der kurzen, eiligst zu Ähren auswachsenden Sprosse mit schmallanzettlichen ganzrandigen Blättchen erkennen. Auch das Wachstum der Organe des Pflänzchens ohne Scheitelzelle, das stark kutikularisierte Hautsystem an den aufrechten Sprossen, dem Rhizome und den Wurzelträgern sind Merkmale dafür. Endlich dürfte die rhizoidlose Pilzwurzel dies andeuten, welche, wo sie auftritt, nach Stahl[1]) Zeugnis für einen in ihrem Haushalte sparsamen Wasserverbrauch ablegt. Bemerken will ich schließlich noch, daß sich Stärke nur in den Schließzellen der Spaltöffnungen vorfindet, während S. spinulosa mit ebenfalls rhizoidloser Pilzwurzel nach Stahl keine Spur von Stärke erkennen läßt.

1) Stahl, Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXIV, Heft 4.

Der Aufbau des Sprosses bei *Przewalskia tangutica* Maximowicz.

(Kleine Beiträge zur Kenntnis der Solanaceen Nr. 1)

Von **Adolf Pascher.**

(Aus dem botanischen Institute der deutschen Universität zu Prag.)

(Mit 4 Abbildungen im Text.)

Bei den Untersuchungen über die eurasischen Solanaceen, insbesondere über die Hyoscyamineen ergeben sich häufig morphologische und biologische Tatsachen, die an und für sich nicht immer neu, dennoch nicht selten einzelne unbekannte, oft verwertbare Einzelheiten zeigen.

Diese Einzelheiten können nun in den Abhandlungen über die Phylogenie und Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Gruppen nicht immer Aufnahme finden. Deshalb möchte ich sie, soweit sie sich auf die von mir bearbeiteten Solanaceen beziehen, als „Kleine Beiträge zur Kenntnis der Solanaceen", die in zwangloser Reihenfolge entsprechend dem Fortgange der systematischen Studien erscheinen sollen, zusammenfassen.

Der vorliegende erste Beitrag bezieht sich auf den Sproßaufbau bei *Przewalskia tangutica* Max.

Die derzeitige Auffassung der Solanaceensympodien basiert auf den Arbeiten Wydler's (Bot. Ztg. 1844; Flora 1851, 1857, 1859, 1866 u. a.), Eichler's (Flora 1869, Blütendiagramme I, 199), Warning's (Bot. Tidskrift 1869) und Celakowskys (Böhmisch. Akad. der

Wiss. 1884). — Schön und übersichtlich findet man die wichtigsten Sproßtypen in Eichlers Blütendiagrammen und in Wettsteins Bearbeitung der Solanaceen in den Nat. Pflanzenfamilien, IV. Teil, 3, dargestellt. — Eine abweichende Auffassung vertritt Vito *Della ramificazione nelle Solanacee* (Boll. d. soc. dei Naturalisti in Napoli 1895, ser I, vol. 9, pag. 38—39); nach ihm kommen die extraaxillären Blüten und Blütenstände durch das Nicken der plötzlich verjüngten Achse zustande.

Herrn Prof. Warming bin ich für seine liebenswürdig zugesandte, sonst schwer zugängliche Arbeit über den Sproßbau bei *Scopolia* zu herzlichstem Dank verpflichtet.

Der Sproß der meisten Solanaceen zerfällt nach der geläufigen Ansicht in zwei Teile: der rein vegetative untere Teil des Sprosses besitzt wechselständige Blätter und ist im wesentlichen monopodial gebaut, der inflorescentiale Teil, die blütentragende Region des Sprosses dagegen ist typisch sympodial und zwar unter mannigfachster Ausbildung der einzelnen Seitensprosse. Im allgemeinen erfolgt die Bildung der Sympodien der fertilen Region in der Weise, daß die Hauptachse mit einer Blüte abschließt und die Seitenachsen die weitere Führung des Sympodiums übernehmen. An diese Seitenachsen wachsen nun die Tragblätter gewöhnlich bis zur Angliederung neuer Seitenachsen der Länge nach an. Die Seitenachse erster Ordnung schließt wieder mit einer Blüte, unter welcher neue Seitenachsen angelegt sind, die sich dann neuerdings wie die Seitenachsen erster Ordnung verhalten. In dieser Weise bildet sich das Sympodium des fertilen Sproßteiles aus.

