hier besonders verwiesen.

die offenbar den bei Peperomien mit zweizeiliger Blattstellung vorhandenen entsprechen.

Somit ist die Mannigfaltigkeit der Blattstellung bei Peperomia nicht eine so große, wie es zunächst aussah. Wir leiten sie ab von der dekussierten. Diese wird entweder beibehalten (aber schon hier mit asymmetrischen Wachstum der Sproßachse) oder vermindert, wobei eine Zusammenschiebung in verschiedener Weise auftritt, oder die Blattstellung in die spiralige übergeführt wird.

Wie lange die Peperomien mit spiraliger Blattstellung bei der Keimung etwa die Bildung zweizähliger Wirtel beibehalten, bleibt näher zu untersuchen — möglicherweise wird die Spiralstellung sehr rasch — schon nach den Kotyledonen — erreicht. Die einzelnen Formen unterscheiden sich nach dem obigen hauptsächlich darin, wie lange sie die dekussierte Blattstellung beibehalten. Dabei tritt hier wie überall deutlich hervor, daß maßgebend für die Blattstellungsverhältnisse die Wachstumsverhältnisse des Vegetationspunktes sind.

Zusammengeschobene Wirtel sind auch sonst bekannt. So hat z. B. die Acanthacee Crossandra undulaefolia aus zweizähligen Wirteln zusammengeschobene vierzählige. Durch starkes Zurückschneiden konnte von den Seitensprossen das Auseinanderrücken dieser Wirtel hervorgerufen werden. Ähnlich verhält sich Impatiens Oliverii, deren Verhalten zum Vergleich mit dem von Peperomia hier angeführt sein mag.

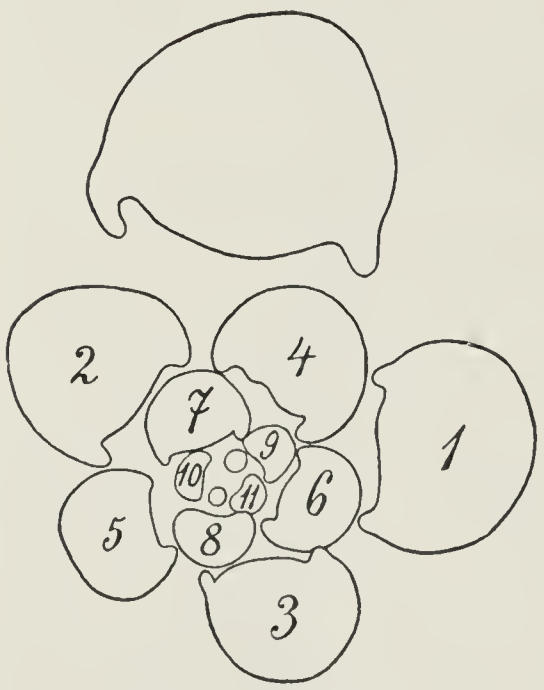


Fig. 7. Impatiens Oliverii. Querschnitt durch eine Sproßknospe.

Die Keimpflanzen zeigten zunächst einige durch Internodien getrennte zweizählige, alternierende Wirtel, dann traten dreizählige auf. Ältere Pflanzen haben sechs- oder mehrzählige „Wirtel“.

Man sieht aber deutlich, daß die Blätter eines „Wirtels“ ungleich hoch stehen, teilweise ist sogar eines der Blätter hoch emporgehoben. Die Betrachtung der Stammknospe ergibt (Fig. 7), daß zunächst dreizählige „Wirtel“ (1, 2, 3; 4, 5, 6; 7, 8, 9) vorhanden sind, diese entstehen wie bei Peperomia offenbar dadurch, daß zwischen den Blättern eines zweizähligen Wirtels (1 und 2) eine große Lücke entsteht, in welche das erste Blatt des nächsten Wirtels (3) tritt. Die Blätter bleiben aber in verschiedener Höhe mit einander gruppiert, z. B. 1—5

zu einem Scheinwirtel dadurch, daß das Längenwachstum mancher Internodien ganz aussetzt. Die in den größeren Lücken stehenden Blätter sind 1, 3, 5, 7, 9, 11, denen eigentlich gegenüberstehen sollten 2, 4, 6, 8, 10. So läßt sich also auch hier verfolgen, wie aus der Blattanordnung der Keimpflanze die der älteren hervorgeht.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß auch die nicht alternierenden Wirtel mancher fossiler Pflanzen, wie z. B. die der Sphenophylleen, auf ähnliche Weise zustande gekommen sind, wie die von Peperomia oder Impatiens Oliverii.