Aus dem Umstande nun, daß sich bei den einzelnen Gattungen die einzelnen Seitenachsen nicht gleich verhalten, entweder alle (z. B. zwei) in wiederholt gleicher Weise am Aufbau des Sprosses beteiligt sind (*Datura, Physalis*), — oder nur immer eine Seitenachse gefördert ist und die Führung des Sympodiums übernimmt — oder das Sympodium wickelartig sich zusammensetzt, indem die eine Seitenachse völlig reduziert ist und sich nur abwechselnd die eine oder die andere der beiden Seitenachsen entwickelt (*Atropa, Scopolia, Atropanthe, Anisodus* u. v. a.) — aus all dem ergeben sich die oft auffallenden und voneinander abweichenden Sproßverbindungen der Solanaceen.

Dadurch kommen auch die an der Basis der einzelnen Stockwerke des Sympodiums gehäuften Blätter (meist Blattpaare), die extraaxillären ungestützten Blüten und Blütenstände und andere morphologischen Eigentümlichkeiten der Solanaceen zustande.

Ich möchte nun im folgenden den Aufbau der Sprosse resp. der Sympodien bei *Przewalskia* schildern, der im wesentlichen mit den bereits bekannten Fällen übereinstimmt, im einzelnen jedoch morphologisch interessante Details zeigt, die uns die Entstehung der Sympodien an dieser Pflanze mit besonderer Klarheit erkennen lassen.

Przewalskia tangutica Maximowicz ist eine chinesische Solanacee [1]) aus der Gruppe der Hyoscyamineen, besitzt also Deckelkapseln. Ihr kräftiger Wurzelstock (ob sympodial, konnte ich an dem getrockneten Materiale nicht sicher feststellen), der oft wie bei *Mandragora* zerteilt und gespalten ist, erzeugt jedes Jahr oberirdische Sprosse, von denen ein Teil gewöhnlich reduziert und knospenartig bleibt, der andere Teil aber auswächst. Letztere besitzen einen kräftigen, dicken, zur Blütezeit verkürzten, später aber bis 15 cm verlängerten Stengel. Im unteren Teile ist dieser mit schuppenartigen, spatelförmigen, reduzierten Blättern besitzt, die deutlich schraubig stehen (vgl. Fig. 3) [2]). Dann verlängern sich weiter oben hin die Blätter, werden langgestielt (der Stiel ist oft 3—4mal länger als die längliche, bis verkehrt eilängliche Spreite) und sind auf der Oberseite des breitgeflügelten Blattstieles stark rinnig; der Rand ist wellig, das ganze Blatt mit starken Drüsenhaaren besetzt, der Rand selber drüsig-wimperig. Ganz oben sind die Blätter wieder schnell verkleinert und recht gehäuft. Die ganze Pflanze hat dadurch ein büscheliges Aussehen.

Bereits die unteren Blätter tragen in ihren Achseln kleine Knöspchen, reduzierte Sprosse (Fig. 4 *n*, *k*); an den weiter oben stehenden Blättern bilden sich diese Knospen zu Seitenachsen aus, welche die einzelstehenden Blüten tragen.

Wie nun für die meisten Solanaceen das teilweise Verwachsen der Seitenachsen mit ihren Tragblättern charakteristisch ist, so zeigt auch *Przewalskia* diese Verhältnisse, aber mit ganz einzig dastehender Deutlichkeit.

Da der Blattstiel breitgeflügelt ist, so ist hier die Verwachsung der Blätter mit den in ihren Achseln gebildeten Seitensprossen ganz auffallend.

---

1) Ich bin dem Herrn Geheimrat Prof. Dr. Fischer v. Waldheim, Direktor des Kais. Bot. Gartens zu St. Petersburg und Herrn Geheimrat Dr. Borodin, Direktor des Museums der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften für die liebenswürdige Zusendung des seltenen und spärlichen Materials sehr zu Dank verpflichtet.

2) Das getrocknete und gequetschte Material ließ trotz sorgfältigster Behandlung die nähere Formel für die Blattstellung nicht entnehmen.

Die breiten Ränder des Blattstieles legen sich nämlich um die einzelnen Glieder der Seitenachse herum, und zwar bei den Seitenachsen erster Ordnung halb, doch so, daß die Ränder des Blattstieles erkennbar bleiben, bei den Seitenachsen höherer Ordnung aber oft völlig, so daß das Stengelglied völlig von den vorne miteinander verwachsenen Blattstielrändern eingehüllt ist (Abb. I, T_1, T_2, Lt; Abb. II, B, T; III, A, B).

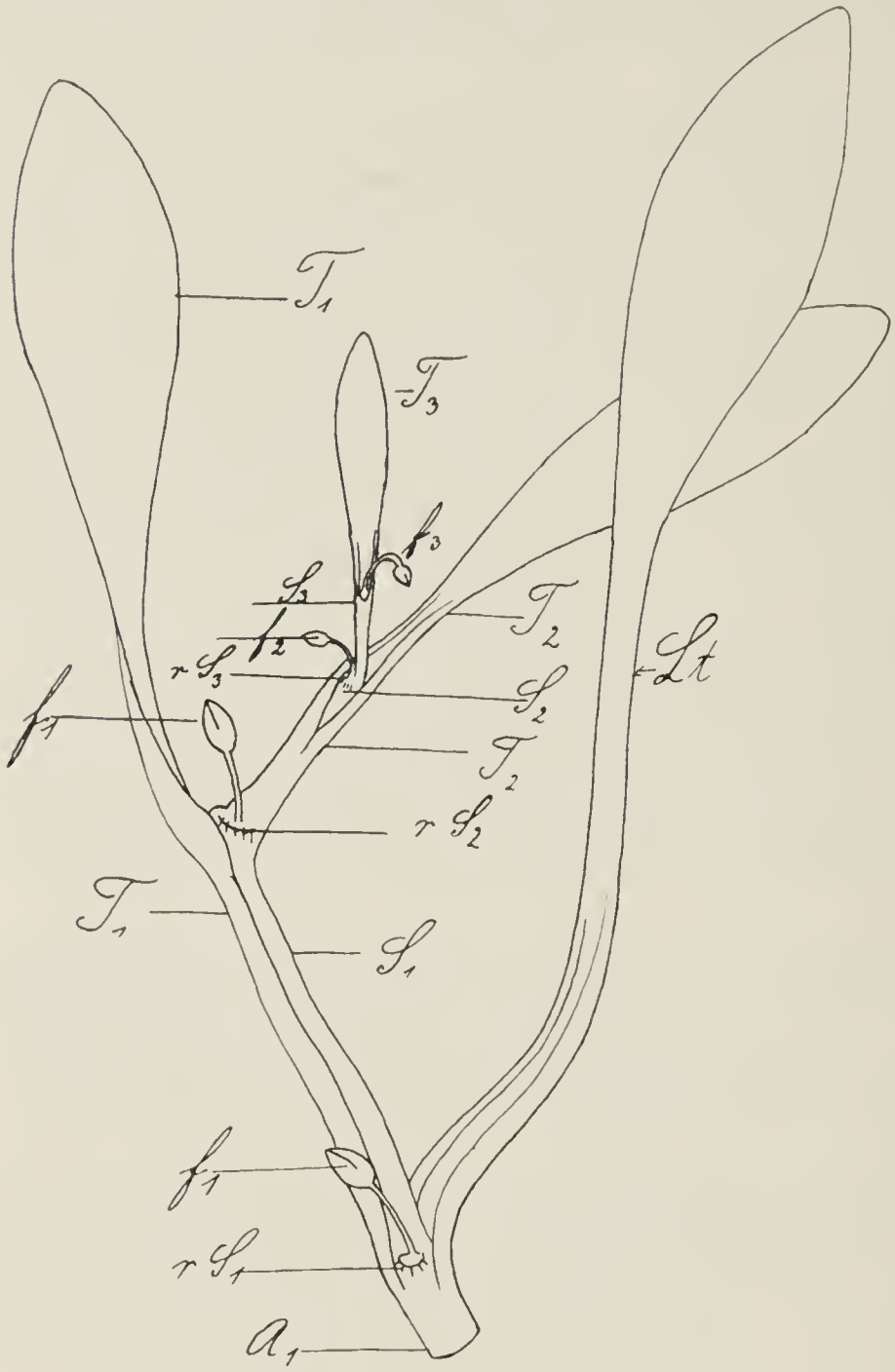


Fig. 1. Sympodium mit sterilen Blüten und daher verlängerten Internodien. *Lt* das Laubblatt der Hauptachse, das mit dem Blattstiele an die aus seiner Blattachsel entspringenden Seitenachse *a* anwächst; *f* die Blüte, mit der *a* abschließt; rS_1 und S_1 die beiden Seitenachsen nächster Ordnung, die unter der die relative Hauptachse *a* abschließenden Blüte *f* entstehen, vor denen rS_1 reduziert und ohne Tragblatt ist, S_1 aber die Führung des Sympodiums übernimmt und an das Tragblatt T_1 anwächst; f_1 die Blüte, mit der S_1 abschließt; rS_2, S_2 die beiden Seitenachsen nächster Ordnung; rS_2 die reduzierte; S_2 entwickelte, die ganz vom Blattgrunde seines Tragblattes T_2 eingeschlossen ist und mit f_2 abschließt; rS_3, — S_3 die unter f_2 entstehenden Seitenachsen dritter Ordnung, von welchen S_3 ganz vom röhrenförmig geschlossenen Blattstiel seines Tragblattes T_3 eingehüllt ist und mit den scheinbar blattständigen f_3 schließt.

Die Achse erster Ordnung (*a* aller Abbildungen) schließt mit einer Blüte ab; da nun in dieser Höhe das bis hierher verwachsene als Tragblatt dienende Laubblatt frei wird und mit dem starkrinnigen Blattstiele abbiegt, so wird das unvermittelte Abenden der Seitenachse recht auffällig (vgl. Abb. I in der Höhe von rS_1; Abb. II *b* in der Höhe von rS_1).

Den weiteren Aufbau des Sympodiums bewirkt (vgl. Abb. I) nur eine Tochterachse (S_1), die unter der die Achse a_1 abschließenden Blüte (f_1) aus der ersten Ordnung hervorgeht. Die Basis dieser Seitenachse

zweiter Ordnung wird vom Tragblatt der Seitenachse erster Ordnung zum Teil eingehüllt, die Seitenachse zweiter Ordnung selber aber von ihrem Tragblatt begleitet, dessen breitgeflügelter Stiel mit ihr völlig verwächst, so daß die Achse oft nur am Grunde einer freigebliebenen Rinne, der genäherten Blattstielränder, oft aber überhaupt nicht mehr von außen zu sehen ist, da die Blattstielränder miteinander der Länge nach verwachsen