b) Auf ganz andere Weise als die bisher beschriebene entstehen die Scheinwirtel einer merkwürdigen Wasserpflanze, der Hydrothrix Gardneri. Da diese aber auch sonst manche bemerkenswerte Eigentümlichkeiten zeigt, so mag sie den Gegenstand einer besonderen Mitteilung bilden.

c) Als weitere Gruppe können wir die Pflanzen betrachten, welche zerstreute Blattstellung haben, bei denen aber die Blätter wirtelförmig zusammenrücken.

So ist es z. B. bei Acacia verticillata (vgl. die Abbildung in Organographie pag. 502, Fig. 371), deren „Wirtel" dadurch eigentümlich sind, daß nur ein Blatt eine Achselknospe trägt. Hofmeister[1]) glaubte deshalb hier ähnliche Verhältnisse wie bei den Stellaten annehmen zu sollen. Indes ergab eine eingehende Untersuchung, daß hier nur ein „Zusammenrücken" (d. h. Unterbleiben der Internodienstreckung zwischen bestimmten Blättern) selbständiger Blätter stattfindet, von denen merkwürdigerweise Eines in der Entwicklung den anderen vorauseilt und dies Blatt ist auch dasjenige, welches eine Achselknospe hervorbringt, eine Auffassung, welche durch die Untersuchung von A. Mann[2]) bestätigt wurde.

d) Auch bei Monokotylen finden sich analoge Verhältnisse, welche bis zur Bildung von wirklicher Wirtelstellung gehen können. So bei Polygonatum verticillatum.

Unter den europäischen Arten der Gattung ist diese die einzige, welche Blattwirtel trägt. Die anderen haben alle zweizeilige Blattstellung. Es mag dies in biologischer Beziehung damit zusammenhängen, daß die Laubsprosse der mit zweizeiliger Blattstellung versehenen Arten plagiotrop sind. Die von P. verticillatum dagegen sind fast immer streng orthotrop. Nur an ganz schattigen Standorten traf ich plagiotrope Sprosse (mit entsprechenden Torsionen der Blätter) an.

---

1) Hofmeister, Allgemeine Morphologie 1867, pag. 52 f.

2) A. Mann, Was bedeutet „Metamorphose" in der Botanik, pag. 23. Diss., München 1894.

Es läßt sich zeigen, daß die Wirtelstellung der Blätter von der zweizeiligen abzuleiten ist. Zunächst tritt dies darin hervor, daß die Keimpflanzen[1]) zweizeilige Blattstellung haben. Ferner beginnen die Seitensprosse (welche das Rhizomsympodium fortsetzen) mit zweizeilig gestellten Niederblättern. Außerdem sehen wir auch am oberirdischen Sproßteil ein Schwanken in der Anordnung der Blätter. Oft ist eine Anordnung in alternierende Wirtel durchgeführt (vgl. Fig. 8, III), aber nicht selten rücken auch die Blätter, die einen Wirtel bilden sollten, auseinander. Namentlich scheint mir beachtenswert die Tatsache, daß man im untersten (auf die Niederblätter folgenden) Wirtel zuweilen ein Blatt antrifft, das bedeutend breiter als die anderen ist. Dieses Blatt (vgl. Fig. 8, I. *a* und das Diagramm Fig. 8, IV.) steht dem letzten Niederblatt opponiert. Während das letztere aber die Sproßachse mit breiter Basis umgreift, ist dies bei den Laubblättern nicht der Fall. Diese nehmen an der Einfügungsstelle jeweils nur einen Bruchteil der Stengelperipherie in Anspruch.