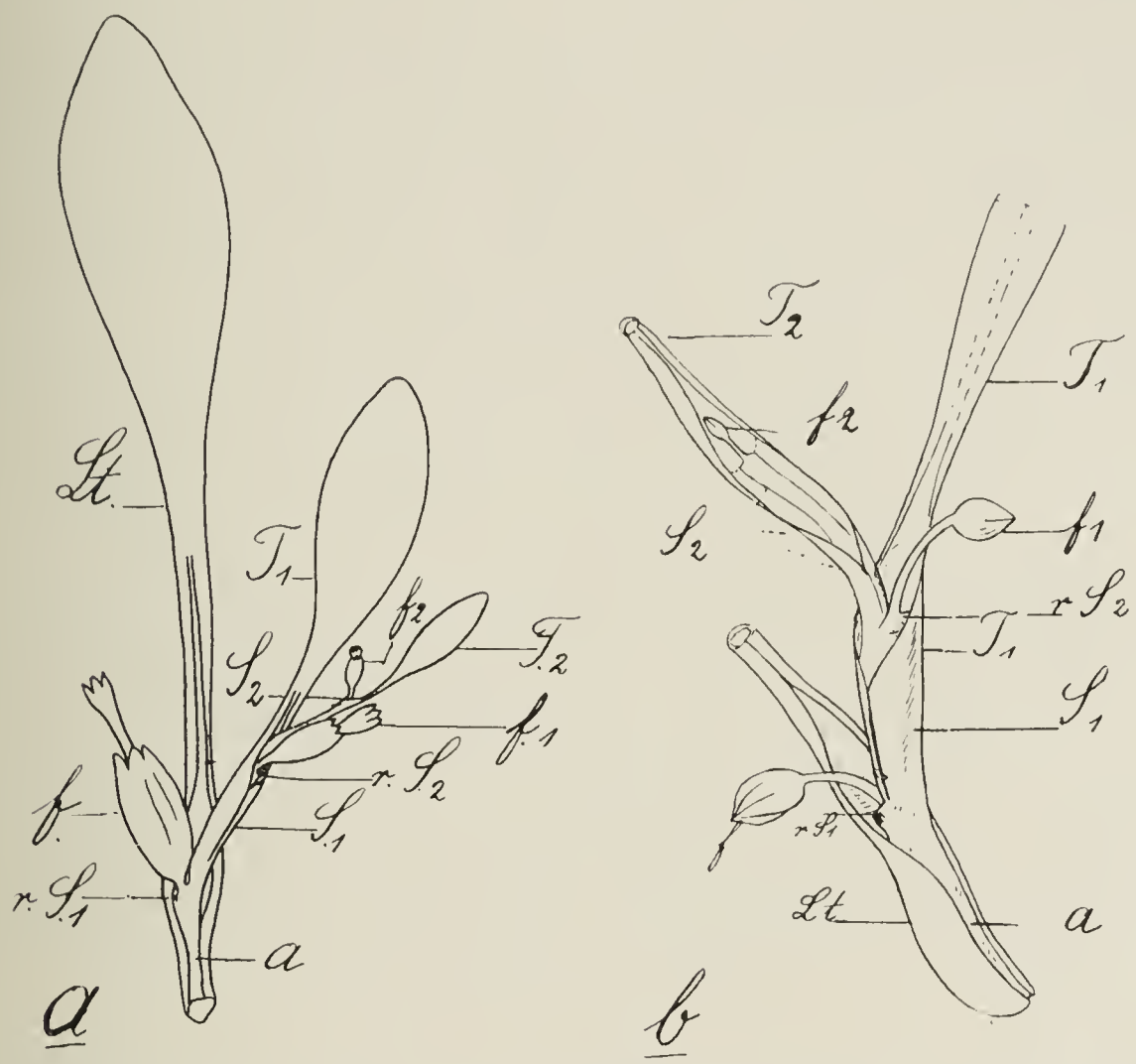


Fig. 2. *b* ein Sympodium mit fertilen Blüten und daher mehr gestauchten Internodien. Bedeutung der Buchstaben wie bei *b*; *b* die Stengelpartie eines Sympodiums mit sterilen Blüten; *Lt* das als Tragblatt der ersten relativen Hauptachse *a* dienende Laubblatt, das weitgehend mit *a* verwächst; rS_1, S_1; rS_2, S_2 die aufeinanderfolgenden Seitenachsenpaare, von denen rS_1, rS_2 reduziert sind; S_1, S_2 jedoch den Aufbau des Sympodiums übernehmen; f, f_1 f_2 die Blüten, mit welchen die Achsenglieder a, S_1, S_2 des Sympodiums abschließen; T_1, T_2 die Tragblätter, die mit den von ihnen geschützten Seitenachsen S_1, S_2 fast völlig verwachsen. Das Tragblatt T_2 ist im Gegensatz zu T_1, das seine Seitenachse röhrenförmig umgibt, im Gegensatze zu andern Sympodien mehr flach geblieben; die Achse S_2 liegt leistenartig seinem Blattstiel auf und schließt mit der scheinbar blattstielständigen Blüte f_2 ab.

und eine geschlossene Röhre bilden, an deren Innenraum die Seitenachse mehr oder weniger angewachsen ist (Abb. I, T_1; Abb. II *b*, S_1, T_1; Abb. III, *B*, Sa_1).

Auch diese Seitenachse schließt mit einer Blüte ab, die dem oberen abgestutzten Ende der Seitenachse förmlich aufgesetzt erscheint (Fig. 1 f_1. 2 *b*, f_1, 3 *B*, *f*). Unter dieser abschließenden Blüte geht gewöhnlich

noch eine Seitenachse der nächsten Ordnung hervor, unter deren Blütenabschluß oft noch eine vierte. Diese Seitenachsen werden aber stufenweise immer kürzer, sind meist völlig von den röhrenförmig zusammengewachsenen Blattstiel eingehüllt nnd lassen die Endblüten aus der Rinne der Tragblattstiele heraussehen, so daß es den Anschein hat, als entspränge die Blüte dem Blattstiele (Fig. 1 S_2, S_3, Fig. 2 *B*, Fig. 3 *A*, *B*).

Die ganze Konfiguration des Sympodiums hat demnach scheinbar monochasischen Aufbau, es entspringt dem bloßen Anscheine nach unter der abschließenden Blüte der relativen Hauptachse nur immer eine Seitenachse. In Wirklichkeit liegt aber bei den blattwinkelständigen Sympodien der Laubblätter ein dichasischer Grundriß vor. Es findet sich nämlich neben jeder Blüte in jedem Stockwerke das Sympodium, relativ symmetrisch zu der Führung nehmenden Seitenachse ein kleiner vortretender Wulst, der immer deutlich bemerkbar ist, hier und da sogar höckerförmig vorspringt (vgl. rS_1, rS_2, rS_3 aller Figuren).