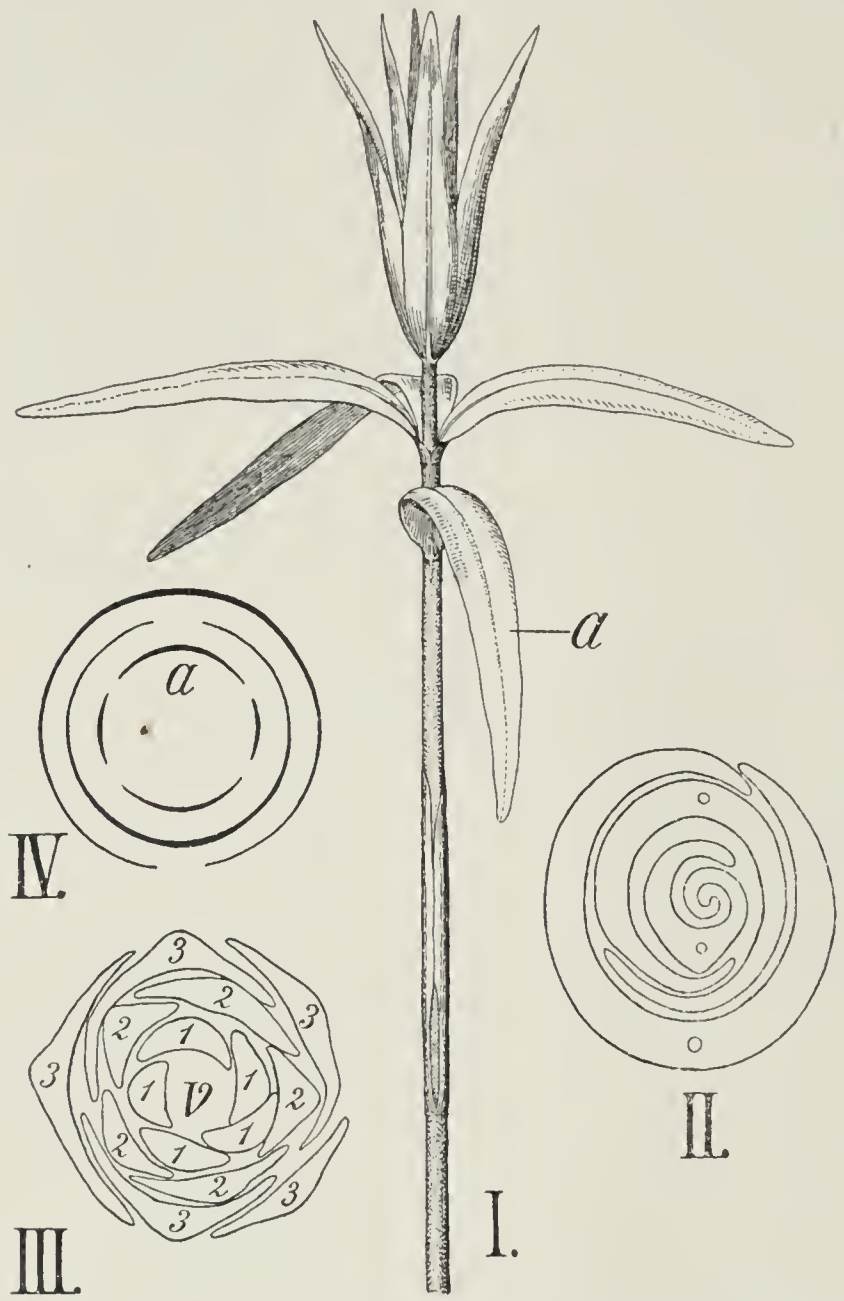


Fig. 8. Polygonatum verticillatum. I. Habitusbild eines austreibenden Sprosses (auf $^1/_2$ verkleinert). Auf ein scheidenförmiges Niederblatt folgt ihm gegenüberstehend ein breites Laubblatt (*a*), weiter oben ein „Wirtel“ aus drei schmäleren Blättern; das Diagramm (mit zwei Niederblättern) ist in IV. gegeben. II. Querschnitt durch die Blattknospe einer Keimpflanze, die Blattstellung ist zweizeilig. III. Querschnitt durch die Knospe einer älteren Pflanze mit drei fünfzähligen Wirteln; *V* Vegetationspunkt.

Damit hängt offenbar die Änderung der Blattanordnung zusammen und zugleich ist damit die Möglichkeit gegeben, daß auf einer Querzone der Sproßachse mehrere Blätter zu einem Wirtel zusammenrücken.

1) Ich verdanke sie der Güte des Herrn Dr. Kinzel in München.

Einige Einzelbeispiele mögen die Variationen der Blattanordnung erläutern, die Anordnung wird dabei von unten nach oben geschildert.