Dieser kleine vorspringende Wulst ist die zweite Seitenachse, die Bruderachse der Führung nehmenden Seitenachsen und ihr genetisch völlig gleichwertig. Sie hat aber nicht nur die Sproßpartie zu diesem kleinen Höcker reduziert, es ist auch das zu ihr gehörige Tragblatt ausgefallen, so daß wir am Grunde jedes einzelnen Stockwerkes nicht gepaarte Blätter, wie bei anderen Solanaceen, mit reduzierten zweiten Seitenachsen (*Scopolia, Anisodus, Atropa* usw.), sondern nur einzelne vor uns haben.

Demnach ist auch *Przewalskia,* trotz des auf den ersten Blick scheinbar monochasialen Aufbaues, im allgemeinen nach dem dichasialen Schema der meisten Solanaceen aufgebaut: Abschluß der relativen Hauptachse mit einer Blüte; Bildung von zwei Seitenachsen unterhalb dieser Blüte: Reduktion der einen Seitenachse; Aufbau des nächsten Stockwerkes durch die eine nichtreduzierte Seitenachse, die ebenfalls mit einer Blüte abschließt, und zwar wieder zwei Seitenachsen; eine entwickelte und eine reduzierte ausgliedert, von denen die entwickelte in gleicher Weise die Weiterführung des Sympodiums besorgt.

Die Tragblätter der entwickelten Seitenachsen nehmen in aufsteigender Reihenfolge ab, so daß sie nie das erste unterste Laubblatt an Länge überragen (Fig. I). Im Vereine mit dem ohnehin gestauchten Wuchs und den oben gehäuften Laubblättern des Stengels trägt auch diese Eigenschaft der Tragblätter zu dem schopfig-büscheligen Aussehen der Pflanze bei. — Von den Hyoscyamineen besitzt nur die Gattung

Hyoscyamus einen ähnlichen Sproßaufbau der infloreszentialen Region. Auch bei *Hyoseyamus* ist die eine Seiteachse ausgefallen, mit ihr ist auch das Tragblatt verschwunden, so daß wir bei *Hyoscyamus* einzeln stehende, mehr oder minder in einer Reihe angeordnete Blüten und zwei ziemlich unregelmäßige Reihen von meist nach einer Seite gewendeten Blättern hab n. Bei *Hyoscyamus* bilden sich jedoch die aufeinanderfolgenden Blätter nicht in der Weise zurück wie bei *Przewalskia*, außerdem besitzt ja *Przewalskia* noch deutliche Rudimente der