1. Einzelnes Blatt, dann in 2 cm Höhe zwei Blätter auf fast gleicher Höhe. Sie gehören mit dem ersten zu einem „Wirtel“ zusammen. 1½ cm höher ein einzelnes Blatt, 2 cm darauf in gleicher Höhe zwei Blätter (diese drei bilden eigentlich den zweiten „Wirtel“). Im Endschopf (des noch nicht ganz entfalteten Sprosses) fünfzählige Wirtel.

2. Einzelstehendes Blatt 4 cm höher drei Blätter, dann ein vierzähliger Wirtel, darauf fünf dreizählige. Das Internodium zwischen dem untersten Blatte und den drei Blättern ist das längste der Pflanze.

3. Dreizähliger Wirtel, darauf zwei vierzählige (Sproß noch nicht ganz entfaltet).

4. Zwei Blätter auf gleicher Höhe, 3 cm höher auf der gegenüberliegenden Sproßseite zwei Blätter (beide Paare einem Wirtel entsprechend), 2 cm höher zwei Blätter, 1½ cm weiter oben wieder zwei (zusammen dem zweiten „Wirtel“ entsprechend), darauf drei dreizählige Wirtel und Endknospe.

5. Sechs dreizählige Wirtel (solche treten bei jungen, wenig kräftigen Sprossen auf).

Selbstverständlich ist damit die Mannigfaltigkeit in der Blattanordnung nur angedeutet, nicht erschöpft. Aber das Gesagte dürfte doch genügen, um zu zeigen, daß die Wirtelbildung hier von der zweizeiligen abgeleitet ist, und an der Pflanze sozusagen noch nicht festsitzt, insofern das Unterbleiben der Internodienstreckung zwischen den zu einem Wirtel gehörigen Blättern noch nicht regelmäßig eintritt. Wenn es gelänge, die Faktoren, welche das „Zusammenrücken“ der Blätter bedingen, näher zu analysieren, so wäre damit vielleicht auch die Möglichkeit gegeben, näher einzudringen in die Ursachen, auf denen dieser in den Blüten so häufig auftretende Vorgang beruht.

Andere Monokotylen mit Wirtelstellung der Blätter, z. B. Paris quadrifolia verhalten sich wahrscheinlich analog wie P. verticillatum.

Am Rhizom stehen die Blätter (Niederblätter) hier mit der Divergenz ein Viertel durch Internodien getrennt. An den (axillären) Assimilationssprossen treten die auf das Vorblatt (oder vielmehr die zwei Vorblätter) folgenden Laubblätter zu Wirteln zusammen.

Es wurde im Vorstehenden versucht für einige Pflanzen die Blattanordnung, wie sie im erwachsenen Zustand auftritt, als eine abgeleitete nachzuweisen.

Dafür liegen auch andere Beispiele vor. Es kann z. B. nicht zweifelhaft sein, daß die zweizeilige Blattstellung von Ulmus sich ableitet von einer anisophyll-vierzeiligen (unter Verkümmerung von zwei Blattzeilen), ebenso die der Cyrtandree Klugia Notoniana [1]). Ebenso ist anzunehmen daß die zerstreute Blattstellung mancher isophyllen Selaginellen, wie S. spinulosa, S. rupestris sich ableitet von der dekussierten. Diese tritt in den Blüten von S. rupestris und bei etiolierten Sprossen von S. spinulosa wieder auf. Auch an der Keimpflanze finden sich zunächst Blätter, welche „paarweise", meist aber nicht in gleicher Höhe einander gegenüberstehen [2]). Wir finden hier also einigermaßen ähnliche Verhältnisse wie bei Peperomia, bei welcher ja auch eine Anzahl von Arten die dekussierte Blattstellung beibehalten, andere zur Spiralstellung übergehen.

Eine Einsicht in das Zustandekommen der Blattanordnung ist auch bei den beblätterten Bryophyten erzielt. Hier ist unzweifelhaft die $^1/_3$-Stellung die ursprüngliche, welche bei den Laubmoosen vielfach durch „Scheiteltorsion" verändert, bei einigen auch durch die $^1/_2$-Stellung ersetzt wird.

Aus diesen Beispielen dürfte sich ergeben, daß eine vergleichende Betrachtung der Blattanordnungen auch sonst vielfach noch zum Nachweise des Zustandekommens derselben führen wird, ein solcher Nachweis aber ist die erste Voraussetzung zu dem Versuche eines kausalen Verständnisses.