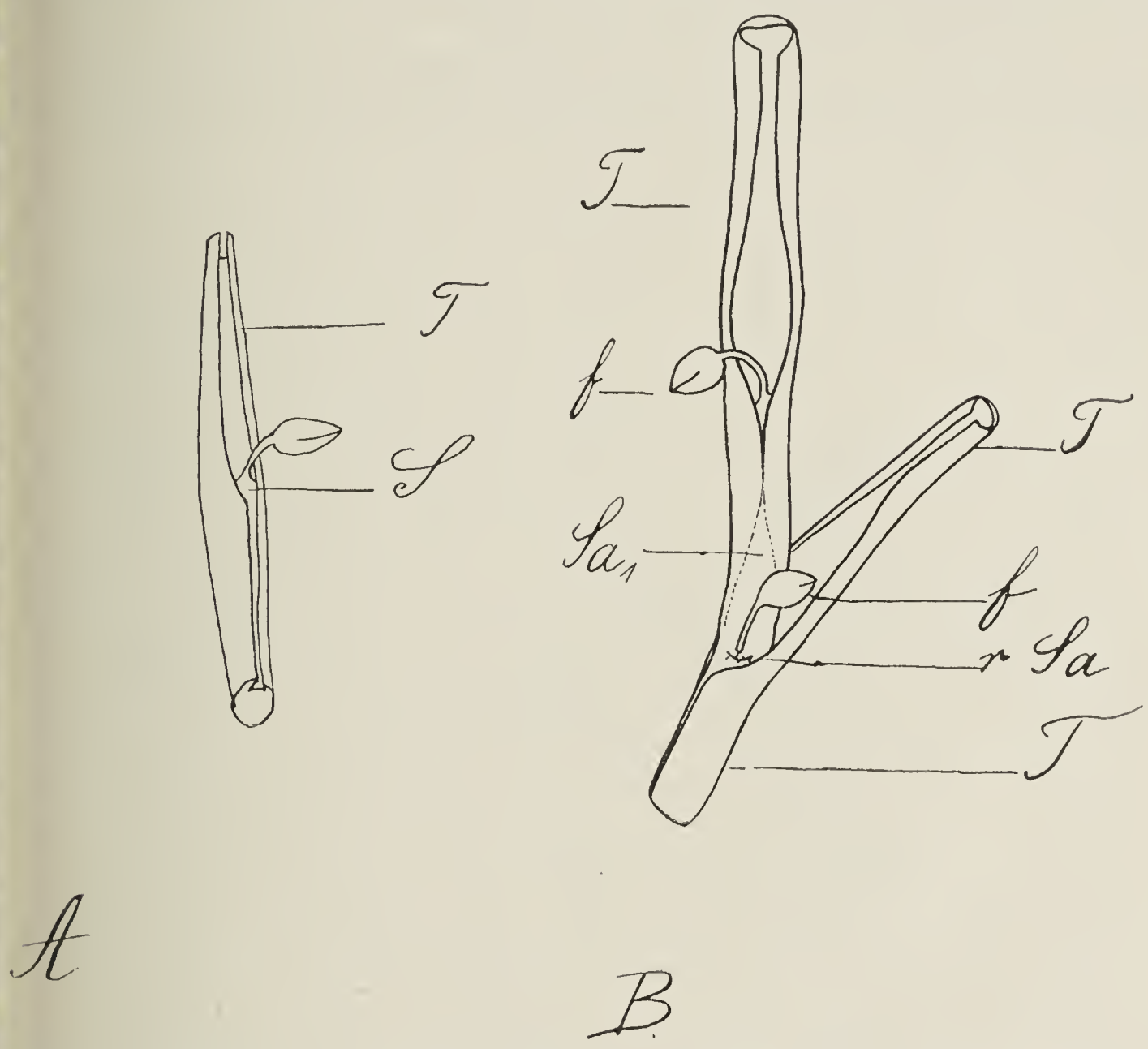


Fig. 3. Das oberste, resp. die beiden obersten Stockwerke eines Sympodiums, deren Stengelteile fast völlig von den röhrenförmigen Blattstielen ihrer Tragblätter eingehüllt werden. Bedeutung der Buchstaben wie früher.

ausgefallenen zweiten Seitenachse, und dann gliedert bei *Przewalskia* die Hauptachse der Pflanze allem Anscheine nicht selber in Sympodien aus, sondern die Sympodien scheinen auf die achselständige Sprosse der Laubblätter beschränkt zu sein.

Daß die einzelnen Achsen des Sympodiums mit den verbreiterten Blattstielen verwachsen, erwähnte ich bereits. Diese Verwachsung geht oft soweit, daß das betreffende Achsenstück ganz in der durch die Ver-

wachsung der Blattstielränder gebildeten Röhren geborgen ist, und nur die abschließende Blüte aus der Röhre heraussteckt (Fig. I f_3, II *b*, III *B*). Besonders interessant sind nun jene Fälle, wo der geflügelte Blattstiel nicht zu einer Röhre verwächst, sondern flach bleibt; dann ist die Seitenachse leistenartig an die Rippe des Blattstieles angewachsen und die abschließende Blüte sitzt dann scheinbar der Blattrippe auf (vgl. Fig. 2 *B*, f_2).

Im übrigen geben die Textfiguren über die speziell bei *Przewalskia* klaren Verwachsungen deutlich Aufschluß.

Derartig gebaute Sympodien tragen nun alle Laubblätter mit Ausnahme der untersten, die am Grunde nur eine kleine Knospe bergen.



Fig. 4. Der Sproß von *Przewalskia*. *A* die durchgehende Hauptachse, an welche die vorbeschriebenen sympodial aufgebauten Seitenachsen *Sy* (nur eine ist ausgezeichnet, die anderen sind abgeschnitten gedacht) mit ihrem untersten Gliede mehr oder minder der Länge nach anwachsen. *N* die Niederblätter, die in ihren Achseln keine Sympodien, sondern nur kleine Knospen tragen.

Während die Sympodien der mittleren Laubblätter die einzelnen Glieder deutlich erkennen lassen, sind die der obersten Laubblätter recht gestaucht und machen die ganze Pflanze schopfig und dicht beblättert.