Wenn für die Blattanordnung am vegetativen Sproß so ausgedehnte vergleichende Untersuchungen vorliegen würden, wie für die in den Blüten, so würde sich vielleicht ergeben, daß die Blattanordnung bei den Monokotylen ontogenetisch von der $^1/_2$-Stellung, bei den Dikotylen von den dekussierten ableiten läßt.

Bezüglich der Monokotylen wurde oben für einen Fall (Polyg. verticillatum), in welchem innerhalb einer Gattung Abweichung von der $^1/_2$-Stellung vorkommt, gezeigt, daß letztere offenbar das ursprünglichere Verhalten darstellt. Eine große Anzahl Monokotylen haben die $^1/_2$-Stellung dauernd beibehalten. So z. B. Gramineen, Irideen, viele Haemodoraceen, Orchideen, Allium-, Tradescantia-Arten u. a. Bei anderen können wir deutlich verfolgen, wie ontogenetisch die $^1/_2$-Stellung in eine andere übergeht.

---

1) Vgl. Goebel, Organographie, pag. 97 und Fritsch, Die Keimpflanzen der Gesneriaceen. Jena.

2) Vgl. H. Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa A. Br., pag. 59. Gießen 1897.

Besonders lehrreich sind hier einige Blattsukkulenten, wie Gasteria und Aloe. Einige Aloe-Arten behalten die $^1/_2$-Stellung dauernd bei, so Al. plicatilis. Andere zeigen zwar im späteren Alter Spiralstellung, in der Jugend aber $^1/_2$-Stellung. So A. ferox, A. Hanburyana, A. abessinica. Möglicherweise gilt dies sogar von allen Aloe-Arten, indes sind mir nur von den genannten derzeit die Keimpflanzen bekannt. Auch bei Agave scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen. Hier wird die Blattanordnung geändert durch Änderungen am Vegetationspunkt („Scheiteltorsion"), welche schon vor dem Auftreten der Blätter eintreten kann, in anderen Fällen wirken auch an nicht mehr embryonalem Gewebe eintretende Torsionen mit.

Bei den Dikotylen ist die dekussierte Blattstellung wohl die verbreitetste. Sie schließt sich ja auch unmittelbar an die Stellung der Kotyledonen an. Es wurden oben schon einige Fälle angeführt, in denen wir verfolgen können wie die dekussierte Blattstellung in andere Anordnungsverhältnisse übergeht.

Weitere Beispiele sind folgende: Bei Mesembryanthemum ist die dekussierte Stellung bei den meisten Arten vorhanden. Eine Ausnahme machen Arten wie M. linguaeforme, die scheinbar zweizeilige Blattstellung besitzen. Schon die früher von mir erzogenen, von Gentner[1]) beschriebenen Keimpflanzen (welche dekussierte Stellung haben), sowie Gentner's entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zeigen, daß hier nur ein von der dekussierten Stellung abgeleiteter Fall vorliegt; für andere Mesembryanthemum-Arten darf wohl dasselbe angenommen werden.

Bei Dorstenia, einer Gattung mit zerstreuter Blattstellung, die aber einem Verwandtschaftskreis angehört, der sonst dekussierte Stellung hat, zeigten die Keimpflanzen von D. Contrayerva, daß hier die ersten Blätter (die ungleichzeitig entstehen) mit den Kotyledonen gekreuzt sind, dann zerstreute Stellung eintritt. Auch bei Crassulaceen haben wir z. B. innerhalb der Gattung Sedum teils dekussierte, teils zerstreute Blattstellung — es ist zu vermuten, daß Keimpflanzen der letzteren Gruppe (z. B. Sedum reflexum) noch Dekussation zeigen.

Hierher gehören auch einige schon von A. Braun[2]) angeführte Fälle. Er fand z. B. bei Cornus sanguinea, der gewöhnlich dekussierte

---

1) Gentner, Untersuchungen über Anisophyllie und Blattasymmetrie. Flora 1909, Bd. IC, pag. 296.

2) A. Braun, Vergleichende Untersuchungen über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen, pag. 144.

Blattstellung hat, an einem Schößling gelegentlich $^2/_5$-Stellung, bei Helianthus tuberosus und Punica Granatum statt der normal dekussierten auch $^2/_5$-Stellung, bei Linaria vulgaris an sehr schlanken und mageren Schößlingen zuweilen $^1/_4$-Stellung (also wohl auseinandergerückte zweigliedrige Wirtel!) als Einleitung zu $^2/_7$ und $^3/_{11}$, außerdem auch drei- und viergliederige Wirtel[1]). Derartige Pflanzen sind ohne Zweifel auch zu Versuchen besonders geeignet.

Eine Ableitung von der dekussierten Stellung ist für die Centrospermen geschehen durch Percy Groom[2]), sie gilt wahrscheinlich auch für die Plantagineen. Bei diesen ist bei einigen die dekussierte Stellung noch vorhanden (z. B. Pl. Psyllium) bei anderen findet sich Spiralstellung. Indes fand ich bei Pl. lanceolata die auf die Kotyledonen folgenden Blätter in vier Längsreihen angeordnet, eine Stellung, die sich von auseinandergerückten Blattpaaren ableiten läßt und zu der zerstreuten überführt. Man kann also sagen, daß bei einer Anzahl dikotyler Pflanzen die dekussierte Blattstellung längere oder kürzere Zeit nach der Keimung beibehalten, bei anderen früher oder später durch ungleichzeitige Anlegung der Blätter eines Paares mit Scheiteltorsion (analog der vieler Moose) in die Spiralstellung übergeht. Die Blätter eines „Paares“ teilen sich ungleichmäßig in den Umfang der Sproßachse, weil durch asymmetrisches Wachstum des Vegetationspunktes das erste Blatt jedes Paares (in der Richtung der „genetischen Spirale“) verschoben wird (vgl. Fig. 5) statt dekussiert zu stehen. Andererseits können, wie die oben angeführten und andere Beispiele zeigen, zerstreute Blätter wieder zu Wirteln zusammenrücken. Die Verfolgung dieser in buntem Wechsel auftretenden Vorgänge in formaler Beziehung ist notwendig, wenn wir einen Einblick in den Zusammenhang der Gestaltungsverhältnisse gewinnen wollen.

Zusammenfassung.

I. „Scheinwirtel“ können entstehen:
   1. durch tiefe Teilung dekussiert stehender Blätter,
   2. durch blattähnliche Ausbildung der Nebenblätter,

---

1) a. a. O. pag. 131. Betr. Linaria vgl. die Angaben und Abbildungen von H. Winkler, Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen I. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1901, Bd. XXXVI.

2) Percy Groom, Longitudinal symmetry in Phanerogamia. Phil. Transactions of the Royal Society of London 1908, Ser. B, Vol. CC.

3. durch Zusammenrücken:
   a) von zweizähligen Wirteln resp. Gliedern solcher,
   b) von spiralig gestellten Blättern.

II. Bei Peperomia ließen sich die untersuchten Arten mit „Fol. verticillata“ zurückführen auf solche mit Folia opposita, wobei eine spirotrophe Förderung der Blattlücken eintritt. Formen mit „Folia opposita“ können ihre Blattstellung später zur zweizeiligen umändern. Ähnliche Verhältnisse finden sich bei Impatiens Oliverii.

III. Bei Polygonatum verticillatum leitet sich die „Wirtelstellung“ von der zweizeiligem ab. Hier wie sonst kommen zwei Faktoren in Betracht: der der Blatt-„Verkoppelung“ (durch Unterbleiben der Internodienstreckung) und der der Raum- resp. Wachstumsverhältnisse am Vegetationspunkt. Die Ursachen der Verkoppelung sind nicht bekannt. Sie ist nicht immer eine feste, da sie bei Polyg. verticillatum gelegentlich unterbleibt und bei anderen wenigstens in einzelnen Fällen sich experimentell aufheben läßt, oder in den Jugendstadien nicht vorhanden ist.

IV. Für eine Anzahl Monokotylen läßt sich die $^1/_2$- für eine Anzahl Dikotylen die dekussierte Blattstellung als Ausgangspunkt erweisen. Die Änderung (d. h. das Auftreten anderer Blattstellungsverhältnisse) kann auf sehr verschiedene Weise eintreten: durch Scheiteltorsion (unsymmetrisches Wachstum des Vegetationspunktes), durch wirkliche Torsion, durch Auseinanderrücken, durch Verkümmern bestimmter Blätter.

Die Morphologie hat die Aufgabe, mehr als bisher die Abänderungen der Blattstellung, welche im Verlaufe der Einzelentwicklung auftreten, zu verfolgen und auf bestimmte Wachstumsfaktoren zurückzuführen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: 105

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: Morphologische und biologische Bemerkungen 71-87