Ebenso gestaucht sind jene Sympodien, die fertile Blüten tragen (vgl. Fig. 2, *A*). Zum Studium eignen sich am besten solche Sprosse, die verkümmerte kleine Blüten tragen; diese sind im Längenwachstum relativ gefördert und haben deutliche Internodien. Da die Laubblätter schraubig stehen, sind auch die ihren Achseln entspringenden sympodialen Seitenachsen schraubig um den Hauptstamm angeordnet.

Nun tritt aber noch folgender merkwürdige Umstand dazu. Das basale Glied des Sympodiums, die Achse erster Ordnung (*a*), das mit dem Stiel des als unterstes Tragblatt fungierenden Laubblattes verwachsen ist, steht nicht frei vom Stamme (der Hauptachse) der Pflanze ab, sondern ist der Länge nach ein Stück an sie angewachsen, und löst sich erst dann von der Hauptachse ab [1]). Da nun diese sympodialen Seitenachsen, entsprechend der Zahl der Laubblätter, in deren Achsel sie stehen, schraubig angeordnet sind und dicht aneinander stehen, so ist die Hauptachse der Pflanze bis hinauf von den angewachsenen Basalgliedern der sympodialen Seitenachsen dicht bekleidet und von ihnen verdeckt, so daß sie eigentlich nur knapp unter den Ansatzstellen der Laubblätter zu sehen ist, soweit die Basalglieder der sympodialen Seitenachsen nicht auch seitlich miteinander verwachsen und nicht bis zur Ansatzstelle der median darübergestellten Laubblätter des nächsten Blattumganges verwachsen sind (Fig. 4). Dadurch erhält auch der Stamm ein eigentümliches Aussehen, er ist der Länge nach mit dicht aneinander schließenden, vorspringenden Rippen bekleidet [2]).

Leider konnte ich bei dem Zustande des getrockneten und gequetschten Herbarmateriales einer Frage nicht nachgehen: Wie endet die Hauptachse? Die Laubblätter sind am oberen Ende der Achse recht gehäuft und klein, und tragen alle verkürzte und beblätterte Sympodien, infolgedessen steht an der Spitze der Stengel ein Knäuel kleiner Blätter, die, beim Pressen völlig zerquetscht, keine nähere Untersuchung ermöglichen.

---

1) Eine ähnliche Verwachsung von Sproßgliedern findet sich unter anderem auch bei einigen *Solanum*-Arten, wo der die relative Hauptachse abschließende cymöse Blütenstand ein Stück seines Stieles an die Arten nächst höherer Ordnung hinanwachsen läßt.

2) Inwieweit dieses Anwachsen der Basalglieder der Sympodien an die Hauptachse für die Pericaulomtheorie verwertbar ist, ist bei dem relativ spärlichen, getrockneten Materiale schwer zu sagen.

Es wäre von vornherein nicht ausgeschlossen, daß die Verwachsung der Sympodien mit der, wie jetzt angenommen, durchgehenden Hauptachse in anderer als der geschilderten Weise zustandekommt, nämlich dadurch, daß die Hauptachse frühzeitig abschließt und die nach unserer Ansicht gleichwertigen, schraubig stehenden Seitenachsen erster Ordnung wären dann Seitenachsen verschiedenster Ordnung, die an eine sympodiale relative Hauptachse angewachsen wären.

Letzteres scheint mir aber deshalb nicht recht wahrscheinlich, weil die Sympodien mit den zu ihnen gehörigen Laubblättern schon schraubig, völlig in Übereinstimmung mit den tieferständigen schuppenförmigen Niederblättern um die Hauptachse stehen, was nur bei einer monopodialen, nicht aber sympodialen Hauptachse möglich ist. Außerdem fand ich nie Blüten, die als Abschluß von sympodialen Gliedern der Hauptachse zu deuten gewesen wären.

Trotz dieser nicht ganz sicher gestellten Einzelheiten zeigt uns *Przewalskia* doch in seinem Aufbau nicht uninteressante Details in der Ausbildung resp. Reduktion der Seitenachsen, und dann ferner in der Verwachsung der Seitenachsen mit ihren Tragblättern, die in derartiger Klarheit wohl nur bei wenigen Solanaceen zu sehen ist.

Prag, Mitte August 1909.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 100

Autor(en)/Author(s): Pascher Adolf

Artikel/Article: Der Aufbau des Sprosses bei Przewalskia tangutica Maximowicz 296-304